



UNIVERSIDAD NACIONAL DE SAN LUIS

FACULTAD DE QUÍMICA, BIOQUÍMICA Y FARMACIA

DOCTORADO EN BIOLOGÍA

TESIS DOCTORAL

**Gnetales (clase Gnetopsida, división Gnetophyta) en el registro
fósil del Cretácico de la Cuenca de San Luis, Argentina. Análisis
sistemático y evolutivo**

Autor

Lic. María Angélica Gómez

Director

Dra. Mercedes B. Prámparo

Co-Director

Dra. Andrea B. Arcucci

San Luis-2018

ÍNDICE

ÍNDICE	II
RESUMEN	VI
ABSTRACT	VIII
AGRADECIMIENTOS	X

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN

I.1. Introducción	1
I.2. Objetivo General.....	4
I.2.1. Objetivos específicos	4
I.3. Hipótesis de Trabajo	5
I.4. Organización General de la Tesis	6

CAPÍTULO II: ANTECEDENTES

II.1. Área de Estudio	8
II.2. Marco Geológico	8
II.2.1. Unidades Litoestratigráficas	11
II.2.1.1. Formación La Cantera	12
II.3. Contenido Paleontológico	14
II.3.1. Palinología II.	17
II.3.2. Plantas Fósiles	18
II.4. Edad	23
II.5. Paleoambiente de la Formación La Cantera	25
II.6. Contexto Florístico en el Cretácico	28
II.6.1. Provincialismo Florístico del Cretácico Temprano	31

CAPÍTULO III: MATERIALES Y MÉTODOS

III.1. Material Fósil.....	36
III.1.2. Materiales examinados de la Formación La Cantera.....	36
III.1.2.1. Trabajo de Campo	36
III.1.2.2. Instrumental y Materiales Utilizados	37
III.1.2.3. Preparación y toma de datos del Material	37

III.1.3. Metodología	38
III.2. Material de Especies Actuales	48
III.2.1. Instrumental y Materiales Utilizados	48
III.2.2. Metodología	43
III.2.2. Preparación del Material Polínico Actual	46
III.2.2.1. Instrumental y Materiales Utilizados	46
III.2.2.2. Metodología	47
III.2.2.2.1. Microscopio Estereoscópico	47
III.2.2.2.2. Microscopio Electrónico de Barrido	49
III.2.3. Material Polínico Fósil	50
III.3. Marco Conceptual del Análisis Filogenético	51

CAPÍTULO IV: LAS GNETALES

IV.1. Gnetales Actuales	52
IV.1.1. Welwischaceae	53
IV.1.2. Gnetaceae	54
IV.1.3. Ephedraceae	58
IV.2.3.1. Especies de América del Sur	60
IV.2. Gnetales Fósiles	84
IV.2.1. Registros Fósiles de Welwischaceae	87
IV.2.2. Registros Fósiles de Gnetaceae	88
IV.2.3. Registros Fósiles de Ephedraceae	91
IV.3. Comparaciones de especies de <i>Ephedra</i> actuales con las especies fósiles de Argentina	94
IV.4. Conclusiones	97

CAPÍTULO V: GRANOS DE POLEN DE GNETALES

V. 1. Granos de Polen de Gnetales Actuales	101
V.1.2. Introducción	101
V.1.2.1. Organización	102
V.1.2.3. Estratificación de la pared	102
V.1.2.4. Granos de Polen de Gimnospermas	103
V.1.2.4.1. Forma y tamaño	106

V.1.3. Antecedentes	110
V.1.4. Descripciones Sistemáticas	113
V.1.5. Resultados	133
V.2. Granos de Polen de Gnetales Fósiles	134
V.2.1. Géneros fósiles de granos de polen poliplicados, presentes en la Formación La Cantera	137
V.2.2. Dimorfismo	142
V.2.3. Comparación de los granos de polen fósiles con los de Gnetales actuales	143
V.3. Conclusiones	146

CAPÍTULO VI: ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE LA FORMACIÓN LA CANTERA

VI.1. Introducción	147
VI.2. Antecedentes	150
VI.3. Paleontología Sistemática	153
VI.4. Discusión y Conclusiones	176

CAPÍTULO VII: ANÁLISIS CLADÍSTICO

VII.1. Introducción	180
VII.2. Antecedentes	180
VII.2.1. Posición filogenética de Gnetales	180
VII.2.2. Posición filogenética de las especies de <i>Ephedra</i>	182
VII.2.3. Dificultades en el estudio de los megafósiles de <i>Ephedra</i>	185
VII.2.3.1. Nomenclatura	185
VII.2.3.2. Morfología	185
VII.2.4. Aspectos Evolutivos de <i>Ephedra</i>	188
VII.2.5. Análisis Cladístico	191
VII.3. Metodología	192
VII.3.1. Elección de caracteres	194
VII.3.1.2. Codificación y Descripción de los caracteres	194
VII.4. Resultados	201
VII.4.1. Relaciones y Posición Filogenética de <i>E. canterata</i>	205
VII.5. Discusión	206

VII.5.1. Evolución de los estróbilos ovulíferos en *Ephedra* 208
VII.6. Conclusiones 209

CAPÍTULO VIII: CONCLUSIONES GENERALES

VII.1. Conclusiones211
VII.2. Perspectivas Futuras 213

CAPÍTULO VIII: BILIOGRAFÍA

VIII.1. Bibliografía 214

RESUMEN

*En esta Tesis Doctoral se realizó el estudio e interpretación, desde el punto de vista sistemático, evolutivo y paleobiológico, de los restos fósiles vegetales (granos de polen, semillas y demás restos de diferentes estructuras reproductivas) correspondientes al grupo de las Gnetales, encontrados en la Formación La Cantera, dentro del ámbito del depocentro Sierra El Gigante, Cuenca de San Luis, Provincia de San Luis, Argentina, con una edad Cretácico Temprano (Aptiano). Entre los principales resultados obtenidos puede mencionarse que la estructura anatómica particular de una de las semillas fósiles recuperadas en la Formación La Cantera, *Ephedra canterata* (superficie papilada en la envoltura externa de la semilla), permitió una mejor comparación con los estróbilos ovulíferos de las especies sudamericanas actuales de *Ephedra*. Como resultado de la comparación de las estructuras reproductivas de *E. canterata* con las especies modernas de *Ephedra*, se concluyó que las semillas y estróbilos ovulíferos de la especie moderna *Ephedra gracilis* son muy similares a las de *Ephedra canterata*, ya que comparten entre sí más caracteres que con las demás especies de *Ephedra*. Por otra parte, durante el estudio morfológico de los granos de polen realizado en las especies actuales de *Ephedra*, se observó que, tanto las características morfológicas como morfométricas se mantienen con un rango de uniformidad en cada especie. En base a estos resultados podemos inferir que la gran diversidad en la morfología y tamaños de los granos de polen afines a Gnetales recuperados en la palinoflora fósil de la Formación La Cantera, son evidencia de la presencia de varias especies de este grupo o incluso de varios géneros diferentes. Asimismo, la revisión de las estructuras reproductivas fósiles registradas en la Formación La Cantera ha permitido reconocer una inesperada diversidad de semillas. Se analizaron y*

describieron semillas aisladas asignadas a *Ephedra canterata*, junto a otras semillas que fueron asignadas a cuatro morfotipos distintos: *Carpolithus* sp. 1, *Carpolithus* sp. 2, *Carpolithus* sp. 3, *Carpolithus* sp. 4. También se discutieron posibles afinidades botánicas para estos géneros. Se realizó además un análisis filogenético de las especies estudiadas, tanto actuales como fósiles, que permitió ubicar a los dos taxa fósiles en el contexto de las demás especies del género, y evaluar la relación de parentesco entre ellas. Si bien este análisis filogenético ha sido preliminar, el árbol de consenso estricto indicó, que *Ephedra canterata* estaría más emparentada con la especie actual *Ephedra gracilis*, endémica de Chile, comprobando la existencia de caracteres modernos en la especie de *Ephedra* encontrada en la Cuenca de San Luis.

Por último, podemos corroborar la hipótesis de trabajo principal, ya que la gran variedad de estructuras reproductivas de Gnetales analizadas en esta Tesis Doctoral revela una gran diversidad de Gnetales en el Cretácico de la Cuenca de San Luis.

ABSTRACT

*This Doctoral Thesis work consist in the study and interpretation from the systematic, evolutionary and paleobiologic point of view of the fossil plant remains (pollen grains, seeds and other reproductive remains) of the Gnetales recorded in La Cantera Formation, San Luis Basin, San Luis Province, Argentina, dated as Early Cretaceous (Aptian). One of the main results of the study is that the particular anatomic structure of one of the fossil seed recovered from La Cantera Formation, *Ephedra cantata* (i.e. papillary surface on the external sheath of the seed) allows a better comparison with the reproductive structures of recent South American species of *Ephedra*. As a result of the comparison is revealed that the seeds and reproductive structures of the modern species *Ephedra gracilis* are very similar to those of *Ephedra canterata*, sharing more characters between them than with other species of *Ephedra*. On the other hand, the morphological study of the pollen grains of extant species of *Ephedra*, showed that the both the morphological and morphometric characters of the grains are uniform in each species. These results support the previous idea that the great diversity in morphology and size of pollen grains assigned to Gnetales and recorded in La Cantera Formation indicate the presence of several species or even several genera in this association. Moreover, the review of reproductive structures recorded in La Cantera Formation allows recognizing an unexpected diversity of seed forms. There were analyzed isolated seeds assigned of *Ephedra canterata*, together with other seed which have been assigned to four different morphotypes: *Carpolithus* sp. 1, *Carpolithus* sp. 2, *Carpolithus* sp. 3, *Carpolithus* sp. 4. The botanical affinities were also discussed for these genera.*

It was also carried out a phylogenetic analysis of the species studied, both current and fossil, which allows locating the two fossil taxa in the context of the species of

*the genus and evaluating the phylogenetic relationships between them. Although this phylogenetic analysis has been preliminary, the strict consensus tree indicated that *Ephedra canterata* is more related with the extant species *Ephedra gracilis*, endemic of Chile, thus checking the existence of modern characters in *Ephedra* species found in the San Luis Basin. Finally, it was possible to corroborate the main hypothesis of this work, since the great variety of reproductive structures of Gnetales analyzed in this Doctoral Thesis, reveals a great diversity of Gnetales in the Cretaceous of the San Luis Basin.*

AGRADECIMIENTOS

Al Área de Zoología de la Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia, que me permitió el espacio para realizar esta Tesis Doctoral.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por otorgarme la beca Doctoral Interna para poder llevar a cabo este trabajo.

Al Departamento de Geología de la Facultad Ciencias Físico-Matemáticas y Naturales por facilitar el espacio y el equipamiento del Repositorio de Fósiles. Al proyecto: “Geología del lapso Precámbrico Superior-Mesozoico de la provincia de San Luis y su correlación con regiones circunvecinas”, N°: 340103, Código 22/F017 de la Secretaría de Ciencia y Técnica FCFMyN–UNSL, por financiar la investigación. Al Director del Proyecto Dr. Ariel Ortiz Suárez.

Al IANIGLA (Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales)-CCT-CONICET Mendoza, por facilitarme el equipo (lupa estereoscópica con cámara anexada).

A los curadores de los herbarios del MACN, Darwinion, IADIZA (CCT-Mendoza), que me permitieron acceder al material herborizado.

A mis directoras; la Dra. Mercedes B. Prámparo y la Dra. Andrea B. Arcucci por su paciencia y por apoyarme en todo este proceso, lo que me permitió crecer tanto en lo académico como en lo personal.

A la Dra. Gabriela G. Puebla por su apoyo incondicional y constante motivación en el tema de las plantas fósiles

A la Comisión de Seguimiento, que me brindaron sus valiosos aportes y sugerencias a lo largo de esta Tesis.

A los jurados, Dra. Georgina Del Fueyo, Dra. Laura Codorniú y Dra. Marta Moglia por sus valiosas sugerencias y buena predisposición para mejorar esta Tesis.

Al Técnico del Laboratorio, Biólogo Esteban Crespo por la realización del estudio con el Microscopio (LABMEN).

A los Paleobotánicos del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, que me brindaron todo lo que estuvo a su alcance para mejorar este trabajo.

A la Dra. Marta Moglia y el Bqco Aldo Daguerre por su ayuda en la descripción de los granos de polen de especies actuales de Ephedra.

A la Dra. Bárbara Vento por su gran ayuda en el análisis filogenético.

A mi hijo, Pablo y mi marido, Cesar, por su apoyo constante e incondicional. Y por ser el sostén de mis acciones.

A mis padres Esther y Luis que sin su esfuerzo yo no estaría en esta instancia.

A mis hermanos, Paula, Alejandro y Yésica.

A mis abuelas; Estela que siempre estuvo a mi lado. A mi Tata querida que no pudiste verme en esta instancia. Pero seguro que en algún lugar me estás dando fuerzas.

A aquellas personas queridas que durante el transcurso de esta Tesis, cuidaron a mi hijo durante mis ausencias debido a cursos, congresos, campañas, etc. Gracias Mami, a mi suegra Norma, mi hermana Yésica y mi cuñada Stefanía.

A la familia Gómez- Di Leo por su apoyo cuando estuve en Mendoza. A tíos y demás familiares.

A mis compañeros paleontólogos, Gaby y Fede por su ayuda con las láminas y programas de edición, a Guille y Luz que entre mates me hicieron más fácil el trabajo de cada día y sobre todo en el Repositorio.



CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN

I.1. Introducción

I.2. Objetivo General

I.2.1. Objetivos específicos

I.3. Hipótesis de Trabajo

I.4. Organización General de la Tesis

I.1. Introducción

Las Gnetales son un grupo de plantas fascinante, debido a su peculiar morfología es muy difícil su comparación con otro grupo de plantas con semillas. Actualmente se las considera como gimnospermas, pero comparten muchas similitudes con las angiospermas, sin embargo, son difíciles de asociar con certeza (Rydin y Hoorn, 2016). En la actualidad, este orden comprende tres géneros: *Ephedra* (Linnaeus, 1753), *Gnetum* (Linnaeus, 1767) y *Welwitschia* (Hooker, 1862) con una historia evolutiva aún poco conocida (Fig. 1). Las especies actuales de este grupo son consideradas un remanente de una diversidad mayor, debido a la gran diferencia de formas y amplio rango ecológico observado dentro del registro fósil (Rydin *et al.*, 2006).

Existe un abundante registro palinológico de este grupo durante el Triásico, especialmente en el Hemisferio Norte, el cual disminuye durante el Jurásico (Herngreen y Chlonova, 1981). A partir del Cretácico Temprano alto (Aptiano–Albiano) hay una segunda radiación del grupo, junto a la aparición de polen de primitivas angiospermas, siendo uno de los componentes polínicos fundamentales de la provincia fitogeográfica conocida como de África–Sudamérica ubicada en latitudes medias (Herngreen y Chlonova, 1981).

En la zona central de Argentina es escaso el registro fósil vegetal del Cretácico y muy poco lo que se conoce sobre su relación con el resto de América del Sur. La Formación La Cantera, (Aptiano tardío, Sierra El Gigante, Cuenca de San Luis, Provincia de San Luis) presenta un importante contenido paleoflorístico. Parte de esa paleoflora incluye numerosas y diversas estructuras reproductivas del orden Gnetales

(semillas, estróbilos ovulíferos y palinomorfos). Dentro de la asociación palinológica son muy abundantes los granos de polen afines a las Gnetales, constituyendo más del 40% en algunos niveles de la sección tipo. Están presentes con una gran variedad morfológica (> 20) probablemente muchas de ellas relacionadas al género *Ephedra*, aunque también se identificaron formas con abertura (sulco) que podrían estar relacionadas a *Welwitschia*, existiendo así la posibilidad de la presencia de formas afines a este género en la Cuenca de San Luis. En el registro polínico del Cretácico son frecuentes las menciones de granos de polen con afinidad a las Gnetales (Prámparo, 1988a; Puebla *et al.*, 2017). Sin embargo, no hay estudios conjuntos donde se analicen sistemáticamente granos de polen y demás estructuras reproductivas en la misma formación.

Los estudios paleontológicos proporcionan información fundamental sobre la evolución de los diferentes organismos, ya que los fósiles son una evidencia única y directa del proceso de evolución. La Paleontología, además, es la única disciplina científica que opera en tiempo evolutivo real. Estos aspectos hacen que esta disciplina, esté fundamentada en conceptos biológicos (Paleobiología) pero siempre situada en un contexto geológico y temporal. Por este motivo, el presente trabajo de tesis integra estudios paleontológicos y de organismos actuales correspondiente al grupo de las Gnetales. De esta manera, esta tesis se convierte en un trabajo integrado, es decir, un trabajo paleobiológico que ayuda a entender aspectos evolutivos acerca de cómo se fueron dando los cambios morfológicos en los organismos estudiados en el transcurso del tiempo geológico (Cretácico Temprano-Actualidad).

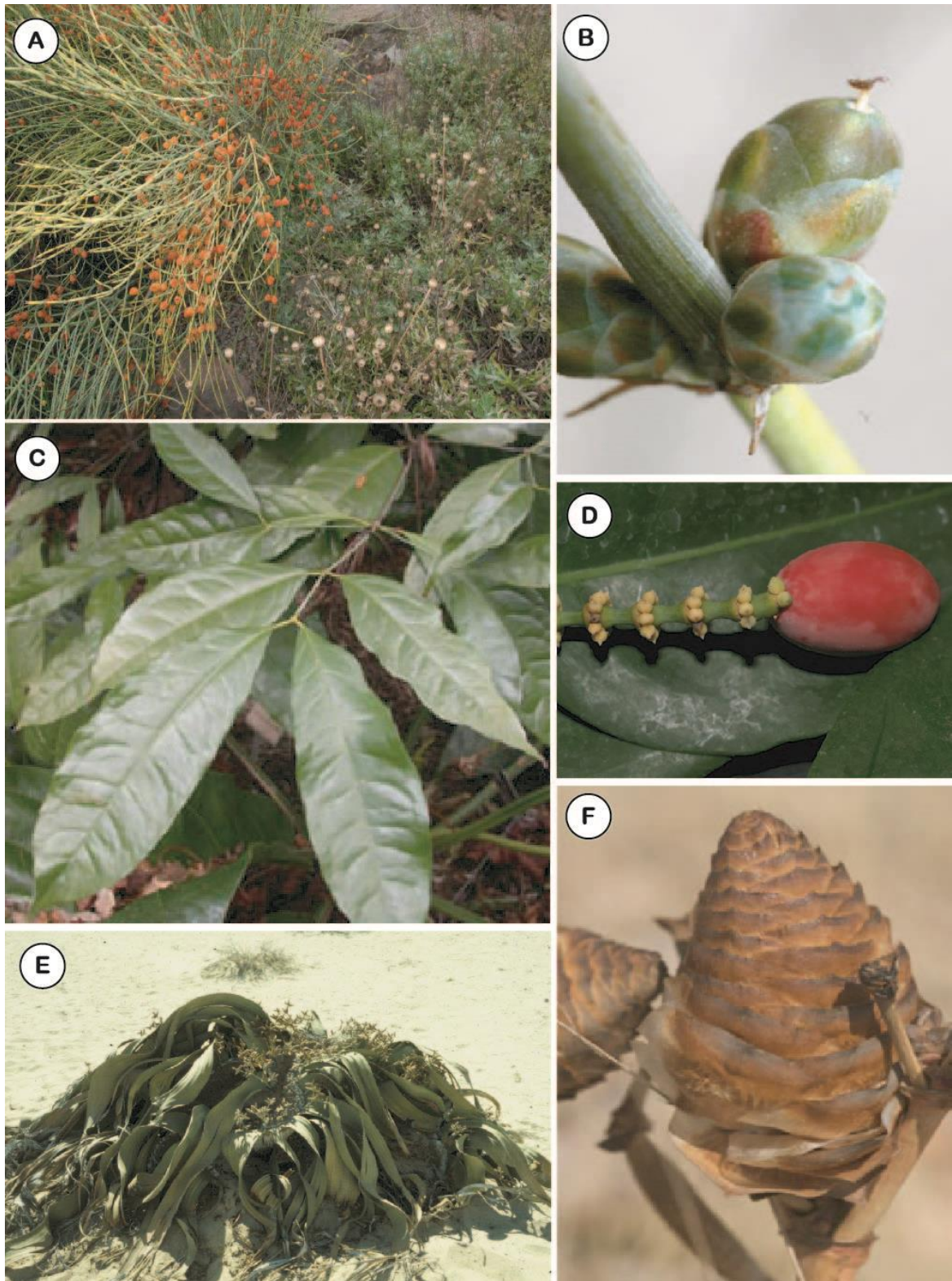


Figura 1. A. *Ephedra* sp. B. Estróbilo ovulífero de *Ephedra* sp. C. *Gnetum* sp. D. Estróbilo ovulífero de *Gnetum* sp. E. *Welwitschia mirabilis*. F. Estróbilo ovulífero de *W. mirabilis* (Imágenes de <http://www.plantsystematics.org>).

En este trabajo se pretende profundizar la información biológica del grupo y aumentar el conocimiento del registro fósil, con estudios paleobotánicos detallados. Con los resultados de este trabajo se aportarán nuevos elementos útiles para reconstruir la vegetación en la zona centro-oeste de Argentina, durante el Cretácico Temprano e inferir su relación con las condiciones climáticas imperantes en esta región de Sudamérica.

I.2. Objetivo General

El objetivo general de esta tesis es estudiar e interpretar desde el punto de vista sistemático, evolutivo y paleobiológico a los restos fósiles vegetales (granos de polen, semillas y restos de diferentes estructuras reproductivas) correspondientes al grupo de las Gnetales registrados en la Formación La Cantera, dentro del ámbito del depocentro Sierra El Gigante, Cuenca de San Luis, Provincia de San Luis, Argentina.

I.2.1. Objetivos específicos

- Relevar las principales secciones estratigráficas de la Localidad tipo correspondientes a la Formación La Cantera que afloran en la Sierra El Gigante en busca de nuevos materiales fósiles (semillas, macrorrestos y granos de polen).
- Estudiar los megafósiles vegetales correspondientes al grupo de las Gnetales desde el punto de vista sistemático y evolutivo.
- Identificar los diferentes granos de polen fósil correspondientes a Gnetales y establecer su relación con los taxones identificados a partir de las semillas y otros restos vegetales pertenecientes a dicho grupo.

- Identificar dentro de los fósiles vegetales la presencia de los diferentes géneros de Gnetales, mediante el análisis de los caracteres morfológicos de los granos de polen, y otras estructuras reproductivas y su comparación con formas actuales que se encuentran disponibles en herbarios de la región.
- Aportar evidencia para contribuir a un modelo evolutivo del grupo mediante un análisis filogenético.
- Reconstruir la evolución y la distribución del grupo en Sudamérica a través de los diferentes registros fósiles y actuales.

I.3. Hipótesis de Trabajo

- **Hipótesis 1:** La diversidad de Gnetales en la Cuenca de San Luis durante el Cretácico habría sido mayor que la diversidad de Gnetales en la actualidad, en la misma región.
- **Hipótesis 2:** El estudio de las morfologías de los granos de polen actual de las diferentes especies de Argentina y Sudamérica permitirá agrupar las formas polínicas fósiles de la Formación La Cantera según su posible afinidad botánica.
- **Hipótesis 3:** El estudio de la variedad morfológica de las estructuras reproductivas (granos de polen, semillas y estróbilos ovulíferos) en los diferentes taxones de Gnetales actuales comparado con las estructuras reproductivas fósiles de la Formación La Cantera, permitirá estimar la diversidad de este grupo en el pasado.

I.4. Organización General de la Tesis

El objetivo de la presente Tesis Doctoral es estudiar el registro de las Gnetales en la Formación La Cantera, comparándolas con los taxones que integran a los representantes actuales del grupo, actualmente distribuidos en América del Sur. Este estudio implica un enfoque integrado entre restos fósiles y sus representantes actuales, siendo así de carácter paleobiológico. El desarrollo de este trabajo de tesis se ordena en nueve capítulos. El presente capítulo (Capítulo I) es una introducción general al tema de estudio y se describen el objetivo general, específicos e hipótesis de trabajo. El siguiente capítulo (Capítulo II) presenta un contexto paleontológico, geológico e histórico que da marco a esta tesis. El capítulo III comprende una detallada explicación de los materiales estudiados y las metodologías empleadas para el desarrollo de la tesis. Esto se debe a la diversidad y especificidad de los métodos empleados en distintas estructuras vegetales, ya sean materiales fósiles o actuales. A continuación, el Capítulo IV comprende del marco teórico de las Gnetales, tanto acerca del registro fósil como de los representantes actuales. Al final del Capítulo IV se realizó un estudio comparativo entre las estructuras reproductivas de las especies de *Ephedra* actuales de América del Sur con la especie fósil *Ephedra canterata*. El análisis de los granos de polen se realizó en el Capítulo V, lo que ha permitido un estudio detallado y el agrupamiento por caracteres morfológicos de las formas polínicas fósiles encontradas en la Formación La Cantera, y su comparación con las especies actuales de América del Sur, para establecer con certeza su posible afinidad botánica. En el Capítulo VI se han estudiado las estructuras reproductivas de la Formación La Cantera. Además de

las estructuras correspondientes a Gnetales, también se han encontrado otras, que debido a su estado de preservación o ausencia de caracteres diagnósticos, no fue posible una asignación botánica con certeza. Este capítulo se incluye debido a que completa el estudio de la paleoflora en la formación. En el Capítulo VII se encuentra el análisis cladístico, en donde se han propuesto hipótesis de parentesco de *E. canterata* (especie fósil de la Formación La Cantera) en relación con las actuales especies sudamericanas de *Ephedra*. De esta forma se proponen posibles relaciones de parentesco entre las especies estudiadas y se discuten modelos evolutivos para las gnetales en el Aptiano. Finalmente, en el Capítulo VIII se sintetizan y discuten todas las conclusiones de los distintos capítulos, obteniéndose así una conclusión integradora. Al final de este capítulo se incluye un apartado sobre las perspectivas futuras de este trabajo. En el Capítulo IX se encuentra toda la bibliografía citada en el texto y en un anexo se incluyen todas las tablas de medidas realizadas durante este estudio.



CAPÍTULO II:

ANTECEDENTES

II.1. Área de Estudio

II.2. Marco Geológico

II.2.1. Unidades Litoestratigráficas

II.2.1.1. *Formación La Cantera*

II.3. Contenido Paleontológico

II.3.1. Palinología

II.3.2. Plantas Fósiles

II.4. Edad

II.5. Paleoambiente de la Formación de La Cantera

II.6. Contexto Florístico en el Cretácico

II.6.1. Provincialismo Florístico del Cretácico Temprano

II.1. Área de Estudio

La localidad fosilífera, objeto de estudio de esta Tesis, se encuentra a 85 km de la ciudad capital de San Luis, en las inmediaciones del paraje Naranjo Esquino que pertenece al distrito El Gigante del Departamento General Belgrano (Fig. 3). Las coordenadas geográficas (Google Earth) corresponden a los siguientes valores: 32°59'15.96"S – 66°53'0.99"W y 32°59'27.46"S y 66° 66°52'48.55"W (Castillo Elías, 2011).

Se accede a la zona de estudio por la ruta provincial N° 147, asfaltada, desde la ciudad de San Luis hacia la Estancia “Los Araditos”, que se encuentra a una distancia de 54 km. Se continúa por la ruta provincial N° 26 a la Localidad de Represa del Carmen y se ingresa en una huella transitable, solo con vehículos de doble tracción y, finalmente, se transitan 2,8 km hasta llegar al afloramiento principal de la Formación La Cantera, que se ubica en el faldeo Sur de la sierra El Gigante (Fig. 2).

II.2. Marco Geológico

El Cretácico es un período que se caracterizó por importantes cambios físicos y consecuentemente cambios biológicos, resultado de la ruptura de Gondwana que ya había comenzado durante el Jurásico. Australia, India, Madagascar y Antártida se separaron de África a comienzos del Cretácico, mientras que África y América del Sur mantuvieron conexiones entre sí hasta el Cretácico Medio (Fig. 3). Así fue como culminó el desmembramiento de las masas continentales que conformaban el supercontinente Pangea hasta alcanzar en el límite Cretácico–Paleógeno una

distribución paleogeográfica bastante coincidente con su posición actual (Murray, 2000).



Figura 2. A. Mapa geológico con la ubicación de la Sierra del Grupo El Gigante (cuadro central). Ubicación de las Sierras El Gigante en la provincia de San Luis (cuadro inferior). Ubicación de la provincia de San Luis en Argentina (cuadro del medio). Ubicación de La Cuenca de San Luis en el mapa de Sudamérica (cuadro superior). Tomado de Castillo-Elías, 2016.

Durante el Cretácico se reactivaron rift triásicos previos: la Cuenca de Ischigualasto al Norte, la Cuenca de Marayes, la Cuenca de las Salinas, la Cuenca de Beazley, dentro de la cual se ubica la subcuenca que alberga el Grupo El Gigante (donde está la Formación La Cantera) y la Cuenca de Villa Mercedes al Sur (Ramos, 1999).

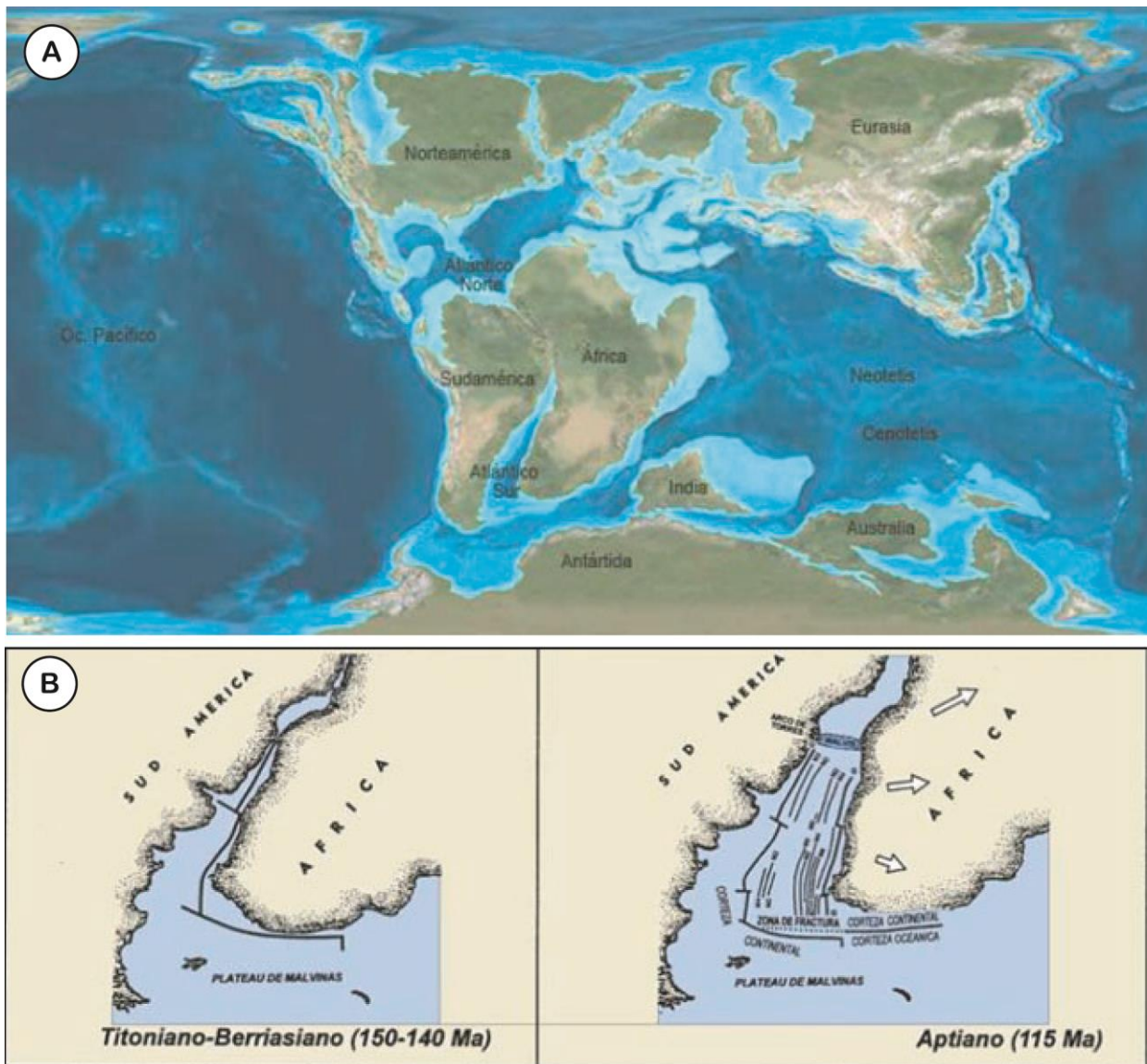


Figura 3. **A.** Reconstrucción paleogeográfica del Cretácico **B.** Detalle apertura del océano Atlántico Sur en el Cretácico Temprano. Imágenes tomadas del sitio Web: (<http://www.stromboidea.de>).

La Cuenca de San Luis se localiza en el borde sudoccidental de las Sierras Pampeanas, siendo éste su límite oriental (Sierra Grande de San Luis), al noroeste de la Provincia de San Luis; por el oeste está próxima al límite con la provincia de Mendoza, (Bolsón del Desaguadero) y hacia el norte alcanza el extremo sureste de la provincia de San Juan. Afloran en la cuenca una serie de sucesiones continentales del

Mesozoico y del Cenozoico (Criado-Roque *et al.*, 1981; Yrigoyen *et al.*, 1989).

Los afloramientos de sucesiones continentales mesozoicas de esta cuenca son los principales constituyentes del “Cordón de Serranías Occidentales”, ubicados al oeste de la provincia de San Luis. Dicho cordón presenta 300 km de longitud por 25 km de ancho, aproximadamente. De sur a norte, a este cordón lo componen las sierras de Varela, Charlone, Las Barrancas, El Tala, Cerrillada de Las Cabras, El Gigante, Las Quijadas, Cantantal y Guayaguas (Ramos, 1999).

Los diferentes depocentros de la cuenca son producto de reactivaciones de antiguas cuencas triásicas, que se las han considerado como *riffts* continentales pasivos. Se las denomina de esa manera porque presentan un magmatismo alcalino con bajo porcentaje de fusión del manto y baja penetración astenosférica, típico de cuencas sometidas a extensión por esfuerzos intralitosféricos (Barredo, 2004). En distintos sectores de la Cuenca de San Luis, los sedimentos cretácicos aparecen, tanto en su base como en el techo, en relación discordante con unidades estratigráficas de variada edad y origen (Rivarola y Spalletti, 2006).

II.2.1. Unidades Litoestratigráficas

Flores y Criado-Roque (1972) propusieron la denominación de Grupo El Gigante a un conjunto de sedimentitas silicoclásticas representadas mayormente en facies de capas rojas, depositadas en una cuenca continental conocida bajo el nombre de Cuenca de San Luis o Bolsón de las Salinas. Previamente, Flores (1969), establece la primera columna estratigráfica formal para las sedimentitas cretácicas de esta región, constituida por las formaciones Los Riscos, El Jume, La Cantera, El Toscal y La Cruz, esta última asociada a efusiones basálticas. La Formación Lagarcito fue ubicada por el

mismo autor en discordancia sobre el mencionado grupo; Flores y Criado Roque (1972) agrupan a las unidades antes mencionadas bajo la denominación de “Grupo del Gigante”, que luego fue reemplazado por “Grupo El Gigante”. Rivarola (1994 y 1995b) dividió al conjunto sedimentario cretácico en dos ciclos mayores, el primer o correspondiente a la sucesión concordante Los Riscos–El Jume y La Cantera y el segundo a las formaciones El Toscal–La Cruz y Lagarcito. Entre las formaciones cretácicas del Grupo predominan las capas rojas silicoclásticas (Castillo-Elías, 2011).

Todas las unidades cretácicas son fosilíferas, excepto la Formación Los Riscos (Rivarola y Di Paola, 1992a, 1992b; Rivarola, 1994, 1995a, 1995b, Rivarola y Spalletti, 2006, Castillo-Elías, 2011 y Arcucci *et al.*, 2015) (Fig.4).

II.2.1.1. Formación La Cantera

Flores (1969), propuso formalmente el nombre de Formación La Cantera en reemplazo de lo que Biondi (1937) denominara como "Formación de Arcillas Esquistosas" y ubicó su perfil tipo en la cantera de piedra situada a 3.400 m al NE de El Gigante (El Mogote). El nombre “La Cantera” alude a la localidad homónima donde durante décadas la firma Gutiérrez realizaba labores de extracción de laja.

Los afloramientos de la Formación La Cantera principalmente se hallan distribuidos en el sector Oriental del faldeo Sur de la Sierra El Gigante. Flores (1969) distinguió dos miembros dentro de la unidad al Sur de la Sierra El Gigante, uno inferior compuesto de areniscas finas y limolitas de colores gris verdoso claro y rojos violáceos, con óndulas, y otro superior formado por arcillitas bentoníticas y lutitas grisverdoso claras, gris-negruczas y violáceas (Fig.5).

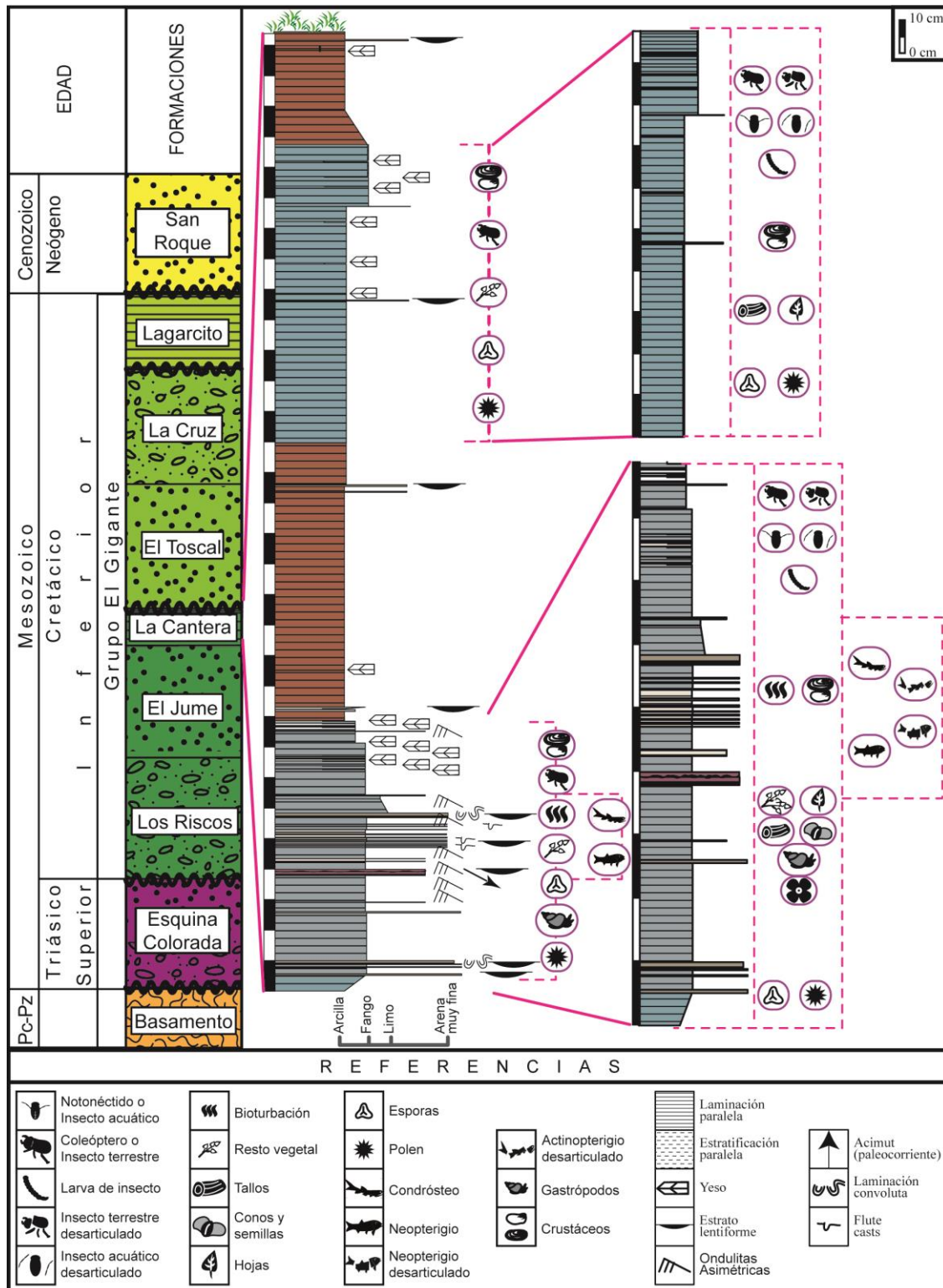


Figura 4. Columna estratigráfica con las formaciones del Grupo El Gigante (izquierda). Perfil detallado de la Formación La Cantera. Extraído y modificado de Castillo Elías, 2016 y Castillo Elías *et al.*, 2017.

En la sección tipo, la Formación La Cantera posee aproximadamente unos 30 metros de potencia y en estos se intercalan de manera cíclica, bancos de pelitas lajosas finamente laminadas y muy fosilíferas, con areniscas grises masivas; el conjunto intercala hacia el techo abundantes niveles de yeso. Las litofacies mencionadas y el espesor de la columna aflorante permiten inferir la presencia de un cuerpo de agua estable (lago somero) (Fig.5).

II.3. Contenido Paleontológico

La Cuenca de San Luis es la única que incluye niveles fosilíferos lacustres cretácicos, con una gran variedad de grupos fósiles, localizada fuera del ámbito de la Patagonia, en Sudamérica (Arcucci *et al.*, 2009; Arcucci *et al.*, 2015). El contenido fosilífero de los depósitos de la Formación La Cantera se conoce desde hace más de tres décadas, pero no había sido sistemáticamente explorado ni estudiado en profundidad hasta hace pocos años.

La Formación La Cantera es una de las unidades geológicas que corresponde a ambientes lacustres con un diverso contenido fósil y una excelente conservación, lo que puede considerarse como depósitos de tipo *Konservat-Lagerstätte* (Arcucci *et al.*, 2015). Este contenido fósil incluye material de origen autóctono como parte de los insectos identificados, crustáceos (ostrácodos y conchostracos) (Lurgo, 1967; Flores, 1969; Bonaparte, 1981; Mazzoni y Hunicken, 1984; Mazzoni, 1985; Sallenave, 2003 y Petrulovicus *et al.*, 2010), algas y vertebrados (peces) (Lurgo, 1967; Flores, 1969; Giordano, 2009 y Castillo Elías, 2011); y alóctonos como restos de plantas, insectos y una interesante asociación microflorística (esporas y polen) bien preservada (Prámparo 1990, 1994, 1999 a y b) (Fig. 6, 7 y 8).

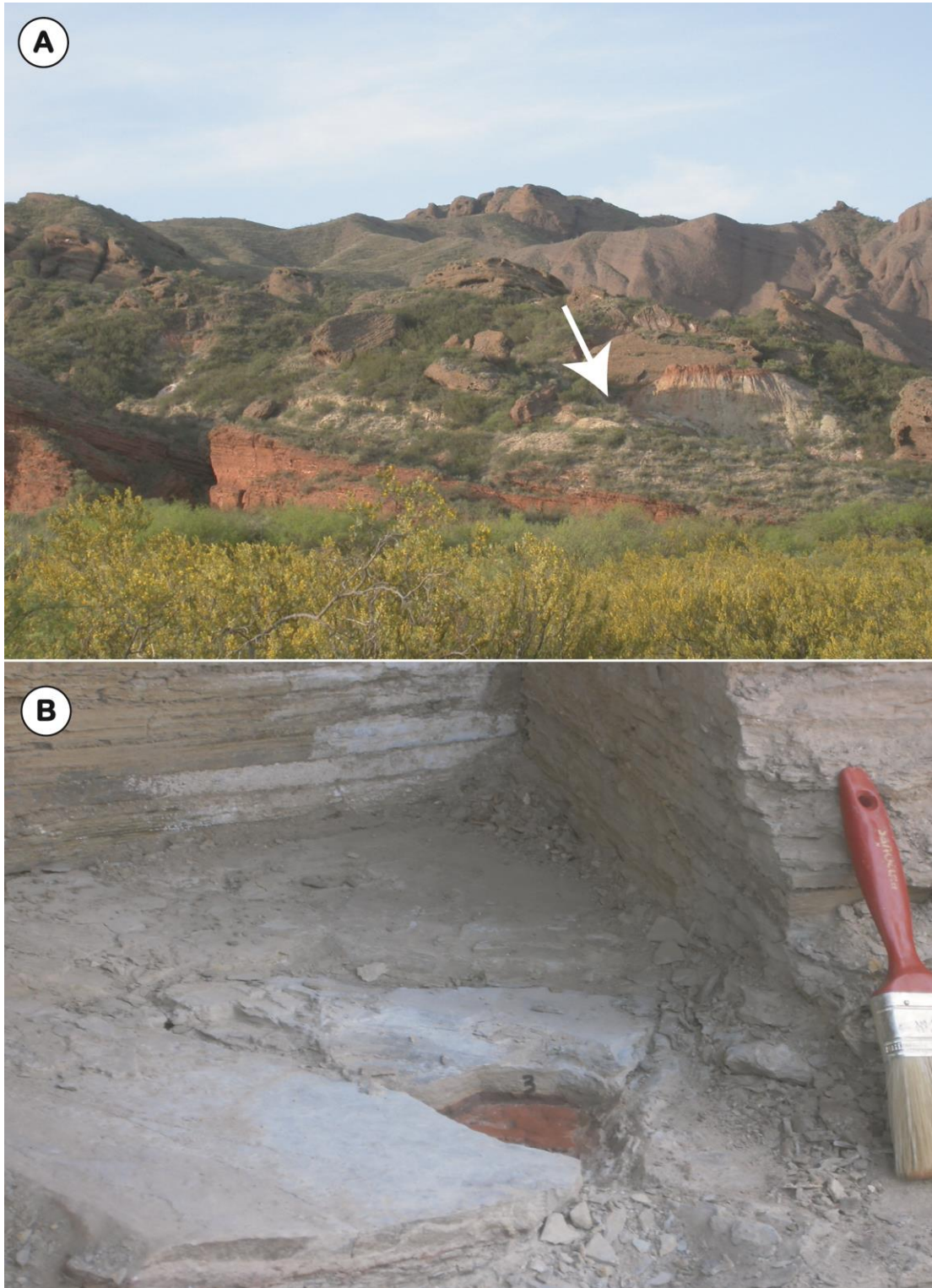


Figura 5 **A.** Foto panorámica del lugar de estudio, señalando la localidad tipo (flecha). **B.** Fotografía de uno de los niveles de la localidad tipo donde se extrajeron los fósiles, se observa la presencia de sedimentos finos laminados. Fotos de M. Gómez.

Los vertebrados de la Formación La Cantera están representados únicamente por peces actinopterigios, incluidos en dos grandes grupos. Por un lado, especímenes de actinopterigios basales de unos 10 cm de longitud total, que fueron preliminarmente interpretados como afines a condrosteos o a coccolepidos según diferentes autores (López-Arbarello, 2004; Castillo-Elías, 2011). Por otro lado, se hallan especímenes de un neopterigio basal provisto de escamas ganoideas y de 5 cm de longitud total.

Dentro de los dos grupos de actinopterigios, se encuentran los neopterigios ganoideos. Su estudio detallado morfológico, comparativo y filogenético, ha mostrado que este grupo constituye una nueva familia de *Teleostomorpha*, *sensu* Arratia (2001). Es importante señalar que esta nueva familia, corresponde a un taxón endémico del sur de Sudamérica (Giordano, 2015; Giordano *et al.*, 2016) (Fig. 6).

El registro de invertebrados fósiles de la Formación La Cantera muestra una variedad de artrópodos incluyendo insectos y crustáceos. Varias décadas transcurrieron desde los primeros hallazgos de insectos (Flores, 1969) hasta que se realizaron estudios sistemáticos (Mazzoni y Hünicken, 1984 y 1987) y se reconocieron dos familias de insectos acuáticos, Notonectidae y Corixidae, con dos nuevas especies: *Canteronacta irajae* y *Romboidella popovi*. Siete familias que pertenecen a cinco órdenes de insectos fueron identificadas posteriormente: Ortóptera, Coleóptera, Hemíptera, Glosselytropea y Neuróptera. Petrulevicius *et al.* (2005, 2010) analizaron la paleoecología de esta asociación de insectos, describiendo una nueva especie, *Notonecta mazzoniae*. De igual forma, los mismos autores registraron la presencia del miembro más antiguo de *Anisopinae* (Familia *Notonectidae*) en América del Sur. De las 10 familias de insectos identificadas, tres resultaron endémicas del paleolago (*Notonectidae*, *Corixidae* y *Empidoidea*) que pertenecen a los órdenes Heteróptera y

Díptera. Las siete familias restantes resultaron ser endémicas del paleolago y se incluyen en los órdenes Orthóptera, Coleóptera, Hemíptera, *Glosselytrodea* y Neuróptera (Sallenave, 2003) (Fig. 6).

II.3.1. Palinología

Los palinomorfos de la Formación La Cantera fueron estudiados por primera vez por L. Stover, quien los dio a conocer mediante una lista taxonómica en el trabajo de Yrigoyen (1975), pero sin descripciones sistemáticas ni ilustraciones del material. Stover reconoció 17 géneros y 29 especies obtenidos de un perfil de la Localidad “El Toscal”. Posteriormente, Prámparo a través de un estudio realizado en su Tesis de Doctorado (1989a) y en otras publicaciones (1988a, b; 1989b) estudió y clasificó sistemáticamente 62 géneros (con 100 especies) de esporas y granos de polen y 6 géneros (con 11 especies) de algas en su mayoría clorofíceas. Las muestras estudiadas fueron extraídas del perfil tipo de la Formación La Cantera y en otra localidad dentro de la misma área denominada “El Toscal”, siempre en el ámbito de la Sierra El Gigante.

Prámparo (1988a) concluyó que la palinoflora está dominada por las formas acuáticas (restos algales) representadas por *Scenedesmus*, *Leiosphaeridia*, *Comasphaeridium*, *Tetrastrum*, etc., las que en algunos niveles constituyen más del 80% del total de la población (Cuadro 1, Fig. 7).

Las gimnospermas están principalmente representadas por granos plicados (*Ephedripites* Bolkhovitina / *Steevesipollenites* Stover). También son frecuentes granos monosulcados (*Cycadopites* Wodehouse y *Monosulcites* Couper) y los granos de *Classopollis* (Pflug) Pocock y Jansonius. Las esporas triletes son muy escasas y solo están representadas por algunas especies de *Cicatricosisporites* y *Appendicisporites*;

menos importante en número son las esporas de *Crybelosporites* y hilates como *Couperisporites* cf. *complexus*, *Aequitriradites* cf. *verrucosus*, *Foraminisporis asymmetricus*, *Zlivisporis reticulatus* y *Coptospora* spp. (principalmente de briófitas y helechos). Los granos bisacados también son escasos (Fig. 7).

Las angiospermas están presentes en porcentajes bajos, están representados en el espectro polínico total entre un 6% y un 24%. Los taxones encontrados son *Afropollis* (*A. operculatus*, *A. zonatus*, *A. aff. Jardinus*) y *Retimonocolpites* sp., *Stellatopollis* sp., *Clavatipollenites* sp., *Tucanopollis*, *Pennipollis* (ex *Brenneripollis*) *peroreticulatus* y el complejo *Asteropollis* (*Stephanocolpites mastandreaei* / *Huitrinipollenites transitorius*) (Cuadro 1, Fig. 7). La presencia de angiospermas basales con morfologías muy distintivas (principalmente *Afropollis*) permitieron considerar a la microflora estudiada como de transición entre las encontradas en las provincias fitogeográficas de Gondwana Norte (*Dicheiropollis etruscus* / *Afropollis*) y la de Gondwana Sur (*Trisaccites*) (Prámparo, 1990). La ausencia de granos de polen tricolpado en la microflora indica una edad Aptiana tardía para la Formación La Cantera. Sin embargo, es notable que esta palinoflora no pudo ubicarse dentro de la subprovincia *Cyclusphaera psilata* propuesta por Volkheimer (1980) para las cuencas del Cretácico Temprano de la parte sur de América del Sur, debido a la falta de este género (*Cyclusphaera*) en la Cuenca de San Luis (Fig. 10). Prámparo (1994) propuso la asociación *Stephanocolpites-Huitrinipollenites-Afropollis* para la Formación La Cantera.

II.3.2. Plantas Fósiles

Los primeros reportes fueron realizados por Fossa Mancini (1939); Lurgo (1967); Flores (1969) e Yrigoyen (1975), pero sin descripciones sistemáticas. Posteriormente,

Hunicken y Romero (1981) describen improntas foliares asignadas a angiospermas basales obtenidas en la localidad tipo de La Cantera.

Puebla (2004) en un estudio preliminar (Trabajo Final de Licenciatura), realizó un inventario, donde describió y clasificó restos vegetales coleccionados en la localidad tipo, durante los años 2001 y 2002.

GRUPOS SUPRAGENÉRICOS	LOCALIDAD TIPO (%)	PROBABLE AFINIDAD BOTÁNICA
Esporas Triletes y Monoletes	0– 14.4%	Pteridofitas y Briófitas
Formas Acuáticas	0– 92%	Algas clorofíceas
Granos Sacados	0– 7.2%	Podocarpáceas
Granos Plicados	3.9– 46.8%	Gnetales (tipo <i>Ephedra</i>) Cycadales y Bennettitales
Granos Rimulados	2– 36%	Coníferas
Granos Inaperturados	0– 8.7%	(Cheirolepidiáceas) Coníferas
Angiospermas	0– 6.7%	

Cuadro 1: Resumen del conteo estadístico de las 17 asociaciones microflorísticas de la localidad tipo. Se usa el término de asociación como el contenido de palinomorfos de una muestra dada, equivalente a un nivel estratigráfico establecido. Modificado de Prámparo (1988 a).

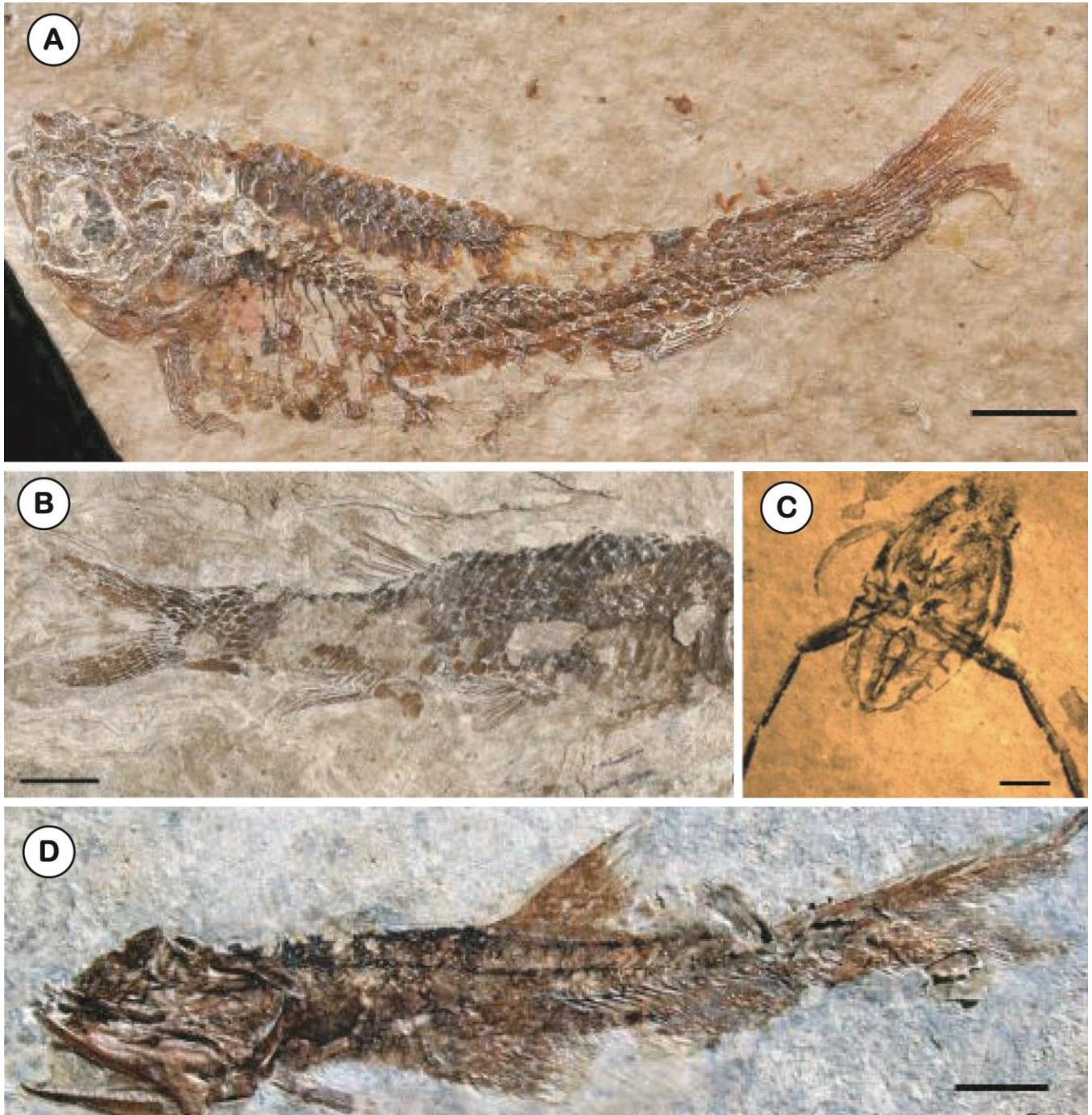


Figura 6. A, B, D. Peces de la Formación La Cantera. A. *Teleosteomorpha* n. sp. 1. MIC-V701a, uno de los especímenes más completos de la Formación La Cantera. B. MIC-V 662 región postcranial de un espécimen de *Neopterygii* (tomado de Arcucci *et al.*, 2015). C. Insecto de la Formación La Cantera, holotipo de *Notonecta mazzoniae* (tomado de Petrulevicius *et al.*, 2010). D. Ejemplar condrósteo MIC-V569 (tomado de Castillo-Elías, 2011). Escala: C=3 mm; A, B, D=5 mm.

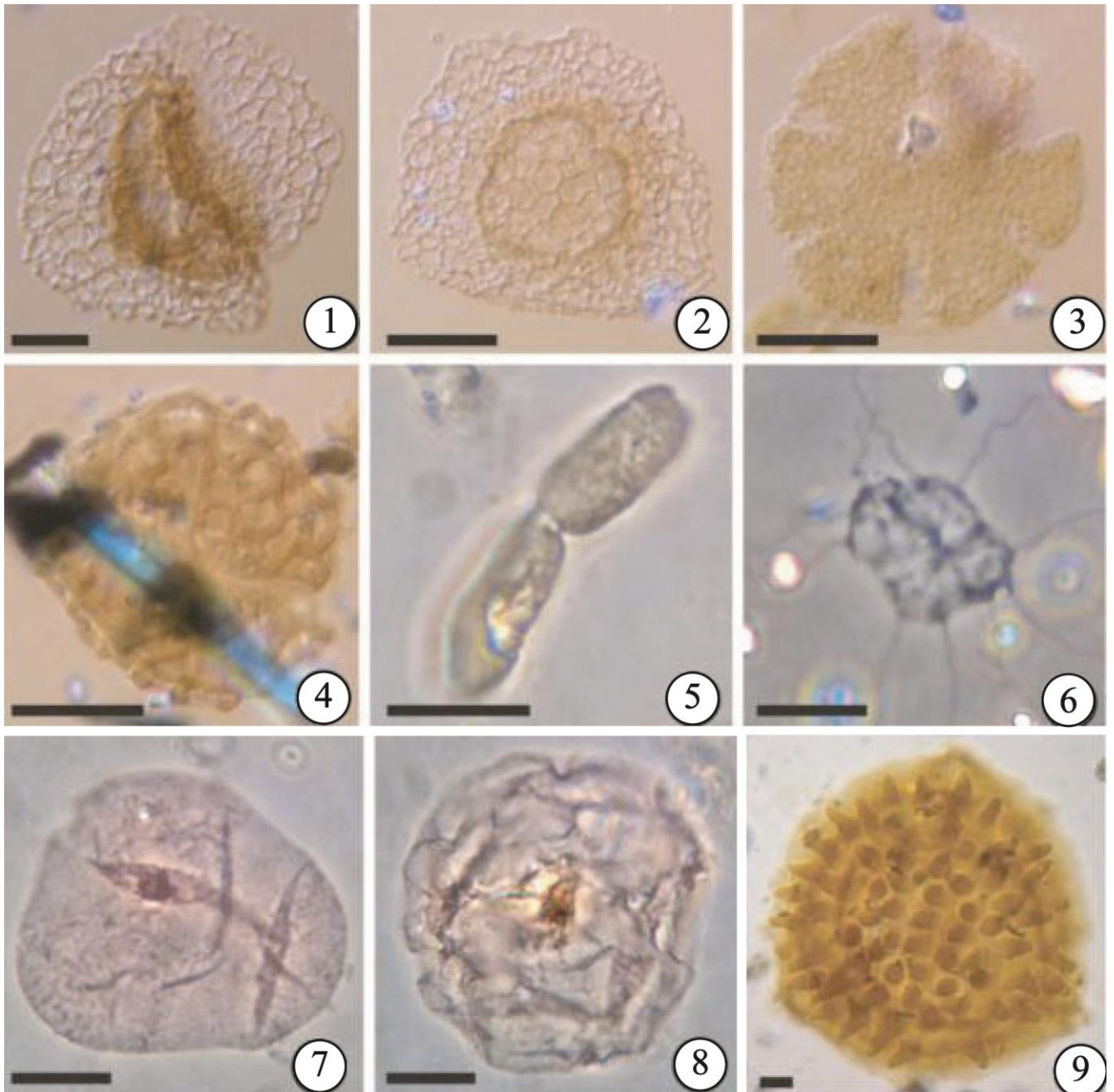


Figura 7. 1 *Afropollis zonatus* Doyle, Jardiné and Doerenkamp MPLP 2245a: K44/4. 2. *Afropollis operculatus* Doyle, Jardiné and Doerenkamp MPLP 2243a:V39/3. 3. *Asteropollis asteroide* complex. 4. *Pennipollis peroreticulatus* (Brenner) Friis, Pedersen and Crane MPLP 3049e: D35/3. 5. *Crucigeniella?* sp. MPLP 3059F:R41/0. 6. *Tetrastrum* cf. *multiflorum* Batten and Lister MPLP 3043c: Q37/0. 7-8. *Leiosphaeridia* spp. MPLP 8264D: N37/3; G32/0. 9. *Couperisporites* cf. *C. complexus* (Couper) Pocock, MPLP 3949C:F30/0 (Modificada de Arcucci *et al.*, 2015). Coordenadas del microscopio indicadas por England Finder. Escala: 1-9=10 μ m

Según dicha autora la macroflora de la Formación La Cantera se encuentra caracterizada por la predominancia de angiospermas (restos de hojas y estructuras reproductivas como semillas y flores). Entre los restos de angiospermas, se encuentra un morfotipo que representa uno de los registros más antiguos de hojas compuestas (Puebla, 2009)

Posteriormente Puebla (2010) describió en su Tesis Doctoral 82 especímenes de fósiles vegetales identificando una variedad de grupos de plantas correspondientes a: Briófitas (con cinco tipos morfológicos), Monilofitas (“helechos”), Equisetales (género *Equisetum*), Gnetales (con tres tipos morfológicos) y angiospermas (con tres morfotipos foliares afines a las dicotiledóneas), dos de estos morfotipos fueron descritos por primera vez para esta formación, el más abundante (49% del total de las angiospermas) es “LC *Micrófila trifoliada*” (Puebla, 2009) con afinidad a las eudicotiledóneas y el morfotipo “LC *Nanófilo pinnatilobado*” (Puebla, 2009) que también está relacionado con las eudicotiledóneas basales. El tercer morfotipo foliar corresponde a “LC–Mirtófilo” que tendría afinidad con Magnoliidae (Puebla, 2010), (Cuadro 2, Fig. 8). En síntesis los hallazgos de plantas fósiles en la Cuenca de San Luis corresponden a una flora fósil diversa donde se han identificado una variedad de grupos de plantas, como así también diversos tipos de estructuras reproductivas como flores, semillas y conos (Puebla, 2009, 2010; Puebla *et al.*, 2012; Puebla *et al.*, 2017).

El registro de Gnetales fue analizado por primera vez en la Tesis Doctoral de Puebla (2010), donde describe conos femeninos y tallos dispersos afines a Gnetales. Posteriormente en el Trabajo Final de Licenciatura de la autora de la presente tesis (Gómez, 2012) se confirma la presencia de estructuras reproductivas como los conos mencionados anteriormente y semillas con una probable afinidad a Gnetales.

II.2.2. Edad

Fossa-Mancini (1939) en su trabajo sobre “Vestigios de antiguos lagos en la provincia de San Luis” describe a los sedimentos aflorantes en la Cuenca de San Luis, denominando a los correspondientes a la Formación La Cantera como “Formación Lacustre”. Los correlaciona con los aflorantes en la localidad fosilífera de Bajo de Veliz, asignándoles por lo tanto una edad pérmica.

Flores (1969) realiza un estudio cuidadoso de la zona, asignando a las formaciones del Grupo El Gigante una edad triásica media a tardía, por su contenido fosilífero.

Yrigoyen (1975) en base a las asociaciones de palinomorfos encontrados en la Formación La Cantera, le asignó una edad correspondiente al Cretácico Temprano (Neocomiano). Posteriormente Prámparo (1989) en su tesis doctoral y también basada en el contenido palinológico de la formación discute y ajusta la edad de la misma. Algunos de los taxones recuperados de esta microflora tienen un gran valor estratigráfico, tales como *Stephanocolpites mastrandreaei* y *Huitrinipollenites transitorius* (grupo *Asteropollis*). Así como también las diferentes especies del género *Afropollis*. En base a estos datos, Prámparo (1990, 1994, 1999a y b,) propone para esta unidad una edad aptiana tardía pudiendo extenderse al Albiano. Archangelsky *et al.*, (2009) y Prámparo *et al.*, (2007), analizaron la evolución de las angiospermas en el sur de América del Sur, mediante el estudio de los caracteres morfológicos foliares y granos de polen de los fósiles y lograron establecer diferentes estadios evolutivos de este grupo para el sector del Hemisferio Sur.

Tanto las hojas como los granos de polen de angiospermas de la Formación La

Cantera, se encuentran en el estadio II, que se corresponde al Aptiano tardío y por lo tanto, esto respalda la edad propuesta previamente por Prámparo (*op cit*) en base a los tipos morfológicos de polen de angiospermas presentes y la restringe al Aptiano tardío (Fig. 9).

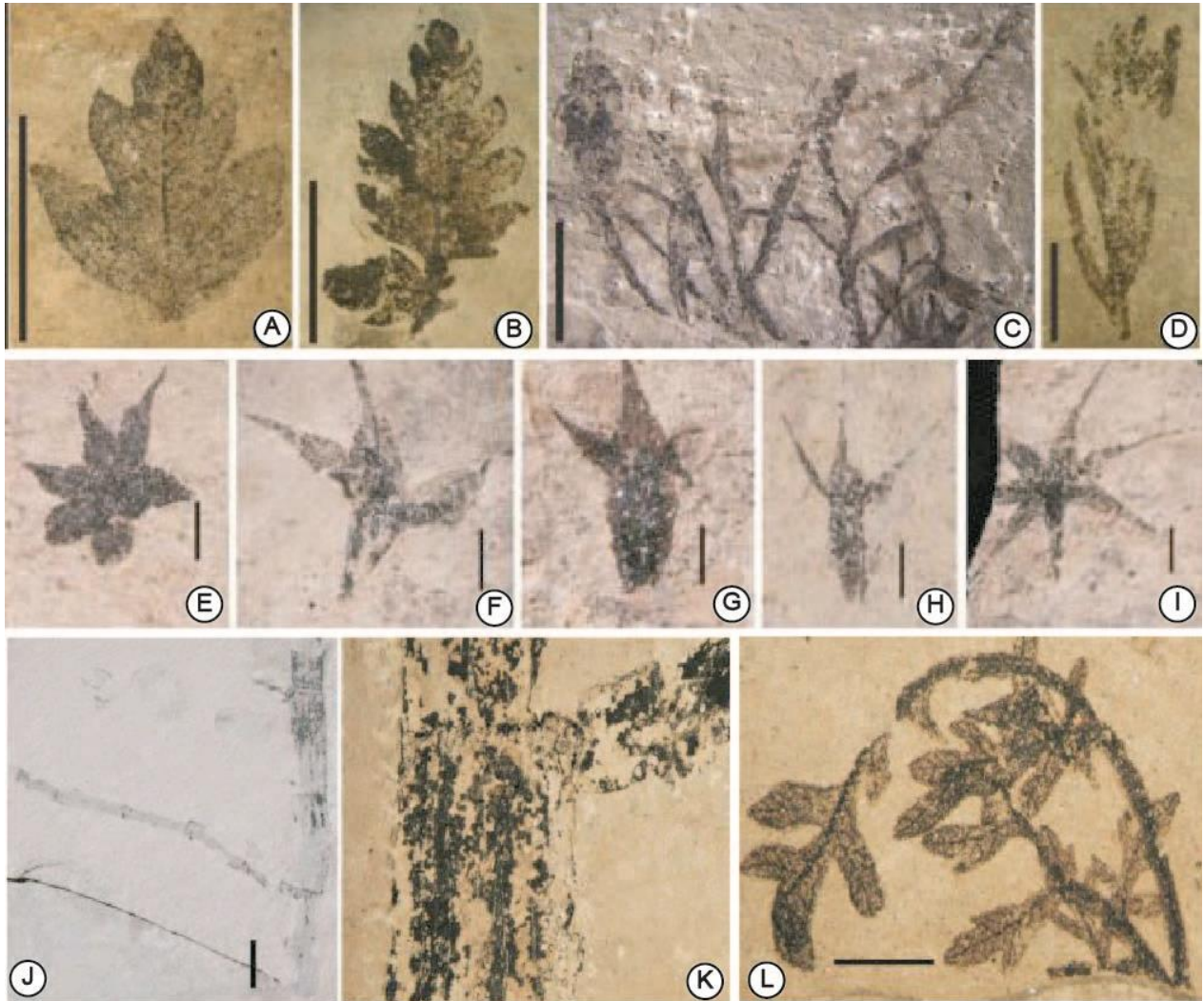


Figura 8. Plantas fósiles de la Formación La Cantera. **A-B.** Morfotipo de foliolo aislado “L-C-*Microphyll trifoliolate*. **A.** MIC- P461. **B.** MIC-P476. **C.** *Muscites* sp. MIC-P618a. **D.** *Thalites* sp. MIC-P611. **E-I.** Flores de angiospermas. **J-K.** *Equisetum* sp. Fragmento de tallo con surcos longitudinales. **L.** Morfotipo LC-*Nanófilo pinnatilobado*. Escala: **A, B, C**= 5mm; **D**= 2.5 mm; **E-I**= 1 mm; **J**= 1 cm; **L**=5 mm. **A-B.** Tomado de Puebla, 2009, **C-D.** Modificado de Arcucci *et al.*, 2015, **E-L.** Tomado de Puebla, 2010.

II.4. Paleoambiente de la Formación de La Cantera

Fossa Mancini (1937, 1939) fue quien primero propuso un origen lacustre para las sedimentitas de esta formación, ya que en la zona del perfil tipo reconoció la presencia de sedimentos finos laminados con fósiles de origen acuático intercalados en bancos de areniscas con marcas de oleaje. La aparición de óndulas dan paso a sedimentos pelíticos con lutitas que indican aguas tranquilas, lo que podría representar lagunas efímeras relacionadas a un entorno fluvial con algunos períodos de un sistema lacustre (Criado-Roque *et al.*, 1981) lo que permitía la conservación de hojas, insectos y peces fósiles (Castillo Elías, 2011).

Recientemente Castillo Elías (2016) analizó en su Tesis Doctoral, los aspectos paleoecológicos y sedimentológicos de la Formación La Cantera en la Sierra El Gigante. La Formación La Cantera, en su localidad tipo podría ser considerado un *Konservat-Lagerstätten*, o sea un ambiente lacustre en el cual las condiciones físico-químicas de sedimentación han sido lo suficientemente tranquilas como para permitir una excelente preservación de organismos delicados como los insectos que normalmente no se conservan en otros ambientes.

Esta excelente preservación estaría relacionada a un sellado bacteriano (biofilms) que habría actuado sobre los sedimentos, protegiendo a los organismos de la degradación. La asociación biótica encontrada en esta unidad es muy rica y diversa (Arcucci *et al.*, 2009; Arcucci *et al.*, 2015) e incluye material fósil de origen autóctono como parte de los insectos identificados, crustáceos (ostrácodos y conchostracos), algas y vertebrados (peces); y alóctonos como restos de plantas, insectos y una interesante asociación microflorística (esporas, granos de polen y restos algales) bien preservada (Prámparo

1990, 1994, 1999 a y b).

Con respecto a la información provista por los grupos vegetales, el registro de *Ephedra* en la Formación La Cantera (indicativo de condiciones secas e incluso áridas) en asociación con polen termófilo abundante (*Classopollis*), rocas sensibles a variaciones climáticas, yeso primario y frecuentes grietas de desecación sugieren una marcada estación árida (Arcucci *et al.*, 2015; Prámparo, 1999; Puebla *et al.*, 2017). Probablemente la vegetación local se desarrollaba alrededor de una laguna de agua dulce poco profunda y altamente oxigenada dominada por restos de algas (por ejemplo, *Scenedesmus*, *Leiosphaeridia*, *Botryococcus*) y donde abundaban los insectos acuáticos, los ostrácodos y los conchostracos (Prámparo, 1999; Puebla, 2004, 2010; Puebla *et al.*, 2012; Arcucci *et al.*, 2015) (Cuadro 2, Fig. 7).

COMPONENTES DE LA MACROFLORA	LOCALIDAD TIPO
Briofitas	11%
Monilofitas (Helechos)	7%
Equisetales	2%
Gnetales	10%
Angiospermas	70%

Cuadro 2: Porcentaje de la flora descrita por Puebla (2010) recuperada de la Fm. La Cantera, basado en un total de 82 especímenes.

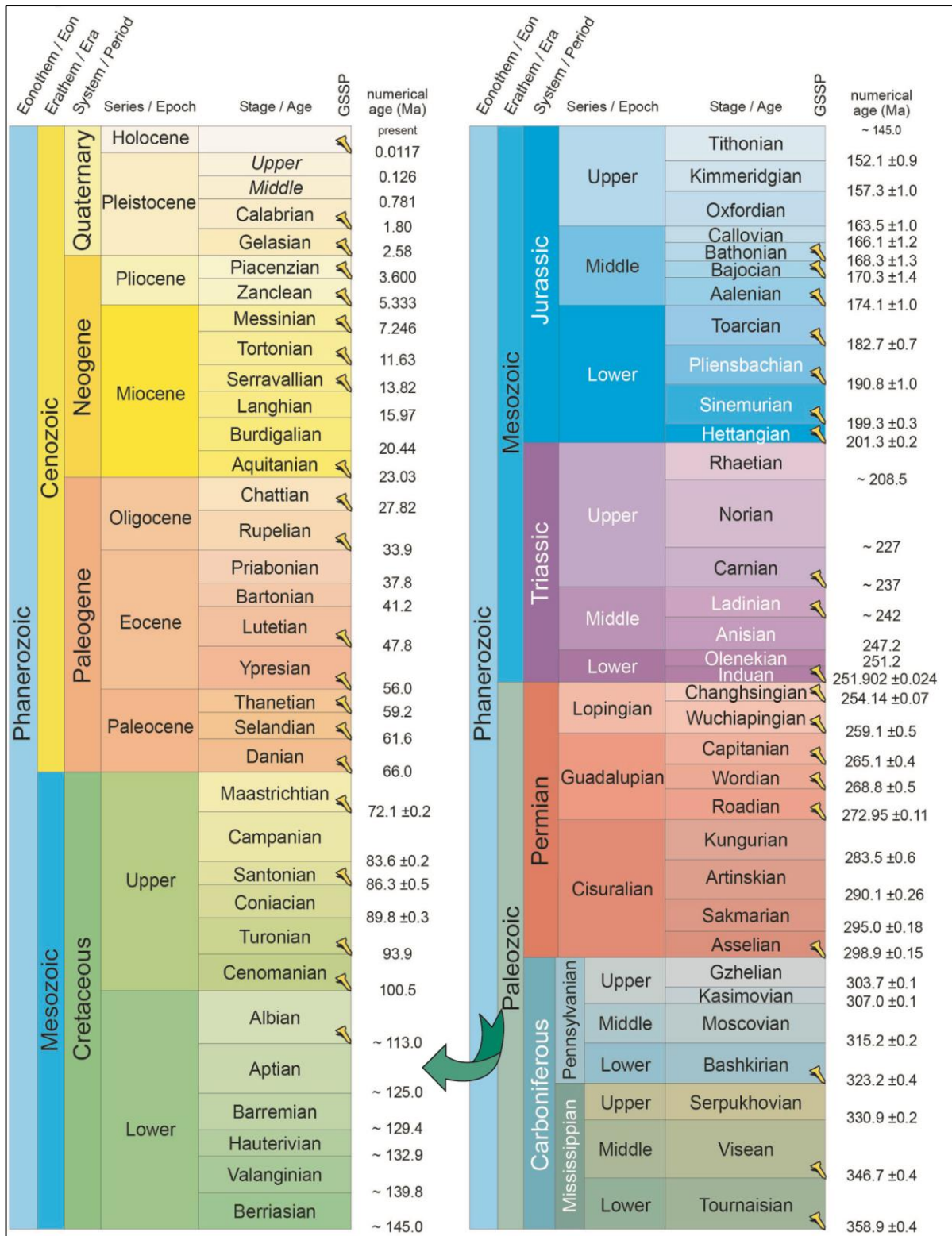


Figura 9. Escala Estratigráfica Internacional (2017). Marcando con una flecha la actual edad de la Formación de la Cantera

II.4. Contexto Florístico en el Cretácico

Para entender mejor el contexto en el cual se desarrolló la flora de la Formación La Cantera durante el Cretácico y su importancia, es necesario entender la distribución de los principales grupos vegetales durante el Mesozoico en el Hemisferio Sur (Fig. 10).

Las floras del Cretácico Temprano se diferencian muy poco de las del Jurásico, en cuanto al dominio de algunos grupos de coníferas y pteridospermas. Las araucarias y podocarpáceas fueron componentes importantes de las floras gondwánicas durante el Cretácico (McLoughlin, 2001). Durante el Cretácico Temprano en las áreas continentales dominaron los helechos y las coníferas, entre las que se destacan las Cheirolepidáceas (*Classopollis*) y Podocarpáceas, agregándose las angiospermas a partir del Barremiano.

Las coníferas cheirolepidáceas debieron ser plantas muy ubicuas, dado que sus fósiles (principalmente su polen) tienen una distribución amplia en ambientes muy variados, desde secos hasta húmedos y de costeros a continentales (Del Fueyo *et al.*, 2007). Las ginkgoales fueron abundantes en depósitos aptianos de algunas regiones como el sudeste de Australia, Argentina e India, pero no fueron importantes a nivel gondwánico. Algunos grupos de helechos con semillas que eran importantes en el Cretácico Temprano habrían desaparecido antes de alcanzar la mitad del Cretácico, como por ejemplo *Ticoa*, *Pachypteris*, *Archangelskya*, entre otros (McLoughlin, 2001).

En el límite entre el Cretácico Temprano y Tardío, las gimnospermas pasan a un plano secundario y se extinguen importantes grupos (Pteridospermales, Caytoniales, Bennetitiales) y se reducen otros órdenes (Ginkgoales, Cycadales, Araucariaceae), desarrollándose luego las angiospermas (Baldoni y De Vera, 1980; Anderson y

Anderson, 1985; Césari *et al.*, 1998).

En el caso de los helechos, las floras cretácicas son compuestas en general por los mismos grupos que eran importantes en el Jurásico, tales como Schizaeaceae, Matoniaceae, Osmundaceae, Dipteridaceae y Gleicheniaceae. El registro de esporas indica que hubo una gran diversidad de helechos con fuerte presencia de esporas afines a Schizaeaceae, Pteridaceae, Dicksoniaceae, Marsileaceae, entre otras, durante el Cretácico; sin embargo esto no se ha registrado a nivel de la macroflora (Dettmann, 1994). Es probable que muchas familias de helechos modernos se hayan originado en el Cretácico y se diversificaran en asociación con la radiación de las angiospermas (Dettmann, 1994). Los equisetales declinaron en importancia a través del Cretácico Temprano y probablemente sufrieron extinciones locales (como por ejemplo en Australia) hacia el final del período (McLoughlin, 2001).

Las briofitas fueron un componente diverso y abundante de la vegetación de varias regiones gondwánicas según diversos estudios palinológicos (Morgan *et al.*, 1995; Archangelsky y Villar de Seoane, 1996; Vijaya, 1999). Dentro de las briofitas, las hepáticas están localmente bien representadas en las macrofloras del Hemisferio Sur (Drinnan y Chambers 1986; Dettmann y Clifford, 2000) pero es poco lo que se conoce de la amplia diversidad de este grupo (McLoughlin, 2001).

La circunstancia que durante gran parte del Cretácico haya dominado un clima templado a cálido no impidió que las floras mostraran ciertas diferencias a partir del Cretácico Temprano, reconociéndose dos regiones: Laurasia y Gondwana (McLoughlin, 2001). En general las megaflores del Cretácico Temprano de Patagonia, Sudáfrica y la India son bastante similares y uniformes. En su conjunto constituyen la flora de *Ptilophyllum*, caracterizada por Bennetitales y otras gimnospermas (McLoughlin, 2001).

A partir del Albiano se hicieron más abundantes las angiospermas que rápidamente invadieron los distintos ambientes (McLoughlin, 2001).

Las microfloras del Cretácico Temprano de América del Sur contienen abundantes *Classopollis*. En la culminación del Cretácico los granos de polen *Nothofagidites* (granos de polen de *Nothofagus*) aparecen en los registros en Nueva Zelanda, Australia, Antártida y Patagonia.

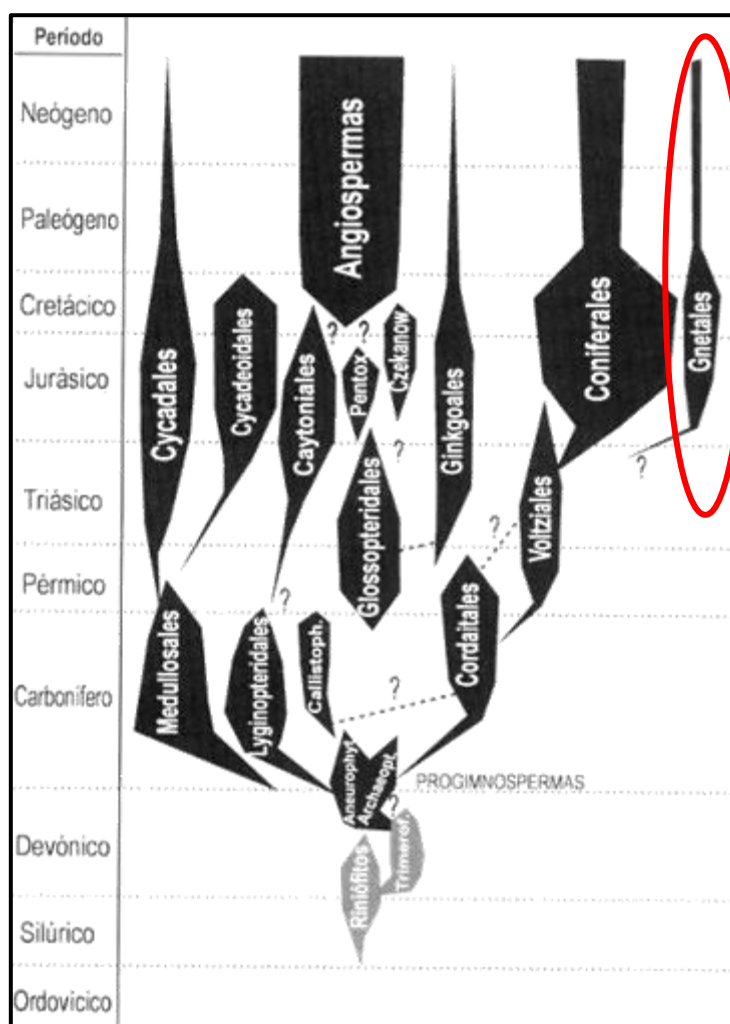


Figura 10. Relaciones evolutivas dentro de los espermatófitos. Modificado de Stewart y Rothwell (1993).

II.4.1. Provincialismo Florístico del Cretácico Temprano

Algunos estudios sugieren que existió una flora relativamente uniforme en Gondwana durante el Cretácico Temprano (Anderson y Anderson, 1985; Césari *et al.*, 1998; McLoughlin, 2001). Meyen (1987) reconoce una única provincia florística gondwánica y otros autores concuerdan con una homogeneidad de las floras durante el Cretácico Temprano (Barnard, 1973; Frakes, 1979).

Se consideran en esta Tesis dos de las numerosas divisiones florísticas (Brenner, 1976 y Hengreen *et al.*, 1996) que postulan diversos autores.

Brenner (1976) distingue cuatro provincias palinoflorísticas para el Cretácico que se desarrollaron entre el Barremiano y Cenomaniano: Provincia del Norte de Laurasia, Provincia del Sur de Laurasia, Provincia del Norte de Gondwana y Provincia del Sur de Gondwana (Fig. 12). En este contexto, los granos de polen de *Ephedra* habrían sido abundantes en el área septentrional de Gondwana (Brenner, 1976; Doyle *et al.*, 1982; Crane y Lidgard, 1989). El clima en las provincias de Laurasia meridional y de Gondwana septentrional se infiere como estacionalmente seco, en base a datos palinológicos y sedimentológicos. Por otra parte, en sedimentos de las regiones de Laurasia septentrional y Gondwana meridional, donde había climas más fríos y húmedos, aparecen grandes cantidades de palinomorfos correspondientes a helechos y coníferas (Brenner, 1976).

Hengreen *et al.* (1996), realizan una revisión de las provincias palinoflorísticas del Cretácico y postula según el contenido palinológico nuevas divisiones florísticas.

Región Ecuatorial (Provincia *Dicheiropollis etruscus/Afropollis*, prealbiana): ocupa la misma posición geográfica que la Provincia WASA (West African-South American) de

Herngreen y Chlonova (1981) y con la Provincia Norte de Gondwana de Brenner (1976). Esta región comprende el norte de América del Sur y África (excepto el sur), donde se encuentran asociaciones con predominio de *Classopollis* (Cheirolepidáceas), acompañado de otras gimnospermas como *Exesipollentites*, *Araucariacites*, *Inaperturopollenites*. Entre las esporas aparecen *Concavisporites*, *Gleicheniidites*, *Cicatricosisporites* y *Aequitriradites*. Las especies que caracterizan a esta provincia en orden estratigráfico son: *Dicheiropollis etruscus*, *Tucanopollis crisopolensis*, *Afropollis* spp., *Complicatisaccus cearensis* y *Sergipea* spp.

Región Austral: (Provincia de Trisacados, Cretácico Temprano-Cenomaniano): se corresponde con la Provincia Sur de Gondwana de Brenner (1976), del Cretácico Medio, incluyendo la Subprovincia *Cyclusphaera psilata-Classopollis* de Volkheimer (1980) y la Provincia de Gondwana del Cretácico Temprano de Herngreen (1980) y Herngreen y Chlonova (1981). Esta región incluye: Antártida, sur de América del Sur y África, Australia, Nueva Zelanda e India. En esta región generalmente predomina el polen de gimnospermas, tales como: bisacados (generalmente de Podocarpáceas), trisacados (*Microcachrydites* y *Trisaccites*), polen de araucarias (*Araucariacites*, *Callialasporites*) y monosulcados (*Cycadopites*, *Monosulcites*). Se observa un notable decrecimiento de los granos de polen bi y trisacados desde sur a norte en Argentina, Australia, sur de África e India. Los granos de polen del género *Classopollis* (Cheirolepidáceas) predominaban en las regiones costeras. Hay una amplia diversidad de helechos con muchos géneros cosmopolitas, pero representados por especies diferentes a las del Hemisferio Norte. Se pueden distinguir dos subprovincias en el intervalo Berriasiano-Aptiano: Subprovincia *Cyclusphaera psilata-Classopollis* (Volkheimer, 1980) para el sur de América del Sur y de África y la Subprovincia

Murospora florida para Australia e India, esta última provincia se caracteriza por la ausencia de *Cyclusphaera* spp. y la presencia de *Murospora* spp.

En base a las asociaciones palinológicas encontradas en la Formación La Cantera (Prámparo, 1988a, 1988b, 1989b, 1990), discute la ubicación de dicha microflora en el patrón de las provincias florísticas para el intervalo Barremiano-Cenomaniano propuesta por diversos autores. Teniendo en cuenta la posición geográfica de la Formación La Cantera (Provincia de San Luis, centro-oeste de Argentina), podría situarse dentro de los límites de la Provincia Sur de Gondwana (Brenner, 1976), además posee especies características de esta provincia como una gran diversidad de esporas Schizaeaceae, granos de polen de *Classopollis*, pero no abundancia de polen de angiospermas (*Retimonocolpites*, *Stephanocolpites*, *Huitrinipollenites*). Sin embargo, *Cyclusphaera*, género típico de las cuencas del Cretácico del sur de América del Sur y de África y que define a la subprovincia *Cyclusphaera psilata-Classopollis*, no aparece en la Formación La Cantera.

Por otra parte, se encuentran similitudes entre la microflora de la Provincia Norte de Gondwana y la microflora de la Formación La Cantera, como lo es la gran cantidad de granos plicados (*Equisetosporites (Ephedripites)*, *Steevesipollenites*, *Cycadopites*, *Monosulcites*), baja diversidad y cantidad de bisacados y pteridofitas y presencia de diversas especies de *Afropollis*, género típico del norte de Gondwana.

En base a esto, Prámparo (1989b, 1990) considera que la microflora de la Formación La Cantera sería transicional o ecotonal entre la de las provincias Norte de Gondwana, en el sentido de Brenner (1976) y la del Sur de Gondwana o entre las equivalentes de la Provincia de *Dicheiropollis etruscus/Afropollis*, según Hengreen *et al.* (1996). (Fig. 11).

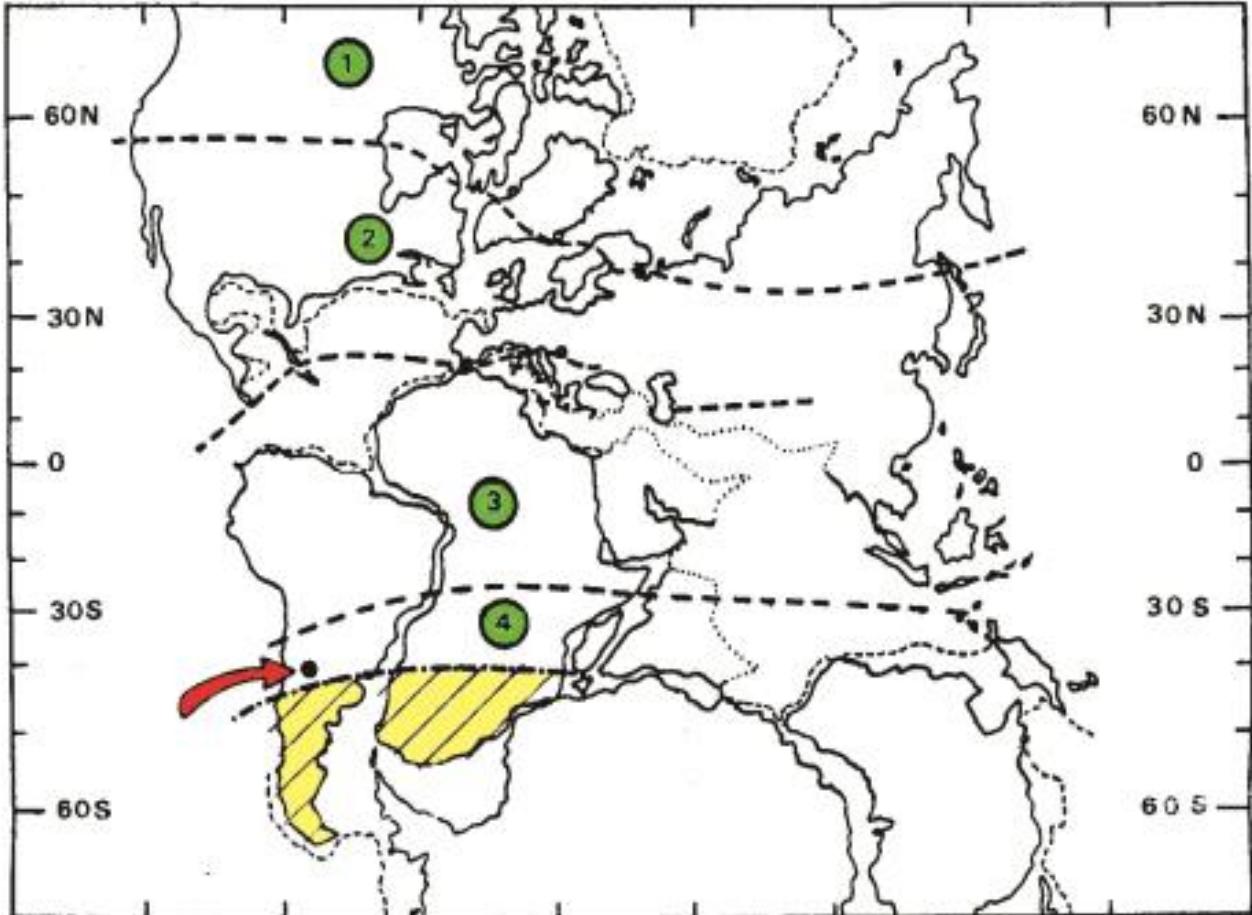


Figura 11. Mapa de la posición relativa de los continentes durante el Cretácico Temprano a medio. Límite de las provincias palinoflorísticas de Brenner (1976): 1. Provincia Norte de Laurasia, 2. Provincia Sur de Laurasia, 3. Provincia Norte de Gondwana, 4. Provincia Sur de Gondwana. El punto lleno indica la ubicación del área de estudio de la presente tesis, Formación La Cantera, Cuenca de San Luis y la zona con rayas diagonales indica la ubicación de la Subprovincia de *Cyclusphaera psilata-Classopollis*, propuesta por Volkheimer (1980) (mapa modificado de Prámparo, 1989).

CAPÍTULO III:

MATERIALES Y MÉTODOS

III.1. Material Fósil

III.1.2. Materiales examinados de la Formación La Cantera

III.1.2.1. *Trabajo de Campo*

III.1.2.2. Instrumental y Materiales Utilizados

III.1.2.3. *Preparación del Material*

III.1.3. Metodología

III.2. Material de Especies Actuales

III.2.1. Instrumental y Materiales Utilizados

III.2.2. Metodología

III.2.2. Preparación del Material Polínico Actual

III.2.2.1. *Instrumental y Materiales Utilizados*

III.2.2.2. *Metodología*

III.2.2.2.1. Microscopio Estereoscópico

III.2.2.2.2. Microscopio Electrónico de Barrido

III.2.3. Material Polínico Fósil

III.3. Marco Conceptual del Análisis Filogenético

En el desarrollo de la presente tesis se estudiaron restos de plantas fósiles, pero también se analizaron especímenes de plantas actuales obtenidas de herbarios y de recolección de material fresco.

III.1. Material Fósil

III.1.2. Materiales fósiles examinados de la Formación La

Cantera

Al material vegetal fósil estudiado y correctamente identificado, se le asignó un número de campo, que luego fue ingresado a la colección de Paleontología del Repositorio de fósiles de Contacto: Museo Interactivo de Ciencias (MIC) de la FCFMyN de la UNSL (Universidad Nacional de San Luis) donde quedaron depositados bajo la sigla MIC-P y con la numeración correspondiente a la colección. Con respecto al material INDET (20) al no poder identificarlo con certeza, se los dejó con el número de campo.

Los materiales estudiados corresponden a un total de 96 estructuras reproductivas: MIC-P322, MIC-P672, MIC-P673, MIC-P674, MIC-P675, MIC-P676, MIC-P677, MIC-P678, MIC-P679, MIC-P683, MIC-P684, MIC-P687, MIC-P688, MIC-P689, MIC-P691, MIC-P797, MIC-P798, MIC-P799, MIC-P800, MIC-P801, MIC-P802, MIC-P803, MIC-P804, MIC-P805, MIC-P806, MIC-P807, MIC-P808, MIC-P810, MIC-P809, MIC-P811, MIC-P812, MIC-P813, MIC-P814, MIC-P815, MIC-P816, MIC-P817, MIC-P818, MIC-P819, MIC-P820, MIC-P821, MIC-P822, MIC-P823, MIC-P824, MIC-P825, MIC-P826, MIC-P827, MIC-P828, MIC-P829, MIC-P830, MIC-P831, MIC-P833, MIC-P834, MIC-P835, MIC-P836, MIC-P837, MIC-P838, MIC-P839, MIC-P840, MIC-P842, MIC-P844, MIC-P846, MIC-P847, MIC-P848, MIC-P849, MIC-P850,

MIC-P851, MIC-P852, MIC-P853, MIC-P855, MIC-P856, MIC-P858, MIC-P859, MIC-P860, MIC-P862, MIC-P863 y MIC-P864. P417, P447, P324, P328, P403, P404, P405, P407, P408, P410, P413, P418, P424, P430, P431, P433, P436, P437, P444 y P445.

Además se analizaron otros materiales donde se encontraban tallos y otras estructuras vegetativas que aún están sin identificar: MIC-P685, MIC-P686, MIC-P670, MIC-P680, MIC-P681 y MIC-P683.

Cabe aclarar que también se ha incluido en la presente Tesis, el material que se estudió parcialmente en la tesina de licenciatura “Estructuras reproductivas fósiles en la asociación paleoflorística de la Formación La Cantera, Cretácico” de la misma autora (Gómez, 2012).

III.1.2.1. Trabajo de Campo

Se realizaron diez campañas a la sección expuesta en la Sierra El Gigante correspondiente a la Localidad Tipo de la Fm. La Cantera, durante el período 2012 al 2017 (entre 1 y 3 días de duración cada una), donde se realizaron tareas de extracción y prospección de los diferentes niveles de la formación. El material extraído fue referido siempre a los niveles del perfil sedimentológico de detalle modificado de las tesis de doctorado de G. G. Puebla (2010) y G. Castillo Elías (2016). También se utilizó material extraído de las campañas realizadas en los años 2010 (campaña de diez días de duración), 2012, 2013 y 2014, organizadas por la Dra. Laura Codorniú.

Se utilizaron técnicas mecánicas estándar para la extracción y para su transporte, los materiales fueron acondicionados mediante papel, algodón y bolsas plásticas.

III.1.2.2. Instrumental y Materiales Utilizados

- Lupa binocular *Leica M-80* con cámara clara incorporada de la FCFMyN de la UNSL (Fig. 13).
- Lápiz de goma de borrar, agujas metálicas para la preparación de fósiles y pinceles.
- Cámara fotográfica digital (*Sony Cybershot DSC-HX1 9.1MP. 20x Optical Zoom*).
- Tabletas gráficas digitalizadoras *Wacon pen small y Genius*.
- Material de recolección de muestras: cintas métricas, piqueta, lupa de mano, bolsas, ácido clorhídrico, fibras permanentes para rotular muestras, entre otros.
- Microscopio estereoscópico Olympus SZ 6, con cámara digital anexada de 8 megapíxeles (Olympus SP- 350) perteneciente al IANIGLA (Mendoza).
- Fotografías obtenidas del Microscopio Electrónico de Barrido (LABMEN) Universidad de San Luis y el Microscopio Electrónico de Barrido del CRYCIT-Mendoza.

III.1.2.3. Preparación y toma de datos del Material

Una vez obtenido el material fósil, se prosiguió con el trabajo de laboratorio. Las estructuras reproductivas fósiles se encontraban como impresiones / compresiones carbonizadas en limolitas gris verdosas finamente laminadas, correspondientes a la Formación La Cantera. Se encontraron cutículas en buen estado de preservación y los especímenes se prepararon para su estudio, mediante limpieza con agujas. En una segunda instancia, se procedió a su observación con la lupa binocular *Leica M80* y microscopio estereoscópico Olympus SZ 61. Se tomaron fotografías con cámara digital de 8 megapíxeles (Olympus SP-350), la cual está anexada a la lupa estereoscópica del

IANIGLA (Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales) –CCT – CONICET Mendoza.

Se midieron las longitudes (L) y los anchos (B), utilizando las imágenes digitales para evitar el deterioro de las muestras, estas medidas se realizaron con una herramienta del programa Adobe Illustrator CS5 y Corel Draw (Fig. 13). Las imágenes fueron optimizadas y ampliadas por medio de los programas Adobe Photoshop CS3 e Adobe Illustrator CS5.

Se seleccionaron los especímenes mejor preservados y más representativos de cada grupo para la colección de las imágenes fotográficas y armado de las láminas. Para los dibujos esquemáticos se utilizó una tableta de dibujo y se hizo uso de la cámara clara de la lupa estereoscópica (Olympus SZ 61). Debido a la preservación orgánica en varias muestras y a la impresión de las ornamentaciones en el sedimento, se utilizó el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) para la observación de las mismas (Fig. 12).

III.1.3. Metodología

El tamaño de los fragmentos vegetales que se fosilizan, están en proporción directa con la distancia de su origen al yacimiento fosilífero y con el movimiento de las aguas que los han transportado. Si el transporte es largo, serán cada vez más diminutos; cuando el transporte es nulo (sepultadas *in situ*), la planta puede quedar totalmente preservada (Archangelsky, 2000).

Las impresiones (o improntas) y los moldes, son restos vegetales que han perdido todo resto de materia orgánica, en donde la planta queda sumergida en un medio líquido en el cual la oxidación es mínima. La forma externa de una compresión

es modificada por la presión vertical de la columna sedimentaria que la cubre. Luego de un tiempo, la sustancia orgánica de la planta, que consiste principalmente en celulosa y lignina, se convierte en carbón y los carbohidratos se transforman en hidrocarburos; las cutículas y las paredes de las esporas no cambian su composición. La materia orgánica se preserva como una capa carbonizada (perdiendo H y O), lo cual retiene a menudo algunas de las membranas cutinizadas y, a veces, también algo de estructura original. Este tipo de fósiles es común en sedimentos continentales. Algunas estructuras fértiles pierden su forma original y generalmente se preservan como mamelones carbonosos, pero conservan detalles estructurales que permiten a menudo su reconstrucción. Macroscópicamente, las estructuras fértiles no son fáciles de observar, y solo en el laboratorio, luego de su rescate, podremos aceptar o desechar un fósil dado (Archangelsky, 2000).

La forma que adopta una compresión luego del proceso de fosilización, depende de la presión vertical del sedimento y el grado de descomposición del organismo. En algunas compresiones, la estructura orgánica de la materia carbonosa muchas veces no se preserva. Esto puede ser producto a que se pierde en el momento de la extracción en el campo, cuando la muestra toma contacto con el ambiente, sobre todo si el sedimento se encuentra húmedo. A menudo pueden estar presentes ciertas membranas (cutículas), que son mucho más resistentes a la oxidación y a las presiones.

En las momificaciones, ciertos componentes orgánicos de una planta, son extremadamente resistentes a la oxidación y la descomposición. La cutícula que cubre la epidermis, y la exina de los granos de polen y de las esporas son más comunes. Durante el proceso de fosilización, estas membranas no alteran aparentemente su

composición original, y se preservan conservando intactas sus estructuras; por eso, estos fósiles son denominados momificaciones.

La cutícula es una membrana impermeable que recubre los tejidos epidérmicos de una planta en aquellas partes que está en contacto con la atmosfera. Esta membrana posee orificios estomáticos que regulan el intercambio de gases con la atmosfera. Los aparatos estomáticos suelen ser estructuras complejas y especializadas y son elementos diagnósticos de gran valor. Estudiando los estomas y otras formaciones epidérmicas, puede deducirse con aproximación el régimen climático al que la planta estaba sometida. En las plantas fósiles, solo las cutículas de las plantas superiores (gimnospermas y angiospermas) suelen estar preservadas, ya que esta suele ser más gruesa (generalmente más de un micrón), que en las pteridofitas (decimas de micrón).

Las estructuras fértiles de las plantas (y también los frutos o semillas) suelen tener membranas cutinizadas, tanto externas como internas. En una semilla, cuando las condiciones lo permiten, podemos determinar la cantidad de membranas internas y estudiar su posición y su estructura (Archangelsky, 2000).

Para materiales que se preservaron como impresiones y compresiones, resulta difícil utilizar una clasificación taxonómica que se basa en los caracteres anatómicos (Archangelsky, 2000). Sin embargo, en algunas ocasiones ha sido posible, con cierto margen de seguridad, correlacionar impresiones o compresiones con materiales anatómicamente preservados (Seward, 1917). Por lo tanto se usa una clasificación basada en los caracteres morfológicos.

La sistemática paleobotánica trata de adaptarse al sistema de clasificación de las plantas actuales. A diferencia de la sistemática botánica, la paleobotánica se basa en

material vegetal conservado como fragmentos de órganos de manera general y/o excepcionalmente los órganos en conexión orgánica (Sucerquia, 2006). El establecimiento de las afinidades botánicas para muchos de estos órganos no siempre es posible, debido a que las plantas fósiles proveen excelente información de su morfología general, pero es raro que se preserven los caracteres anatómicos en detalle por lo que es necesario crear sistemas artificiales de clasificación como “géneros fósiles” (Cleal y Thomas, 2010 a y b).

Resolver relaciones entre especies fósiles y existentes es difícil, porque los taxones existentes comprenden un grupo homogéneo de especies en las que los caracteres morfológicos son a menudo similares. Por otra parte, algunos rasgos son evidentemente homoplásicos, mientras que otros no son uniformes dentro de cada especie, o incluso dentro de un individuo (Rydin *et al*, 2004).

Para las estructuras reproductivas como frutos y semillas fósiles que carecen de detalles suficientes para hacer asignaciones genéricas más informativas, Brongn (1996) propone el uso del género *Carpolithus* para estos casos. En este trabajo se utilizó la propuesta de Brongn (1996), para identificar el material en estudio. Usualmente, es mejor para utilizar el género *Carpolithus* empezar por los mejores preservados y más abundantes, luego trabajar los tipos menos comunes y pobremente preservados.

A las estructuras reproductivas en estudio se las clasificó siguiendo la metodología previamente citada. El criterio para estudiar las semillas fósiles se basa en comparaciones con descripciones e ilustraciones publicadas de otros materiales fósiles y actuales, a través de las cuales es posible su asignación a taxones actuales o extintos. Los principales caracteres morfológicos que se observaron para establecer los morfotipos fueron: las brácteas, las estructuras membranosas y la forma en general de

las estructuras.

III.2. Material de Especies Actuales

III.2.1. Instrumental y Materiales Utilizados

- Materiales herborizados obtenidos de los distintos herbarios y material fresco recolectado de zonas aledañas.
- Lupa binocular *Leica M-80* con cámara clara incorporada.
- Lápiz de goma de borrar, bolsas de recolección tipo *Ziploc*, agujas metálicas para coleccionar las estructuras de interés de los herbarios.
- Cámara fotográfica digital (*Sony Cybershot DSC-HX1 9.1MP. 20x Optical Zoom*).
- Alcohol 70% para hidratar las partes que se encontraban desecadas debido a la herborización.
- Material bibliográfico de consulta: Flora del Cono Sur (Pág. Web del Instituto de Botánica Darwinion (IBODA) y la página Web: <http://www.plantsystematic.org/>

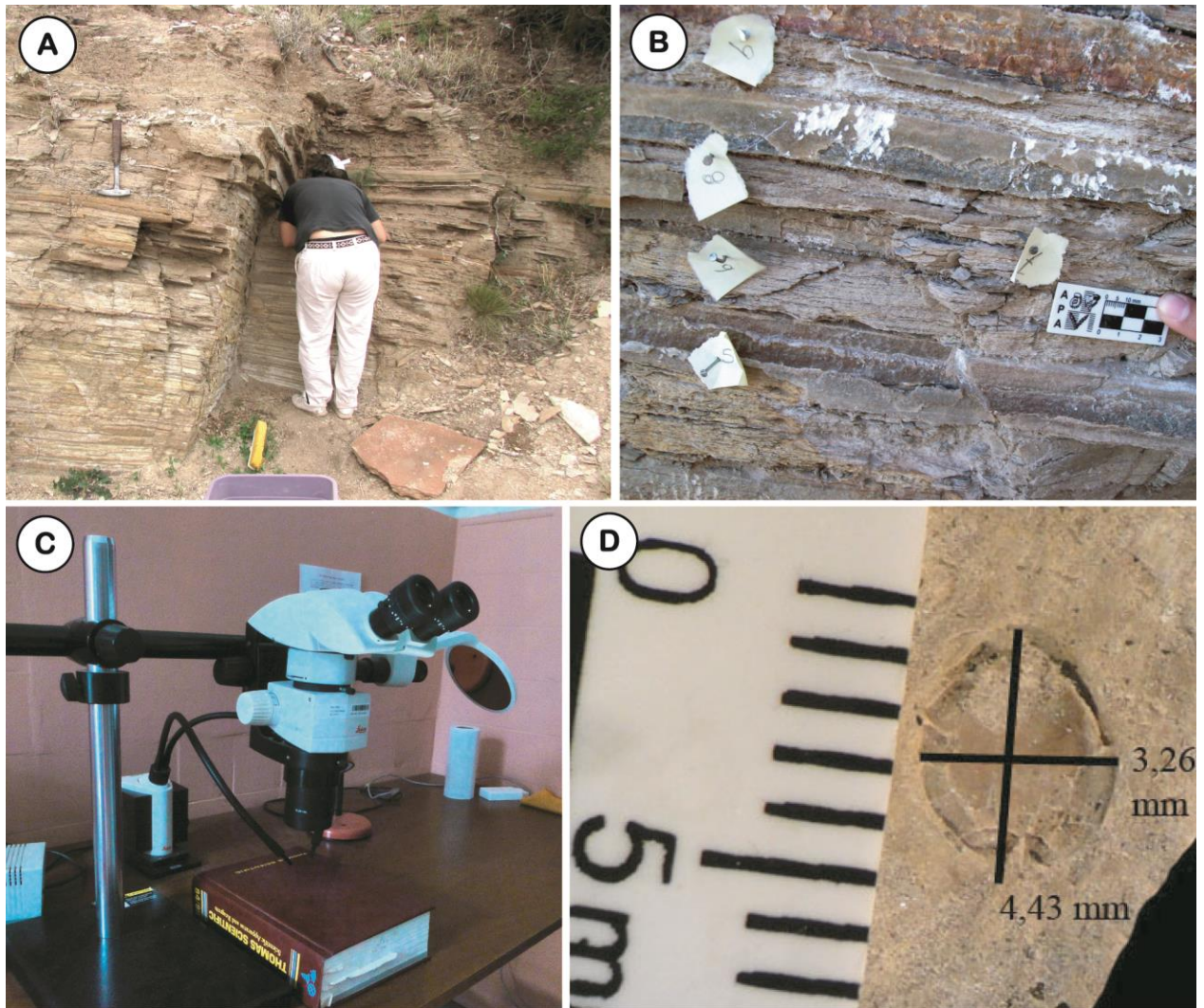


Figura 12. **A.** Extracción de los fósiles en la localidad tipo de la Formación La Cantera. **B.** Detalle del perfil dividido en los diferentes niveles fosilíferos donde se obtuvieron los especímenes. **C.** Repositorio de Fósiles provisto de una lupa con cámara clara anexada para el estudio del material fósil. **D.** Fotografía esquemática de la toma de medidas de las semillas y conos ovulíferos. (Foto de M. Gómez).

III.2.2. Metodología

Las gnetales actuales se obtuvieron mediante recolección en el campo en distintos lugares de la provincia de San Luis y además proveniente de herbarios. El material recolectado en el campo fue analizado, para su correcta identificación mediante las mismas claves dicotómicas usadas para el material depositado en el Herbario de la

Colección Didáctica de Plantas Vasculares de la UNSL (Fig. 13). En la provincia de San Luis solo se pudieron obtener ejemplares de las tres especies que son nativas del lugar; *Ephedra triandra*, *E. americana* y *E. ochreatea*. El material correspondiente a las demás especies sudamericanas de *Ephedra*, provienen de distintos herbarios tanto para el estudio de las estructuras reproductivas como para realizar los preparados palinológicos.

La recolección del material obtenido de los herbarios de Buenos Aires–MACN (Museo Argentino de Ciencias Naturales) y de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion (IBODA), como así también la revisión de la especie fósil *Ephedra verticillata*, se realizó en el marco de una Pasantía de Posgrado, enmarcada dentro del plan de doctorado de la Universidad. El material obtenido en los herbarios fue utilizado para realizar los diferentes preparados en los distintos estudios como el análisis de los caracteres morfológicos de las estructuras reproductivas y la extracción de los granos de polen para realizar los preparados palinológicos (Fig. 13).

1. Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas–IADIZA (CCT–MENDOZA).
2. Herbario de Buenos Aires–MACN (Museo Argentino de Ciencias Naturales).
3. Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion (IBODA) de Buenos Aires. Solo se obtuvo material fotográfico.
4. Herbario de la Colección Didáctica de Diversidad Vegetal II-Sistemática Vegetal y de Hongos. Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia. UNSL.

Este material fue la base que se utilizó para realizar las comparaciones con los especímenes fósiles que se describieron en el Capítulo IV, con la ayuda además de descripciones, fotos y dibujos obtenidos en la literatura. En el caso de las especies de

América del Norte, se pudieron recolectar de los herbarios dos especies (*E. nevadensis* y *E. californica*), para las demás especies se utilizó el herbario digital que se encuentra en la Web (www.plantsystematics.org).



Figura 13. **A, B.** Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion (IBODA). **A.** Armarios acondicionados para preservar el material herborizado. **B.** Vista interna de los armarios que están divididos por familias. **C, D.** Herbario de Buenos Aires–MACN (Museo Argentino de Ciencias Naturales). **C.** Estantes divididos por familia. **D.** Lugar donde se trabajó con el material herborizado. Foto de M. Gómez.

En el Capítulo IV de esta tesis se realizaron las descripciones en base al material bibliográfico consultado y según lo observado del material de los herbarios y fotografías. Cabe notar que en las descripciones no se tomaron en cuenta las estructuras reproductivas masculinas, ya que en el registro fósil, no se han identificado estructuras como tal.

III.2.2. Preparación del Material Polínico Actual

III.2.2.1. Instrumental y Materiales Utilizados

- Lupa binocular *Leica M-80* con cámara clara incorporada.
- Lápiz de goma de borrar, bolsas de recolección tipo *Ziploc*, agujas metálicas para coleccionar las estructuras de interés de los herbarios.
- Cámara fotográfica digital (*Sony Cybershot DSC-HX1 9.1MP. 20x Optical Zoom*).
- Alcohol 70% para hidratar las partes que se encontraban desecadas debido a la herborización.
- Materiales de extracción de granos de polen; cajas de Petri, pipetas Pasteur, bisturí, aceite de inmersión (Fig. 14).
- Portaobjetos y cubreobjetos, que se utilizaron para realizar los preparados
- Fucsina, colorante de estructuras orgánicas para visualizar las estructuras de la exina.
- Microscopio Óptico Olympus CX31 perteneciente al Área de Zoología de la Universidad Nacional de San Luis (Fig. 14).
- Preparados permanentes de los restos palinológicos de la Formación de la Cantera, provistos de la colección del IANIGLA –CCT-Mendoza.
- La observación de los palinomorfos se desarrolló con un Microscopio Leitz Wetzlar 20 perteneciente al IANIGLA-CCT-Mendoza.
- Microscopio Óptico Binocular Konus con cámara anexada perteneciente al Área de Aerobiología.
- Glosario de terminología palinológica de Punt *et al.*, (2007).

- Los procedimientos se realizaron en los laboratorios de Aerobiología y de Biología de la UNSL.

III.2.2.2. Metodología

Los granos de polen y las esporas tienen como parámetros variables a la forma y medida del grano, número, tipo y posición de las aperturas, las estructuras y escultura que son extremadamente diversos en las paredes de los granos. Estos parámetros en la morfología comparativa del polen (y de las esporas) y en la sistemática de la planta, son al menos tan importantes como cualquier otro carácter morfológico de la generación diploide (D'Ambrogio, 1986; Hesse *et al.*, 2009).

Se utilizó el glosario de terminología para granos de polen y esporas de Punt *et al.*, (2007) para describir los granos de polen de las especies del género *Ephedra*.

III.2.2.2.1. Microscopio Estereoscópico

Se observaron con un microscopio *Konus* los preparados de la palinoteca del Laboratorio de Aerobiología del área de Biología (UNSL). Para las especies de *Ephedra*, se utilizó los estróbilos masculinos y femeninos de la colección del Herbario del Museo de Ciencia Naturales "Bernardino Rivadavia". Los especímenes obtenidos de las diferentes colecciones se encontraban correctamente identificados por especialistas y bien preservados a pesar del deterioro propio de la herborización. Los estróbilos masculinos fueron utilizados para extraer los granos de polen para la realización de preparados para su observación al microscopio.

Los estróbilos femeninos, estróbilos masculinos, polen y estructuras vegetativas fueron analizados para obtener información de los caracteres morfológicos. Con esos datos y con la información del material bibliográfico, se los incluyó en una matriz para

realizar filogenia.

En primera instancia, la realización de los preparados palinológicos se llevó a cabo en el Laboratorio de Areobiología bajo condiciones de esterilidad, con el fin de evitar contaminación ambiental, ya que esporas o granos de polen que se encuentran en el ambiente pueden contaminar las muestras que se están preparando. Los estróbilos masculinos fueron triturados, para garantizar la ruptura de los sacos y así obtener los granos de polen fácilmente. Anterior a esta acción, se los hidrató con alcohol al 70%, ya que los especímenes de estas colecciones se encuentran depositados hace un tiempo considerable, y las estructuras han perdido flexibilidad por deshidratación. Esta técnica es similar a la descrita por Potzger (1952, 1953) y Potzger y Courtemanche (1954; 1956), pero sin la adición de glicerina al preparado. Al preparado ya hidratado y triturado se lo coloreó con fucsina básica. Este colorante tiñe las paredes de los granos de polen para una mejor visualización al microscopio y posterior descripción de la ornamentación y morfología. Se utilizó un microscopio binocular *Konus* (100 x 10 aumentos) con cámara anexada, en donde se observaron, se fotografiaron y se midieron los granos de polen y esporas en estudio. Las principales características morfológicas que se tuvieron en cuenta fueron: el ancho y largo del grano, número y ancho de plicas y número de estrías, como así también otros caracteres como la presencia de protuberancias en los polos, torsión del grano completo, exuvia de la pared, entre otros (ver Capítulo V).

La mayoría de los preparados resultantes presentan un color rosado a magenta, debido a la acción del colorante, que se impregna en la exina de los granos de polen. De esta manera se obtuvo una palinoteca de referencia para las especies sudamericanas con el fin de volver a utilizarlas en futuras investigaciones.

III.2.2.2. Microscopio Electrónico de Barrido

Se realizaron preparados polínicos para ser observados bajo el microscopio electrónico de barrido de la UNSL (LABMEN). En una primera instancia, los granos fueron extraídos manualmente de los sacos polínicos, en algunos casos los sacos, estaban vacíos productos de la desecación propia del herborizado. En las anteras que presentaban granos, se los extrajo cuidadosamente con un pelo de pincel y se los dejó caer sobre una cinta de carbón con pegamento, lo que permitió que los granos queden fijos en la platina. Las platinas fueron observadas bajo el microscopio, permitiendo así obtener imágenes con una mayor resolución y observar, detalles más precisos de los diferentes caracteres que presentan los granos de polen de las distintas especies de *Ephedra* (Fig. 14).

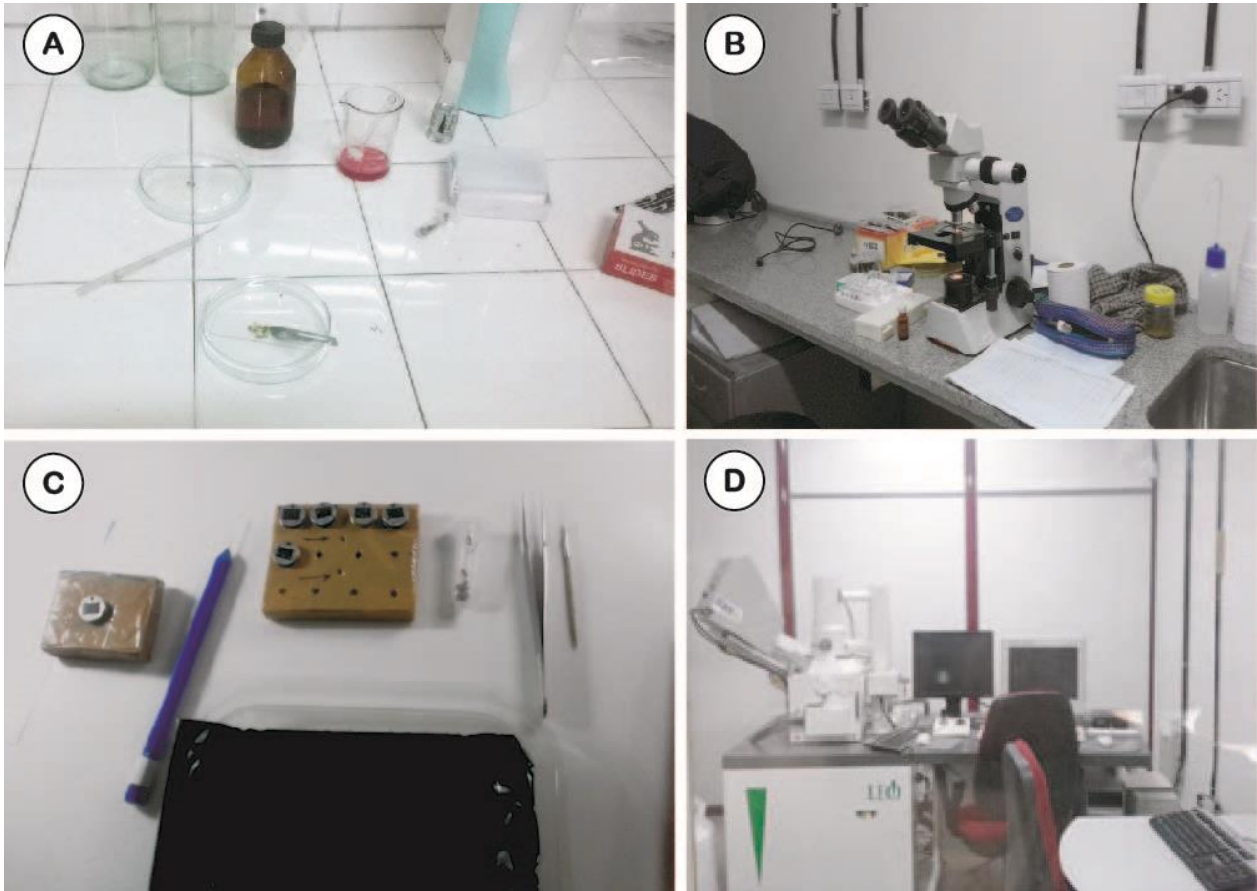


Figura 14. **A.** Laboratorio del Areobiología (Área de Biología, en la mesada se encuentra el colorante (fucsina) en un vaso de precipitación, en la caja de Petri, los estróbilos polínicos y demás material como agujas, bisturí y otros elementos que fueron necesarios para obtener los granos de polen y prepararlos para visualizarlos en el microscopio óptico. **B.** Laboratorio de Investigación del Área de Zoología, observación de los preparados polínicos. **C.** Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido de la UNSL, montaje de los granos de polen en las cintas de carbón ubicadas en platinas. **D.** Microscopio Electrónico de Barrido (LABMEN) de la UNSL. Fotos de M. Gómez.

III.2.3. Material Polínico Fósil

Los preparados palinológicos con material fósil que se utilizaron en este estudio provienen de preparaciones anteriores producto de la Tesis Doctoral de Prámparo (1989) y se encuentran archivados en la Paleopalinoteca del IANIGLA bajo la sigla MPLP (Mendoza Paleopalinoteca-Laboratorio-Paleopalinología). Las muestras palinológicas fueron procesadas en el Laboratorio de Paleopalinología del IANIGLA-

CCT-Mendoza, utilizando las técnicas de extracción físico-químicas convencionales (Volkheimer y Melendi, 1976) para palinología. Se revisaron los preparados con indicación de presencia de granos con morfologías afines a las Gnetales (Prámparo, 1989). Se los describió, agrupó y comparó con los grano de polen de las especies actuales. Se utilizó un Microscopio Olympus BX 51 con cámara Q-Imagig go 3 perteneciente al IANIGLA (Mendoza), para la observación de los palinomorfos fósiles y su posterior fotografiado. Para ubicar los especímenes en los slides estudiados se utilizó la reglilla universal *England Finder*.

III.3. Marco Conceptual del Análisis Filogenético

En este trabajo se utilizó el método de la sistemática filogenética, que intenta inferir sobre el patrón de la diversificación a partir de caracteres específicos de los organismos y traducir ese patrón en una clasificación (Hennig, 1950; Goloboff, 1998). Ver detalle del análisis en el Capítulo VII.



CAPÍTULO IV:

LAS GNETALES

IV.1. Gnetales Actuales

IV.1.1. Welwitschiaceae

IV.1.2. Gnetaceae

IV.1.3. Ephedraceae

IV.1.3.1. *Especies de América del Sur*

IV.2. Gnetales Fósiles

IV.2.1. Registros Fósiles de Gnetaceae

IV.2.2. Registros Fósiles de Welwitschiaceae

IV.2.3. Registros Fósiles de Ephedraceae

IV.3. Comparaciones de especies de *Ephedra* actuales con las especies fósiles de Argentina

IV.4. Conclusiones

IV.1. Gnetales Actuales

Las Gnetales actuales están representadas por tres familias monotípicas: Ephedraceae, Gnetaceae y Welwitschiaceae, con Ephedraceae ocupando la posición basal como grupo hermano de las otras dos familias (Chaw *et al.*, 2000).

Ephedraceae está ampliamente distribuida en América del Norte y América del Sur. Esta familia incluye 54 especies, pero los detalles de la diversidad de esta familia permanecen ambiguos sobre todo en el viejo mundo (Price, 1996; Yang, 2007).

Gnetaceae incluye 35 especies tropicales, y Welwitschiaceae está representada por una sola especie que encuentran en Namibia, al suroeste de África. Las características morfológicas aportadas por varios autores refuerzan la monofilia de este grupo; presencia de granos de polen estriados longitudinalmente (plicados), la presencia de vasos con placas de perforación crivadas, presencia de brácteas envolventes alrededor de los óvulos (doble envoltura), una proyección micropilar del tegumento interno que produce una gota de polinización y pares de brácteas decusadas en la base de los estróbilos ovulíferos y los estróbilos polínicos (Crane, 1985; Carlquist, 1992, 1996).

La extraordinaria forma y hábitat de estos tres géneros actuales de Gnetales son fascinantes y enigmáticos, para los botánicos desde que descubrieron a *Welwitschia* en el desierto de Namibia en 1860, y el grupo continua siendo centro de discusión en la filogenia de plantas con semillas. La posición filogenética de Gnetales sigue siendo poco clara y la historia de sus fósiles es poco conocida (Ickert-Bond y Renner, 2016).

IV.1.1. Welwitschiaceae

Welwitschiaceae está representada actualmente por una única especie *Welwitschia mirabilis* Hooker, 1863. Esta especie vive dispersa a lo largo de una franja restringida de tierra de 1.200 km de largo y 140 km de ancho a lo largo de la costa suroeste de África desde el río Nicolau hasta el río Kuiseb (Swakopmund, Namibia) (Crane y Hult, 1988).

Welwitschia mirabilis es una planta única debido a su presencia restringida y aislada y su hábito de crecimiento inusual. Es una planta desértica bien adaptada a un ambiente hostil, de tallo corto, ancho y leñoso. Las hojas son dos, laminares, anchas y opuestas a partir del tallo, con numerosas venas primarias paralelas (Yang, 2013). Estas hojas se extienden sobre la superficie del suelo, desgastándose en sus extremos distales mientras siguen siendo producidas a partir de un meristema basal activo. Son plantas dioicas y los conos ovulíferos y polínicos se producen sobre ejes cortos, verticales, que crecen a partir de los ejes de las hojas (Hooker, 1863; Ickert-Bond y Renner, 2016).

Material Consultado

- Material fotográfico N° 29257 (SI), N° 29258 (SI), N° 42746 (SI) (Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion-IBODA).

Órganos vegetativos

Planta dioica, tallo leñoso no ramificado, con forma de domo, parte superior cóncavo y a menudo dividido en dos lóbulos, hasta 1 m de diámetro. Hojas en número de dos, opuestas, persistentes, con forma acintada coriáceas, gruesas, venación paralela, con crecimiento basal continuo y desgastadas en las puntas (Kubitzki, 1990).

Órganos reproductivos

Los estróbilos microsporangiosos y megasporangiosos se encuentran en un sistema

ramificado. Estos ejes reproductivos representan las únicas ramas de esta planta. Cada ramificación termina en un cono regular formado por escamas, que se disponen en forma opuesta y decusada que toman un color escarlata a la madurez (Fig. 16.B).

Los óvulos se ubican en la parte axilar de una bráctea, y se hallan rodeados por un par de bractéolas soldadas. Constan de dos envolturas, la interna que se prolonga en un tubo micropilar y la externa se interpreta como un perianto. En la semilla madura esta membrana se transforma en un ala que rodea a la semilla. Se ha sugerido que esta morfología ayuda a la dispersión a través del viento (anemocoria) (Fig. 15. A).

Los estróbilos polínicos se encuentran reunidos en inflorescencias que se disponen en la parte axilar de brácteas tectrices. Cada estróbilo presenta 6 microsporangióforos, cada uno con 3 sacos polínicos y en el centro un óvulo estéril que secreta una sustancia azucarada que atrae los insectos, aunque la polinización es entomófila, en la mayoría de los casos puede producirse también por el viento (anemófila) (Fig. 16. B) (Kubitzki, 1990).

Distribución Geográfica y Hábitat

Una sola especie que vive en el desierto de Namibia en el suroeste de África y Angola (Kubitzki, 1990).

IV.1.2. Gnetaceae

Es una familia con un único género; *Gnetum*, consta de aproximadamente 40 especies, en Argentina no se encuentra ningún ejemplar de esta familia (Gifford y Foster, 1989). Se presentan generalmente como lianas y raramente como arbustos y árboles. Las hojas son reticuladas y se disponen de manera opuesta y decusada, semejantes a las dicotiledóneas (Gifford y Foster, 1989; Yang, 2013).

Los estróbilos están constituidos por ejes compactos y elongados, con conspicuos

nudos y entrenudos. En el estróbilo polínico hay dos brácteas fusionadas en el nudo que rodean numerosos tallos fértiles. Generalmente hay dos microsporangios separados en el ápice de cada esporófilo (Gifford y Foster, 1896).

En algunas especies, el último ciclo consiste de óvulos abortivos. En cada nudo de un estróbilo ovulífero, presenta un collar que sostiene un ciclo de 8 a 10 o menos óvulos, cada óvulo está rodeado por 3 tegumentos, muchos autores no consideran el interno y el externo como verdaderos tegumentos. El tegumento interno puede fusionarse con el externo para formar una cubierta seminal (Gifford y Foster, 1989).

En *Gnetum* hay una doble fecundación pero con una embriogénesis diferente a la de las angiospermas. Los granos de polen presentan una exina papilosa y sin abertura, son transportados por el viento hasta los óvulos y, allí son captados por la gota polínica, cuya retracción provoca la entrada de los granos de polen a través del tubo micropilar. Desde la polinización hasta la formación de la semilla puede pasar un año y la polinización ocurre cuando el gametofito está en estado nuclear libre (Gifford y Foster, 1989).

Material consultado

- Material fotográfico N° 29.251 (SI), Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion -IBODA).

Órganos vegetativos

Plantas dioicas, lianas, raramente arbustos y árboles. Hojas reticuladas opuestas y decusadas, semejantes a dicotiledóneas (Gifford y Foster, 1989; Yang, 2013).

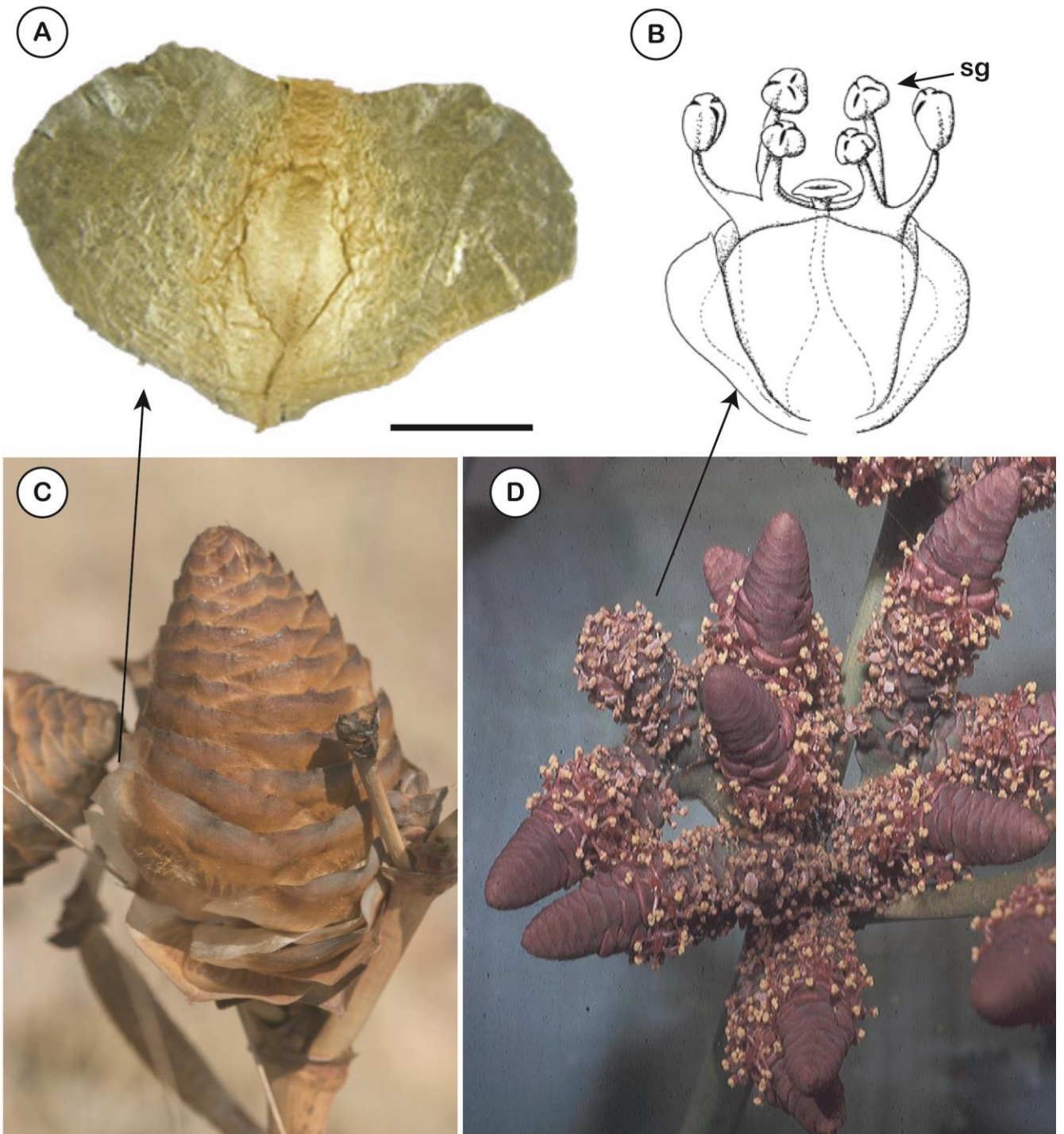


Figura 15. **A.** Semilla de *W. mirabilis* (fotografía del material del Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion-IBODA). **B.** Dibujo esquemático de un microsporangio polínico provisto de los sinangios. **C.** Estróbilo ovulífero. **D.** Estróbilos polínicos mostrando los microsporangios. **B-D.** Fotografías del herbario digital www.plantsystematics.org. Escala, **A**=5 mm.

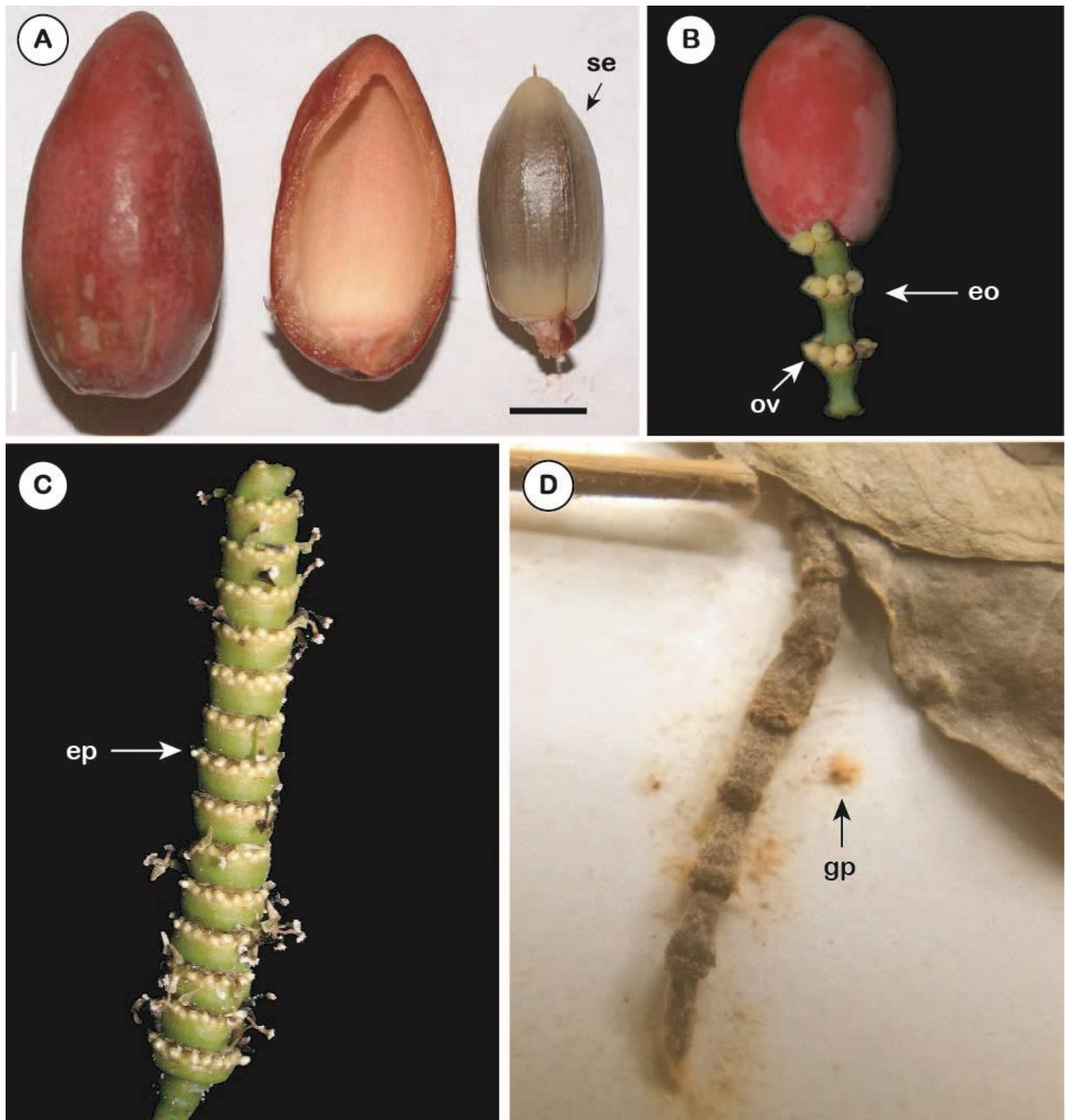


Figura 16. *Gnetum* sp. **A.** Semilla (**se**) envuelto en una cubierta seminal que generalmente es de color roja, en algunas especies es de color verde. **B.** Estróbilo ovulíferos (**eo**) de *G. gnemon*, parte apical se encuentra la semillas madura y debajo la serie de collares soportando los óvulos inmaduros (Fotografía modificada de www.splantsystemtics.org). **C.** Estróbilo polínico (**ep**) de *G. indicum*, dispuesto en collares sobre el eje del estróbilo **A-C.** Fotografías modificadas de www.splantsystemtics.org. **D.** Fotografía del material herborizado N° 29.251 del Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion -IBODA), se observan granos de polen (**gp**) dispersos. Escala: A= 5 mm.

Órganos reproductivos

Estróbilo ovulífero, representado por un collar, que sostiene un ciclo de 8 a 10 o menos óvulos. Semilla oval a alargada, verde a rojo, envoltura externa carnosa y gruesa (3 mm), ápice acuminado y con una capa externa carnosa (Stevenson y Zanoni 1991).

Estróbilo polínico con dos microsporangios uniloculares.

Distribución Geográfica y Hábitat

La mayoría de las especies son nativas de Indonesia, del sur de China, India y unas pocas especies habitan bosques tropicales de África y de la cuenca del Amazonas (Kubitzki, 1990).

En las especies sudamericanas se encuentran por ejemplo; *Gnetum leyboldii* Tul, *Gnetum nodiflorum* Brongn, *Gnetum paniculatum* Spruce ex Benth, *Gnetum urens* (Aubl.) Blume, *Gnetum camporum* (Markgr.) D.W. Stev. y Zanoni.

IV.1.3. Ephedraceae

Es una familia monotípica de amplia distribución geográfica. Se encuentran alrededor de 54 especies distribuidas en regiones áridas de Eurasia, América del Norte y del Sur, 11 de estas especies son de América del Sur (Hunziker, 1995) (Fig. 17).

Ephedra es muy conocida por la presencia de alcaloides de efedrina y pseudoefedrina. Sin embargo, estos alcaloides no están presentes uniformemente en todo el género, y se encuentran en altas concentraciones algunas especies de Eurasia y en menor grado, en especies de América del Sur (Caveney *et al.*, 2001; Huang *et al.*, 2005). Este género comprende ~ 54 especies actuales (Kubitzki, 1990; Rydin *et al.*, 2010; Ickert-Bond y Renner, 2016) que habitan en ambientes áridos y semiáridos del Hemisferio Norte y de América del Sur, mayormente distribuidos en áreas extra-ecuatoriales (a excepción de

registros en los Andes ecuatoriales).

Todas las especies actuales son bastante similares en la morfología general y constituyen hierbas, subarbustos o arbustos dioicos, raramente monoicos con filotaxis opuesta o en espiral (Hunziker, 1995).

Las hojas se encuentran reducidas a escamas decusadas o en verticilos 3–4 meros, pequeñas, unidas entre sí en la parte inferior formando una vaina alrededor del tallo, la parte apical o diente es libre. Estróbilos ovulíferos sésiles o pedunculados; 3–10 verticilos de brácteas, soldadas entre sí, decusadas o dispuestas en verticilos 3–4–meros, membranáceo–papiroáceo o carnosas a la madurez, las inferiores estériles, el verticilo superior o fértil con 2–4 flores; la envoltura interna del óvulo en forma de prolongación cilíndrica sale a través de la cobertura externa, formada por dos brácteas. Semillas ovoides, acuminadas o elipsoidales con la cara ventral plana y la dorsal convexa. Estróbilos maduros rojos o castaño–claros (Hunziker, 1995).

Las especies de América del Sur habitan en general, regiones áridas, llanas o montañosas, sin embargo algunas especies menos xerófilas como *E. tweediana* y *E. triandra* pueden encontrarse en zonas donde las precipitaciones anuales llegan a 1000 o más milímetros. En general, forman parte de la vegetación arbustiva prístina pero en algunas zonas (Córdoba, San Luis, Mendoza, La Pampa) se las encuentra como relicto al borde de campos cultivados, en cercos y a los costados de las vías del ferrocarril (Hunziker, 1995).

Las especies con distribución geográfica más amplia son: *E. triandra* y *E. americana*. La primera, característica del monte y del parque chaqueño, se extiende desde Bolivia hasta Río Negro y desde la provincia de Mendoza hasta la de Buenos Aires. La segunda habita en la Cordillera de los Andes, puna y sistemas montañosos pampeanos, desde Perú hasta la provincia de San Luis en la República Argentina (Descole *et al.*, 1948; Hunziker, 1995).

Ephedra frustillata y *E. ochreatea* son especies conspicuas de la estepa patagónica, la segunda habita también en la parte austral del Monte Occidental. *Ephedra rupestris*, *E. breana* y *E. multiflora* habitan en el desierto andino, la primera desde el Ecuador hasta Tucumán, la segunda desde Bolivia hasta Mendoza y la última desde Catamarca hasta Mendoza hasta el norte de Santa Cruz. *Ephedra tweediana* se encuentra en los bosquecillos húmedos de Tucumán y Catamarca y en los bosques ribereños de Entre Ríos, Buenos Aires e Isla Martín García; también está presente en la vegetación de la República Oriental del Uruguay y sur de Brasil (Descole *et al.*, 1948).

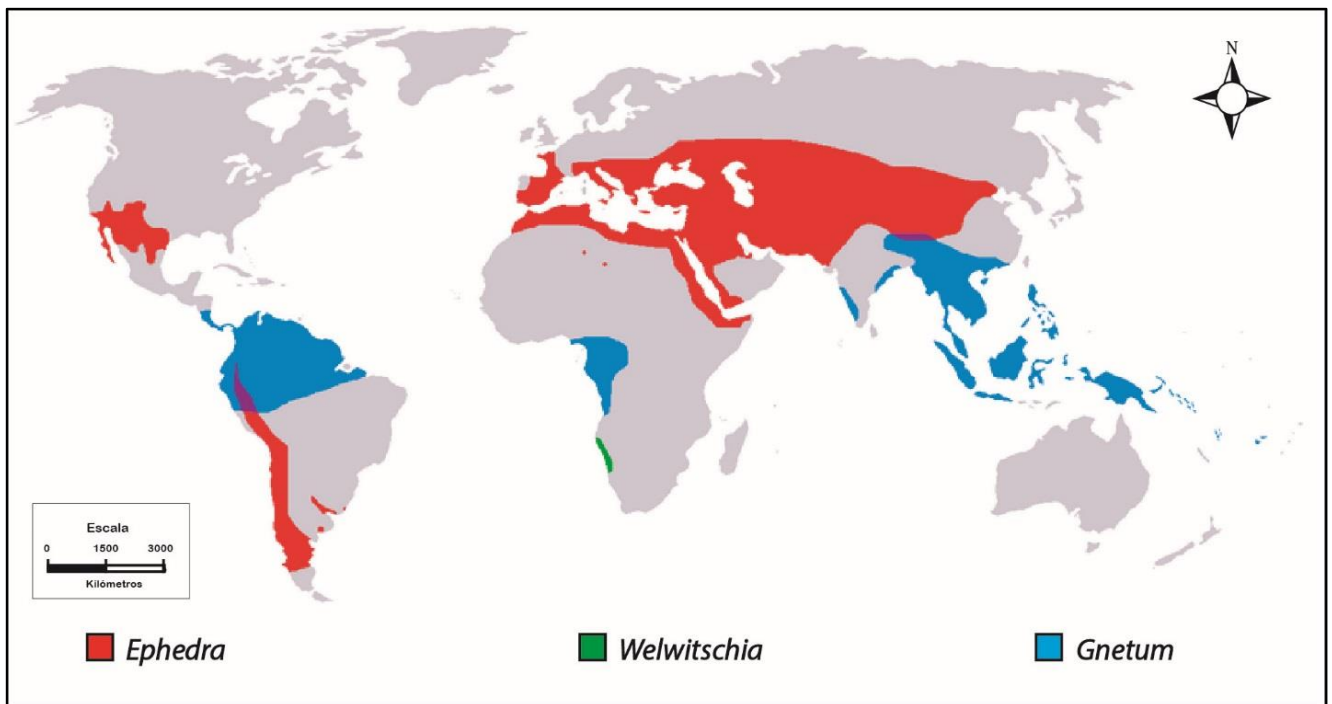


Figura 17. Distribución Geográfica actual de los géneros de Gnetales. Modificado del sitio Web www.plantsystematics.org (2014).

IV.2.3.1. Especies de América del Sur

Se analizó la morfología de las diferentes estructuras reproductivas (conos ovulíferos, conos polínicos, semillas, y granos de polen) como vegetativas (hojas, tallos) de los representantes

actuales de Gnetales, particularmente en las especies de *Ephedra* de América del Sur. Se utilizó la bibliografía disponible como base para la descripción de estas especies y se le sumó importancia aquellas características que son de valor taxonómico. Estos caracteres se utilizaron en el análisis cladístico, con el objetivo de compararlos con los caracteres de la especie fósil de *Ephedra* fósil de la Formación La Cantera.

Ephedra multiflora Philippe ex Stapf, 1889

(Figura 18)

Material Consultado

- Material N° 6142, N° de Museo: 30/1089 (Herbario de Plantas Vasculares del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”).
- Material N° 833 (Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas–IADIZA, CCT–MENDOZA).

Órganos Vegetativos

Planta dioica, arbusto erecto de 0.60–1.50 m de altura. Ramas de 1–2 mm de diámetro, internodos de 1.8–4.5 cm. Filotaxis de las hojas, decusadas o ternadas (Descole, 1949). Verticilos de 2-3 hojas, libres o soldadas a menos de la mitad de su altura (Kiesling, 1996).

Órganos Reproductivos

Estróbilos ovulíferos, sésiles, aglomerados, 5–8 verticilos de 2 a 3 brácteas. Brácteas aladas, membranáceo-papirácea, transparente, no carnosa a la madurez, totalmente libres entre sí. Cada estróbilo presenta 2 semillas (raro 1 o 3) ovoide–apiculada, de aspecto rugosa, castañas-claras, (Hunziker, 1995). Superficie de la semilla lamelar (Ickert-Bond y Rydin, 2011). Ápice romo, cara ventral lisa, surcos longitudinales presentes (Yang, 2010).

Estróbilos polínicos sésiles, de 4-7 mm de largo, aglomerados, castaño claros, con 5-8

verticilos de brácteas decusadas o ternadas, de base connada, prolongadas lateralmente en alas papiráceas. Brácteas casi libres, apenas soldadas en la parte basal, ternadas, con dos alas laterales papiráceas, anteras 3-8 (Bacigalupo, 1998).

Distribución Geográfica y Hábitat

Habita en suelos arenoso–rocosos, a 1000–3800 m.s.m. (Salta, Catamarca, La Rioja, San Juan, Mendoza, Neuquén). También en Chile (Antofagasta) y Paraguay (Concepción) (Hunziker, 1995).

Observaciones

Esta especie, única de la Sección *Alatae* en América del Sur, se caracteriza por sus brácteas casi libres, transparente, no carnosa, membranáceo–papuráceas (Hunziker, 1995).

Ephedra boelcke Roig, 1984

(Figura 19)

Material Consultado

- Material N° 39444 MERL (Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas–IADIZA, CCT–MENDOZA).

Órganos Vegetativos

Planta dioica, arbusto o árbol de hasta 4.5 m, con copa densa. Ramas con una longitud de 1,5–4 mm de diámetro, los internodos de 3–8 cm, verticilos (3-meros) 2 a 3 hojas por nudo, filotaxis decusadas, hojas de 6–9 mm de longitud, soldadas hasta la mitad o más, formando una vaina (Kiesling, 1994; Hunziker, 1995).

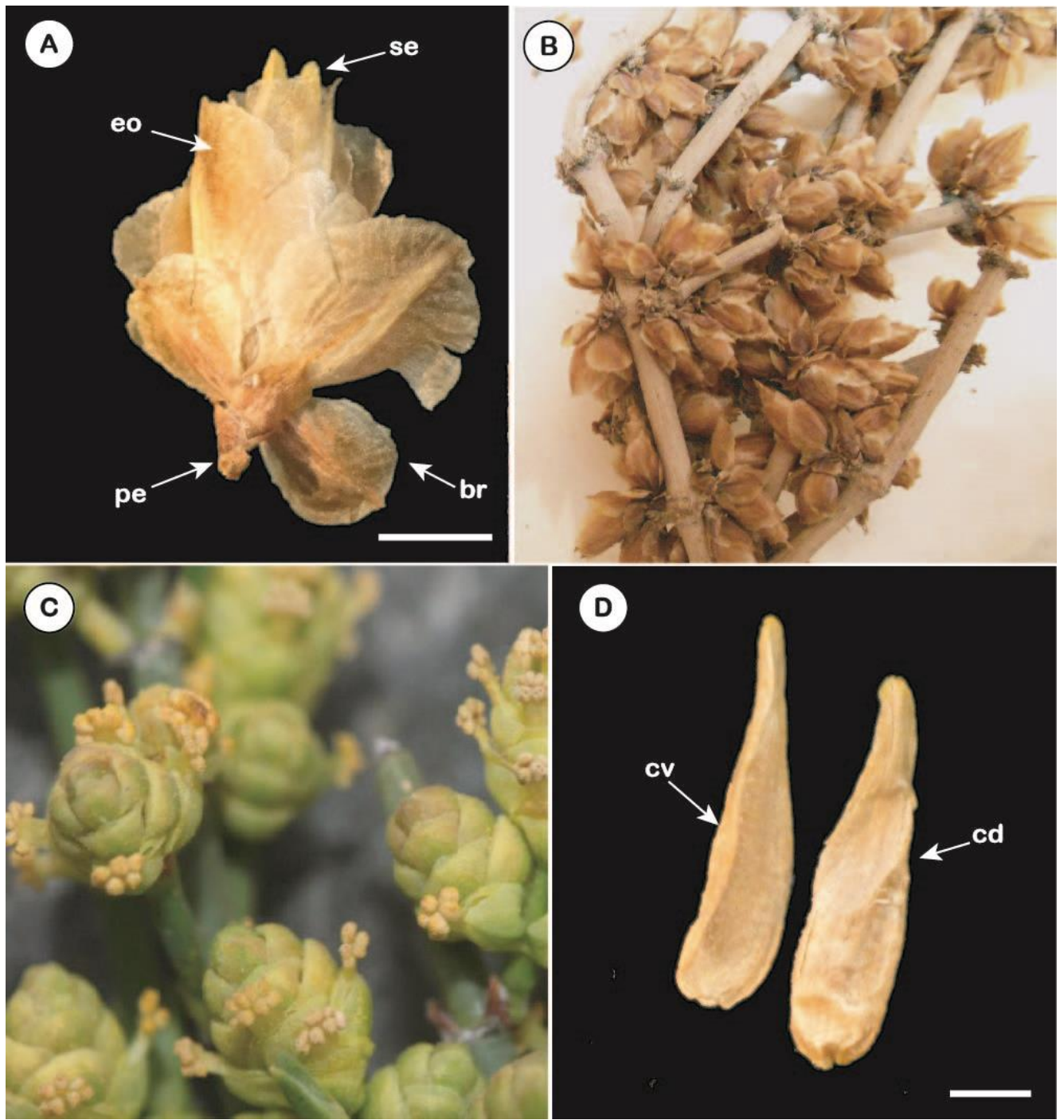


Figura 18. *Ephedra multiflora*. **A.** Estróbilo ovulífero (**eo**) con brácteas membranosas (**br**), pedúnculo (**pe**) y dos semillas (**se**). **B.** Ejemplar femenino provisto de estróbilos ovulíferos. **C.** Estróbilos polínicos y los sinandros emergiendo desde las brácteas (fotografía del Instituto de Botánica Darwinion-IBODA). **D.** Semillas (**se**), una de ellas mostrando la cara ventral (**cv**) y la otra la cara dorsal (**cd**). **A, B** y **D** son fotografías del material N° 833 del Herbario del Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas-IADIZA, CCT-MENDOZA Escala: **A, D**=2.5 m

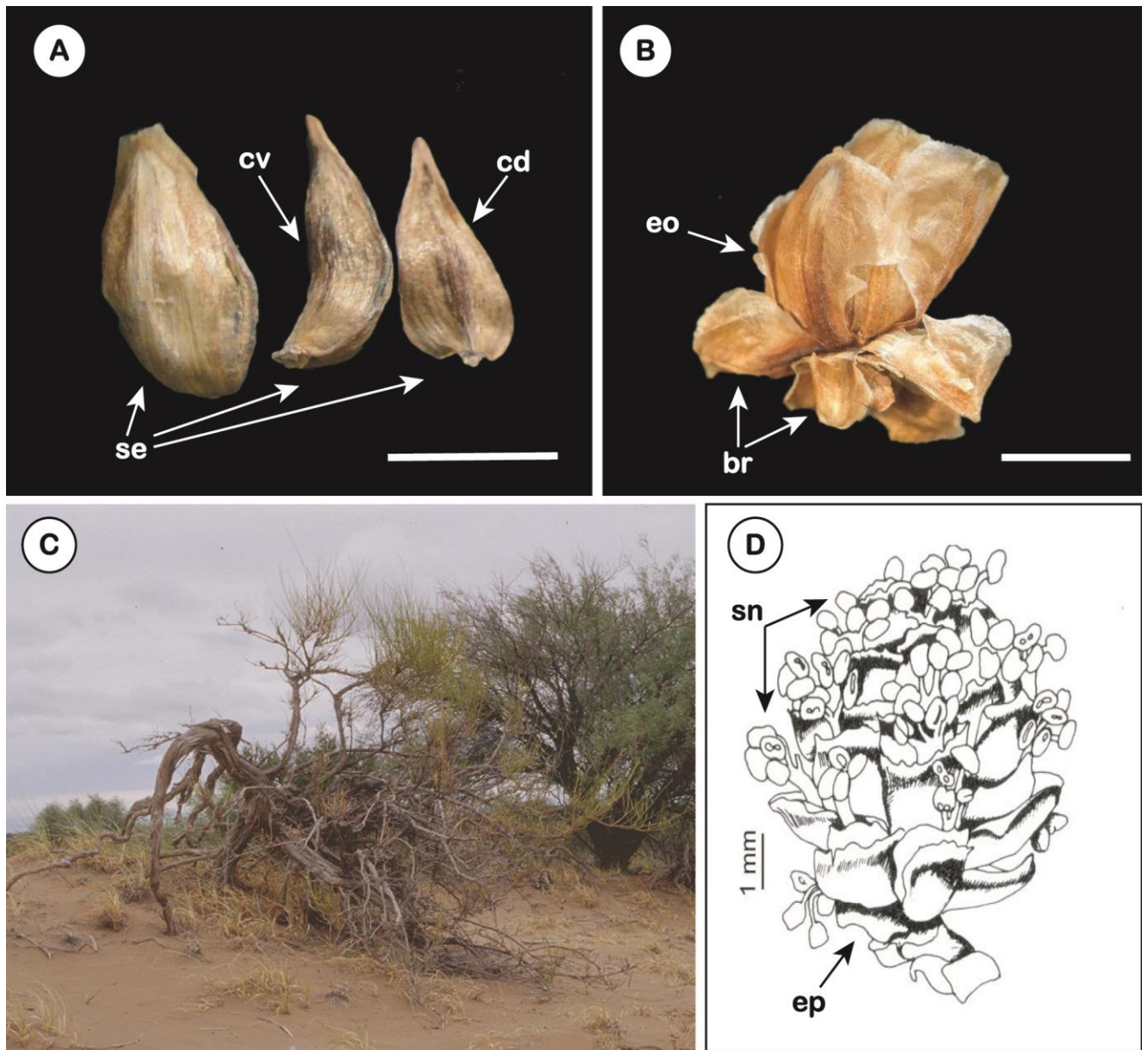


FIGURA 19. *Ephedra boelckeii*. **A.** Semillas, mostrando la cara ventral (**cv**) y cara dorsal (**cd**). **B.** Estróbilo ovulífero (**eo**) de brácteas (**br**) membranáceas. **C.** Ejemplar en su hábitat (Lavalle Mendoza). **D.** Dibujo de un estróbilo polínico (**ep**) con numerosos sinandros (**sn**). Escala: **A, B**=5 mm. **A y B**, son fotografías de ejemplares pertenecientes al Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas-IADIZA, CCT-MENDOZA. **C y D** son (fotografías del Instituto Darwinion).

Órganos Reproductivos

Estróbilos ovulíferos, sésiles con 5–6 verticilos de 3 o 4 brácteas. Brácteas libres entre sí, membranáceo-papiráceas, transparentes, no carnosas a la madurez. Las brácteas cubren el cuerpo de la semilla en toda su longitud. Tres semillas por estróbilo, forma ovoide a apiculada, ápice acuminado, surcos longitudinales presentes, cresta dorsal presente y cara ventral carenada. Superficie externa de la semilla lisa, castaña clara (Hunziker, 1995; Yang, 2010; Ickert-Bond y Rydin, 2011).

Estróbilos polínicos pedicelados, brácteas libres, apenas soldadas en la parte basal, generalmente ternadas, anteras 3-8. Sinandro con 3-7 microesporangios pedicelados (Hunziker, 1995).

Distribución Geográfica y Hábitat

Habita solamente en el desierto de médanos al noroeste de Mendoza y sudeste de San Juan (Hunziker, 1995).

Observaciones. Afín a *E. multiflora* por sus brácteas anchas y delgadas.

Ephedra tweediana Fisch. y Mey. emend. Hunziker, 1949

(Figura 20)

Material Consultado

- Material: Herbario A. Burkart N° 23595 (Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion-IBODA)
- Material N° 69.688, N° 18.911 (Herbario de Plantas Vasculares del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”).

Órganos Vegetativos

Planta dioica, arbustos apoyantes, de hasta 6 m de altura. Ramas péndulas o inclinadas de 0.7–1.6 mm de diámetro, internodos de 2–7.5 cm. Hojas pequeñas de 2–5 mm, caducas, decusadas, raramente ternadas, membranáceas, con comisuras hialinas (Hunziker, 1995).

Órganos Reproductivos

Estróbilos ovulíferos de 8–10 mm de largo, con pedúnculo de 0.3–2 cm de longitud, con brácteas decusadas, rara vez ternadas; globosos en la madurez, de 10–12 mm, rojos, con 2 semillas, divergentes en el ápice. Las brácteas maduras no sobrepasan a la semilla, carnosas a la madurez, soldadas entre sí hasta 1/3-1/2 de su altura, 4-5 verticilos de brácteas. Semillas aovadas-elípticas con cara ventral plana mayor de 5 mm de longitud, cresta dorsal ausente, de aspecto rugoso, con ápice romo, los surcos longitudinales presentes. Superficie de la semilla lisa, castaño oscuro (Hunziker, 1995; Yang, 2010; Ickert-Bond y Rydin, 2011).

Estróbilos polínicos globosos, sésiles, con 3-6 pares de brácteas (verticilos) decusadas, anteras 6-8, brácteas soldadas hasta 1/3 o más de su altura, (Cabrera y Zardini, 1978; Hunziker, 1995). Anteras biloculares, de 5 a 6 sinandros (Observación personal).

Distribución Geográfica y Hábitat

Al parecer esta especie tiene un área geográfica discontinua, pues habita en los bosquecillos húmedos de Tucumán y Catamarca y en los ribereños de Entre Ríos, Buenos Aires, Isla Martín García continuando su distribución hasta la República Oriental del Uruguay y sur de Brasil (Descole *et al.*, 1949; Hunziker, 1995).

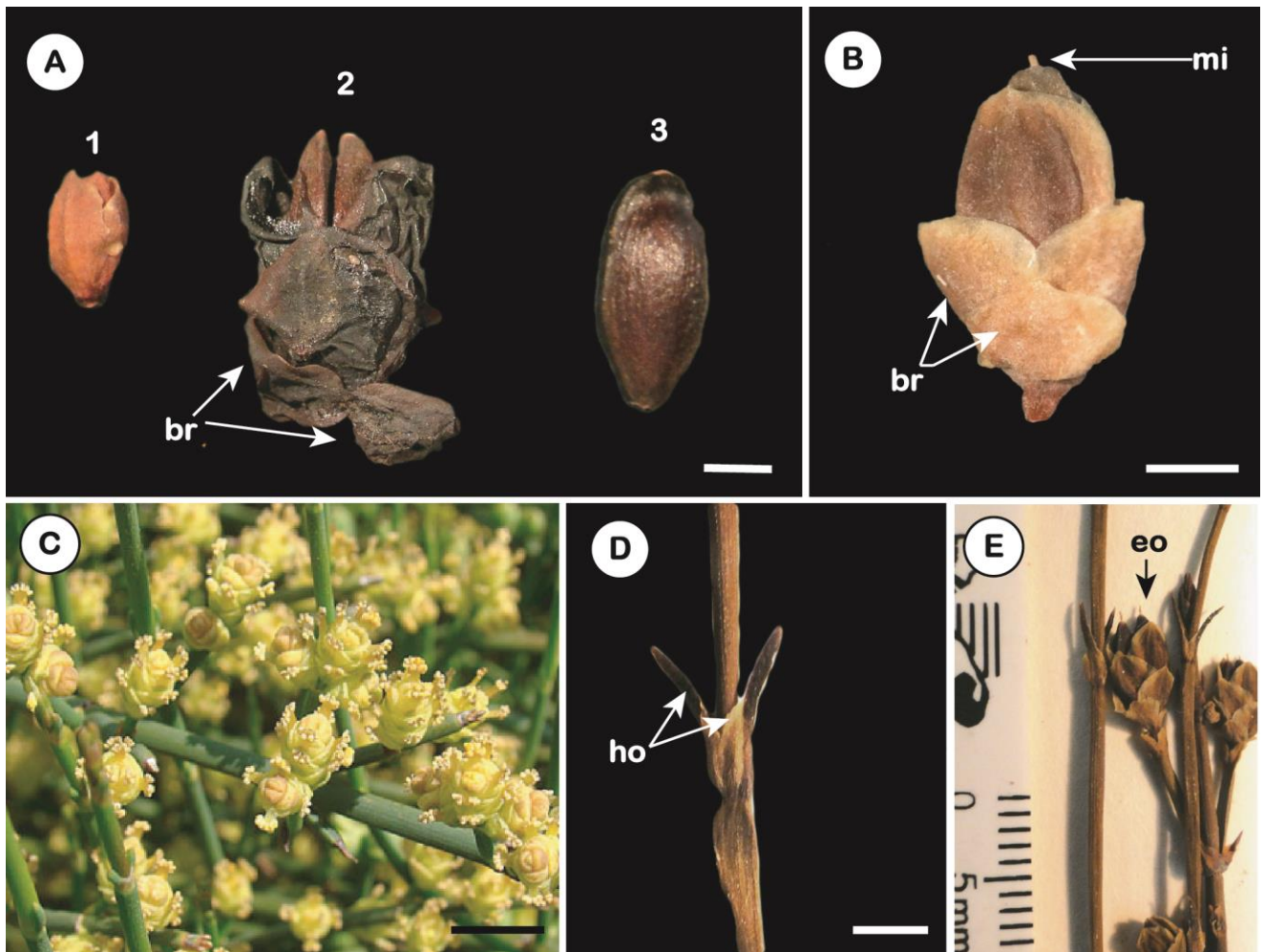


Figura 20. **A** *Ephedra tweediana*. **B, C, D, E. *Ephedra chilensis*. **A** 1, Estróbilo ovulífero inmaduro, 2, estróbilo ovulífero maduro con brácteas (**br**) carnosas (material herborizado), 3, semilla en vista dorsal. **B.** Estróbilo ovulífero se observa claramente la inserción decusada de las brácteas (**br**) y en la parte apical, emergiendo de la semilla, la micrópila (**mi**). **C.** Semillas (**se**), cara ventral plana (**cv**) y cara dorsal convexa (**cd**). **D.** Eje vegetativo con las hojas (**ho**) que se fusionan y forman una estructura connada (fotografía del Instituto Darwinion) **E.** Estróbilo ovulífero (**eo**) en los ejes vegetativos del ejemplar. Fotografías de los ejemplares que se encuentran en el Herbario de Plantas Vasculares del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Escala: **A, B, C, D**=2 mm.**

Ephedra chilensis Presl, 1845

(Figura 20)

Material Consultado

- Material N° 78574, N° 78571 (Herbario de Plantas Vasculares del Museo de Ciencias

Naturales “Bernardino Rivadavia”).

- Material N° 184.650 (SI). N° Digital (78.260) (Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion-IBODA).

Órganos Vegetativos

Plantas dioicas, arbustos desde 20 cm de alto en la alta cordillera, a 1–1,5 m de alto en zonas bajas (Kiesling, 1994). Ramas erguidas, de 1–2,5 mm de diámetro, filotaxis decusada, con la parte central y basal de la vaina algo abultadas. Hojas escamosas, lineales y 2 (-3) paralelas, opuestas y decusadas en los nudos y connadas en la base en una vaina (Hunziker, 1995).

Órganos Reproductivos

Estróbilos ovulíferos de 8–10 mm, con pedúnculo de 2–12 mm, 3–5 verticilos de brácteas decusadas, soldadas entre si hasta un 1/3 o la mitad de su altura; brácteas maduras carnosas, globosas, de 9–12 mm de longitud, rojas, con dos semillas, cubiertas por el par superior de brácteas.

Semillas ovoides a elipsoidal, dorso convexo, cresta dorsal ausente, cara ventral plana, surcos longitudinales ausentes, castaño-claras, mayores de 5 mm de longitud, ápice romo (Hunziker, 1995; Bacigalupo, 1998; Yang, 2010; Ickert-Bond y Rydin, 2011).

Estróbilos polínicos globosos u ovoides, de 4-8 mm, simples o ramificados, sésiles o pedunculados, 3-7 verticilos de brácteas decusadas, generalmente 5, soldadas entere si hasta la mitad de su altura; sinandro de 2.8-4 mm, 6-8 sinandros, casi siempre biloculares (Hunziker, 1995; Bacigalupo, 1998).

Distribución Geográfica y Hábitat

Se encuentran en ambas vertientes de la Cordillera de los Andes desde 3000 m hasta casi el nivel del mar (San Juan, Mendoza, Neuquén, Rio Negro, Chaco) (Hunziker, 1995).

Observaciones

Se trata de la especie de América del Sur más polimorfa. La variación no solo se observa en las inflorescencias y en las flores sino también en el hábito vegetativo. Sin duda este último depende de las diferentes condiciones ecológicas que existen en las regiones montañosas donde habita (Kiesling, 1994). Debido a la característica polimórfica de esta especie, en el registro de los herbarios se ha prestado lugar a la sinonimia, por ejemplo en colecciones de vieja data ejemplares de esta especie se ha guardado bajo el nombre de *E. andina*, y años posteriores han demostrado que estos especímenes eran *E. chilensis* (Hunziker, 1995).

Ephedra frustillata Miers, 1863

(Figura 21)

Material Consultado

- Material N° 63.738 (SI). N° Digital 78469, N° 178995 (SI). N° Digital 89518 (Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion -IBODA).
- Material N° 78572 (Herbario de Plantas Vasculares del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”).

Órganos Vegetativos

Cámefera dioica rastrera, con ramas leñosas, rizomatosas, no sobrepasan los 2 m. de altura. Ramas cortas y finas 0.5–1.8 mm de diámetro. Hojas decusadas con diente breve, triangular, raramente alargado (Hunziker, 1995).

Órganos Reproductivos

Estróbilos ovulíferos pedunculados, 5–8 mm de longitud, con 3–5 verticilos de brácteas decusadas, soldadas entre sí, hasta 1/3 o la mitad de su altura; brácteas maduras globosas, carnosas y aumentan de diámetro de 7–9 mm. Dos semillas ovoides, plano–convexas,

cubiertas por el par superior de brácteas, surcos longitudinales y cresta dorsal ausente, castaño oscuro, superficie de la semilla lisa (Hunziker, 1995; Bacigalupo, 1998; Yang, 2010). Estróbilos polínicos globosos u ovoides, 4.5-7 mm de longitud, simples o ramificados, sésiles o pedunculados, axilares o terminales; 3-7 verticilos de brácteas decusadas, raramente 1-2 pares y entonces los estróbilos bifloros; sinandro de 2.5-5 mm; brácteas soldadas hasta 1/3 o más de su altura, microspornagios 3-6, globosos, 2-3 loculares a veces multiloculares (por fusión de dos o más anteras contiguas), pocas anteras (Descole *et al.*, 1949; Hunziker, 1995; Bacigalupo, 1998).

Distribución Geográfica y Hábitat

Abunda en la Estepa Patagónica desde Neuquén hasta el norte de Tierra del Fuego y desde la Cordillera de los Andes hasta el Atlántico. A veces se la encuentra en la Cordillera andina hasta los 1800 m.s.n.m. (Descole *et al.*, 1949).

Ephedra rupestris Bentham, 1846

(Figura 21)

Material Consultado

- Material N° 92588, N° 4621. N° del Herbario del Museo: 27/1302 (Herbario de Plantas Vasculares del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”).

Órganos Vegetativos

Arbusto monoico, rastrero, ramas cortas, no sobrepasan los 10 cm de alto. Ramas con una longitud de 0.7–3.3 cm. Hojas decusadas de 1.2–4 mm con diente romo y triangular, raramente alargado (Hunziker, 1995).

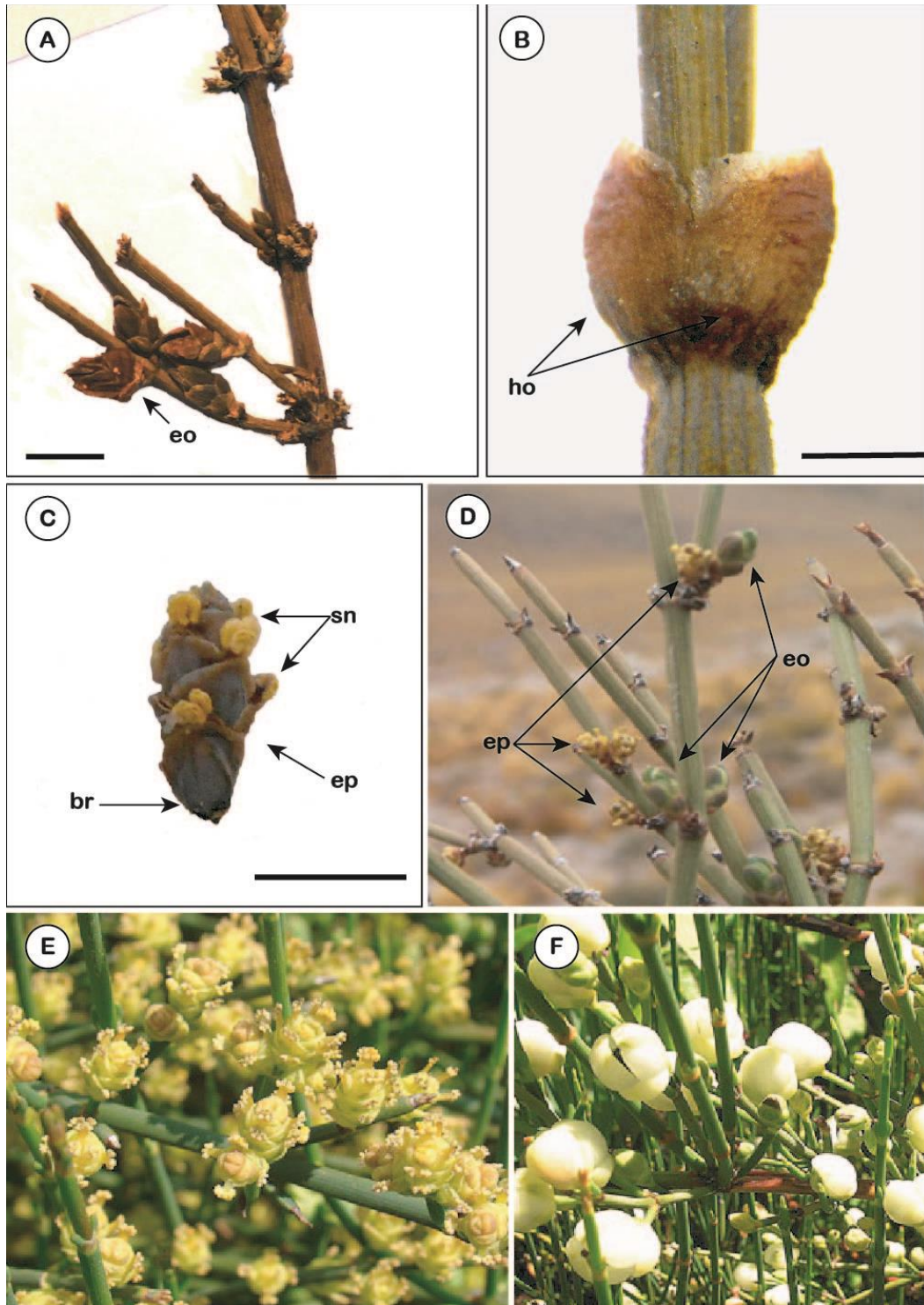


Figura 21. **A-D:** *Ephedra frustillata*, **E-F:** *Ephedra rupestris*. **A- B, C.** Material del Herbario Plantas Vasculares del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. **D.** Planta monoica; estróbilos polínicos y ovulíferos en la misma planta (fotografía del Instituto Darwinion). **E.** Fotografía de estróbilos polínico de *E. frustillata*. **F.** Estróbilo ovulífero con brácteas blancas (fotografía del Instituto Darwinion). Escala: **A=**5mm, **B, C=**4 mm.

Órganos Reproductivos

Estróbilos ovulíferos pequeños comparados con las demás especies, sésiles, 6–7 mm de longitud, brácteas maduras carnosas, globosas de 7 mm de longitud, soldadas entre sí hasta más o menos de la mitad de su altura, 4–6 pares de brácteas (verticilos), cubren a la semilla. Dos semillas elípticas-ovadas, cara dorsal convexa, cresta dorsal y surcos longitudinales ausentes, cara ventral plana, coloración castaño oscuro, superficie de la semilla lisa (Hunziker, 1995; Yang, 2010; Ickert-Bond y Rydin, 2011). Ápice de la semilla romo (Observación personal).

Estróbilos polínicos pequeños, ovoides, generalmente simples, sésiles, axilares; 4-8 verticilos de brácteas decusadas, raramente hasta 10; 2-4 anteras globosas biloculares, poco exsertas. Brácteas soldadas hasta 1/3 o más de su altura (Hunziker, 1995).

Distribución Geográfica y Hábitat

Habita en ambientes como la Alta cordillera, Altiplano, Precordillera, Valles agrícolas de precordillera, en donde crece generalmente en fisuras rocosas (Descole, 1949; Hunziker, 1995).

Observaciones

Esta especie es similar a *E. americana* aunque se distingue de esta por poseer órganos florales y fructíferos más pequeños y el número de verticilos de brácteas es menor, además estas están soldadas hasta la mitad de su altura aproximadamente.

Ephedra triandra Tulasne, 1858

(Figura 22)

Material Consultado

- Material N° 38937 MERL (Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de

Investigaciones de Zonas Áridas–IADIZA, CCT–MENDOZA).

- Material N° 27/1888 (Herbario de Plantas Vasculares del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”).
- Material N° 57383 (N° Digital), N° 168. 486 (SI), Material N° 78857 (N° Digital), N° 95.114 (SI), Material N° 94.552 (SI), Material N° 14.258 (SI), (Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion -IBODA).
- Material del Herbario de la Colección Didáctica de Diversidad Vegetal II-Sistemática Vegetal y de Hongos. Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia. UNSL.
- Material recolectado en la provincia de San Luis (Localidad de Villa de la Quebrada, Suyuque, El Volcán).

Órganos Vegetativos

Plantas dioicas, arbusto trepador, apoyante, hasta 2 m de altura, con troncos leñosos hasta 5 cm o más de diámetro, o subarbusto, en forma de matorral de aproximadamente 0.60 m de altura y de varios metros de diámetro, debido a la propagación del rizoma (Descole, 1949).

Ramas flexuosas, semirectas o péndulas, de 0.8–2 mm de diámetro; internodos 2–5.5 cm. de longitud. Hojas caedizas, con ápice agudo generalmente decusado, grisáceo, con comisuras translúcidas y papiráceas (Hunziker, 1995).

Órganos Reproductivos

Estróbilos ovulíferos sésiles rara vez con pedúnculo con brácteas carnosas, soldadas entre sí hasta la mitad de su altura, brácteas decusadas, 6-9 pares de brácteas que cubren la semilla (Bacigalupo, 1998). Dos semillas raramente tres, oblongas-elipsoidal-acuminadas, naviculares, con quilla bien marcada (cresta dorsal), superficie de la semilla lisa, estriada y ápice agudo, de 6.2–8.3 mm, castaño claro, cara ventral plana, cara dorsal plana (con 2 surcos longitudinales) (Hunziker, 1995; Bacigalupo, 1998; Yang, 2010; Ickert-Bond y Rydin,

2011).

Estróbilos polínicos aovados a oblongos, 5-9 mm de longitud, simples, sésiles y opuestos; 7-16 verticilos de 2-3 brácteas, excepcionalmente hasta 17, brácteas soldadas hasta 1/3 o más de su altura, sinandro 2.5-3 mm de longitud, con brácteas decusadas, excepcionalmente ternadas, anteras biloculadas, 3 sinandros (Hunziker, 1995; Bacigalupo, 1998).

Distribución Geográfica y Hábitat

Habita en el bosque chaqueño y en el monte desde Bolivia hasta Rio Negro, y desde la provincia de Mendoza hasta Buenos Aires (Descole *et al.*, 1949).

Observaciones

En la descripción de Hunziker (1995) describe a los surcos longitudinales de las semillas como “claros” solo en la parte basal. Esto no fue observado en el material revisado de herbario para esta tesis.

Ephedra americana Humboldt, 1805

(Figura 23)

Material Consultado

- Material N° 49.392 MERL, N° 39.444 MERL (Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas–IADIZA, CCT–MENDOZA).
- Material N° 9.734, N° 27/1.759 (Herbario de Plantas Vasculares del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”).
- Material N° 84.913 (N° Digital). N° 28.899 (SI), N° 84.914 (N° Digital). N° 41.460 (SI), (Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion -IBODA).
- Material del Herbario de la Colección Didáctica de Diversidad Vegetal II-Sistemática

Vegetal y de Hongos. Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia. UNSL.

- Material recolectado en la provincia de San Luis (Localidad de Villa de la Quebrada, Suyuque, El Volcán).

Órganos Vegetativos

Arbusto o árbol dioico hasta 3.50 m de altura y tronco leñoso hasta 0.40 m de diámetro. Ramas erectas, 0.8–1.8 mm de diámetro, opuestas o fasciculadas: erectas a semipéndulas; internodios de 2.3–4.5 cm. Hojas subapicales largas, decusadas, coriáceas, con dientes foliares largos (Hunziker, 1995).

Órganos Reproductivos

Estróbilos ovulíferos sésiles, 7–9 mm de longitud, con 6–8 verticilos de brácteas decusadas, soldadas hasta $2/3$ – $3/4$ de su altura; maduros aumentan su longitud en un rango de 10–11 mm, no cubren por completo a las semillas. Dos semillas por estróbilo, semillas oblongas a elipsoidal, finamente estriadas, de 4.8–7 por 2–3.7 mm., cara dorsal convexa, cresta dorsal ausente, surcos laterales presentes (numerosas estrías), cara ventral plana, castaño-claro y ápice acuminado (Descole *et al.*, 1949; Hunziker, 1995; Yang, 2010).

Estróbilos polínicos ovoides a piramidales, 6-8 mm de longitud, simples, sésiles, 8-15 verticilos de brácteas decusadas, raramente ternadas; sinandro 2.5-2.9 mm de longitud, 6-7 microsporangios, raramente 5, globosos y biloculares (Hunziker, 1995). Anteras 5-8. Brácteas soldadas hasta $2/3$ – $3/4$ de su altura (Descole *et al.*, 1949; Hunziker, 1995).

Distribución Geográfica y Hábitat

Habita en la Cordillera de los Andes, puna y sistemas montañosos pampeanos, desde Perú hasta las Sierras de San Luis; desde los 1000 hasta los 3600 m.s.n.m (Descole *et al.*, 1949).

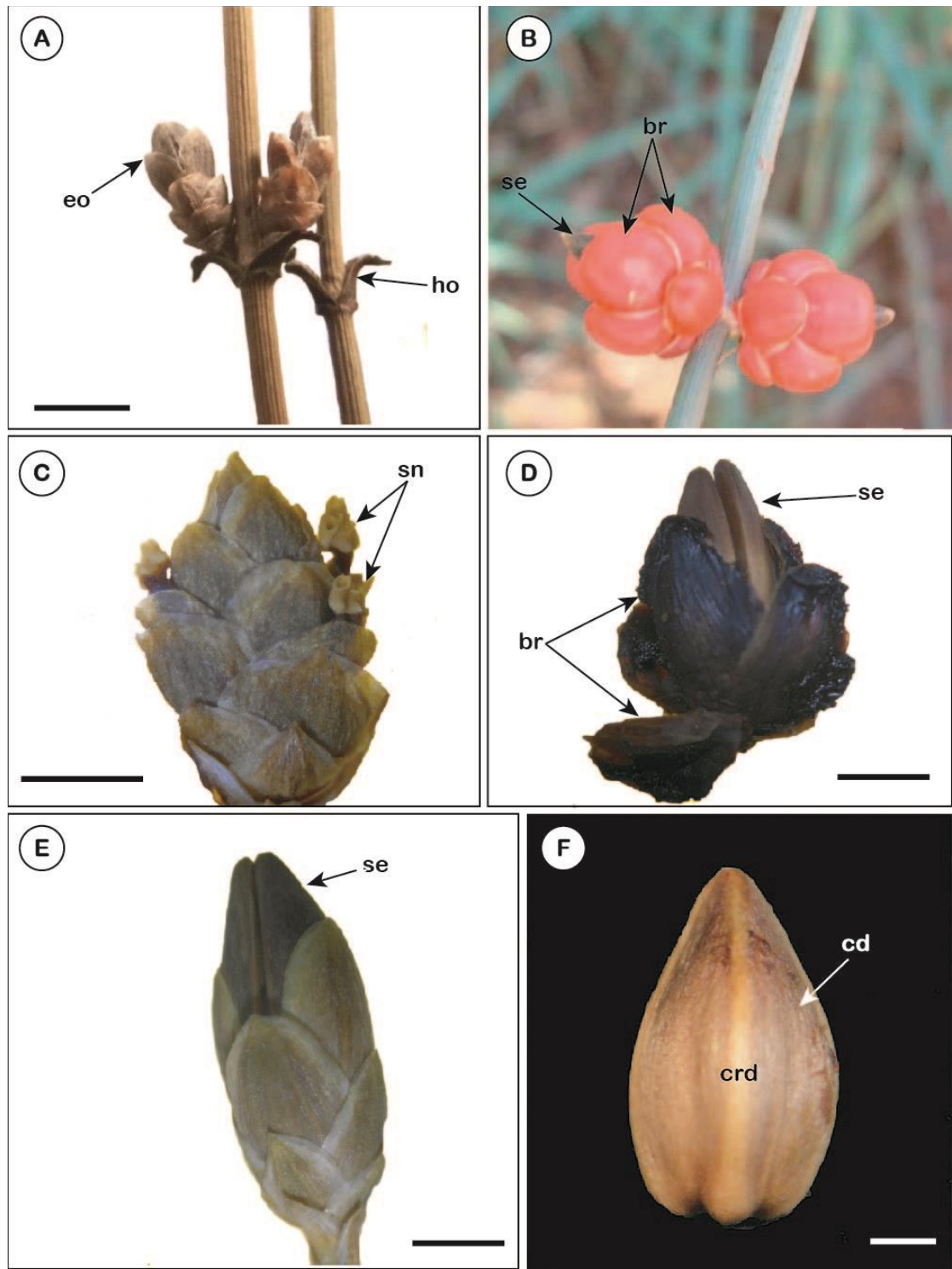


Figura 22. *Ephedra triandra*. **A, B, D, E,** Estróbilos ovulíferos con las brácteas carnosas a la madurez (**B, D**) y cuando están inmaduras no son globosas (**E**). **C.** Estróbilo polínico con los sinangios con anteras biloculares. **D.** Semilla con vista dorsal (**cd**), mostrándose la cresta dorsal (**crd**) de un color más claro que el de la semilla. **A, C-F,** son fotografías del material de herbario y **B,** del Herbario digital del instituto Darwinion. Escala: **A=5 mm, D-F=2 mm.**

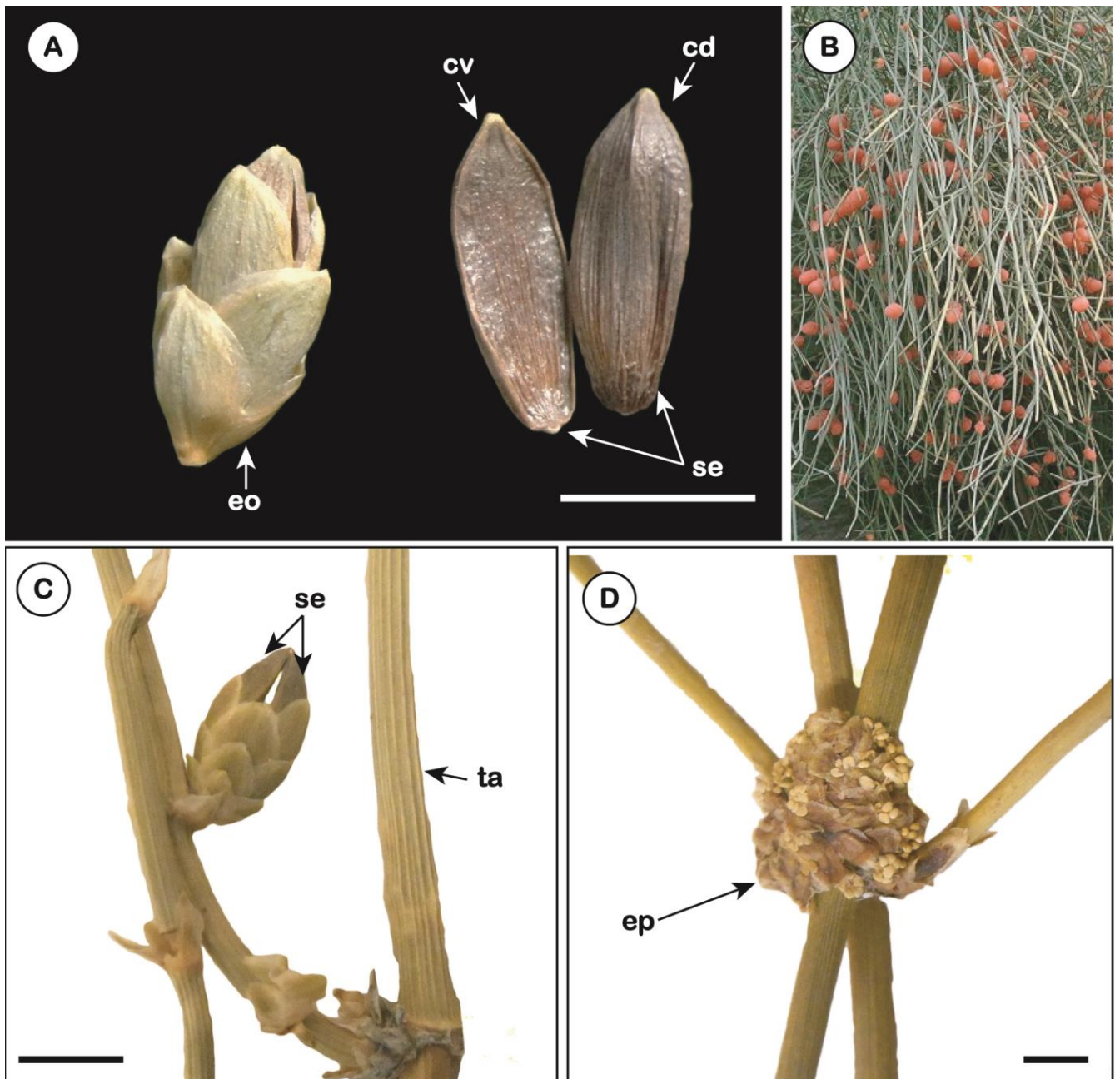


Figura 23. *Ephedra americana*. **A** Estróbilo ovulífero (eo) y semillas (se) en vista de su cara ventral (cv) y dorsal (cd). **B** Ejemplar femenino con estróbilos ovulíferos con brácteas maduras de color rojo. **C** Ejemplar con estróbilos ovulíferos del herbario y ejes vegetativos estriados característico del género. **D** Ejemplar con estróbilos polínicos en posición axilar al eje vegetativo. **A, C-D**: Material de Herbario, **B**: fotografía del Herbario Digital del Instituto Darwinion. Escala=5 mm.

Ephedra breana Philippe, 1895

(Figura 24)

Material Consultado

- Material N° 31.132 MERL, (Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas-IADIZA, CCT-MENDOZA).
- Material N° 78.247 (N° Digital), N° 78.248 (N° Digital). N° 27.058 (SI), (Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion -IBODA).

Órganos Vegetativos

Plantas dioicas, arbusto erecto hasta 3 m de alto o caméfito. Ramas erectas, 1–2 mm de diámetro, internodos 1.5–4.5 cm de longitud. Hojas dispuestas en verticilos de 2 a 3, de aspecto coriácea, dientes foliares, cortos, triangulares, no mayores de 1.5 mm (Hunziker, 1995)

Órganos Reproductivos

Los estróbilos ovulíferos sésiles miden hasta 8 mm de longitud, con 6–8 verticilos de brácteas decusadas, excepcionalmente 5, carnosas y gruesa a la madurez, soldadas hasta 2/3–3/4 de su altura, las apicales con dos pequeños lóbulos libres y superpuestos por arriba de la sutura de unión. Las brácteas cubren completamente las semillas. Dos semillas o tres elipsoidal-oblonga, finamente estriada, hasta 8 mm de longitud, cara dorsal convexa y cresta ausente, surcos longitudinales ausentes, cara ventral plana, coloración castaño oscuro, ápice acuminado, superficie de la semilla lisa (Kiesling, 1994; Hunziker, 1995; Yang, 2010; Ickert-Bond y Rydin, 2011).

Estróbilos polínicos ovoides a piramidales, de 5.8 mm, simples, sésiles, con 8-12 verticilos de brácteas decusadas, soldadas hasta 2/3–3/4 de su altura, sinandro de 2.7- 3.5 mm; microsporangios 2-6 generalmente 3-4, biloculares (Hunziker, 1995).

Distribución Geográfica y Hábitat

Los ejemplares procedentes de la provincia de Mendoza difieren algo de los que crecen en las provincias de Jujuy, Salta, Catamarca y La Rioja. Aquellos con relación a estos, poseen hojas más largas menos y coriáceas. En quebradas protegidas de los vientos crece hasta considerable altura; así en Cortaderas (como en la quebrada del río Peñón, precordillera de la Rioja), a 3000 m.s.n.m., se han observados ejemplares que llegaban a 3.50 m de altura. En cambio, en las cumbres constantemente azotadas por los fuertes vientos, es una pequeña caméfito que crece hasta pocos centímetros del suelo y con ramificaciones densas e intrincadas (Cruz del Paramillo de Uspallata, Mendoza) (Descole *et al.*, 1949).

Habita en la Cordillera de los Andes y sistemas montañosos vecinos, desde Bolivia hasta la provincia de Mendoza en la Argentina. Se las encuentra en las pendientes y cimas pedregosas desde los 1700 hasta más o menos los 4300 m.s.n.m, lo que la convierte en una planta orófila (Descole *et al.*, 1949; Kiesling, 1994).

Observaciones

Esta especie es afín a *E. americana*, pero solo difiere por sus hojas mucho más cortas y no sobrepasan los 5 mm y dientes foliares cortos, triangulares.

Ephedra ochreatea Miers, 1863

(Figura 25)

Material Consultado

- Material N° 38.939 MERL, N° 15.843 MERL, N° 38.927 MERL (Herbario Ruiz Leal del Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas–IADIZA, CCT–MENDOZA).
- Material N° 54.894, N° 54.771, N° 59.196 (Herbario de Plantas Vasculares del Museo

de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”).

- Material N° 78533 (N° Digital), N° 56073 (N° Digital) (Herbario de Plantas Vasculares del Instituto de Botánica Darwinion -IBODA).
- Material del Herbario de la Colección Didáctica de Diversidad Vegetal II-Sistemática Vegetal y de Hongos. Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia. UNSL.
- Material recolectado en la provincia de San Luis (Localidad de Villa de la Quebrada, Suyuque, El Volcán).

Órganos Vegetativos

Arbusto dioico, ramas gruesas que alcanzan de 0.80–1.50 m de altura o formando matas arbustivas o subarbustivas, 0.50–0.80 m de altura, de proyección semicircular, de 2–4 m de diámetro. Hojas largas de posición subapical, escamosas, lineales y 2-3 paralelas verticiladas, ápice agudo, coriáceas y duras, 5–14 mm de longitud (Hunziker, 1995).

Órganos Reproductivos

Estróbilos ovulíferos de 8–10 mm de longitud, sésiles, 6-10 verticilos de 2, 3 o 4 brácteas verticiladas, las subapicales cortas con respecto a la apicales, soldadas en la totalidad de su longitud y cubren las semillas maduras, aumentan el rango de su longitud de 10 a 12 mm.

Semillas 3 o 4, elipsoidales–oblongas de 5,8–7 mm x 2,7–3,8 mm, surcos longitudinales ausentes, coloración castaño oscuro, superficie de la semilla (lisa), cara ventral carenada, surco dorsal ausente. La soldadura de las brácteas del estróbilo femenino llega a su máximo grado; es casi total (Descole *et al.*, 1949; Hunziker, 1995; Yang, 2010).

Estróbilos polínicos piramidales, sésiles, 7-9 mm de longitud con 9-14 verticilos de 3-4 brácteas verticiladas, sinandros 2,7 mm de longitud, microsporangios 3-7 biloculares (Hunziker, 1995).

Distribución Geográfica y Hábitat

Habita en las provincias de Cuyo, La Pampa, Catamarca, Buenos Aires y la estepa patagónica. En San Juan se ha encontrado cerca del Rodeo (departamento Caligasta) (Kiesling, 1994).

Ephedra gracilis Philippe. ex Stapf, 1889

Material Consultado

- Material fotográfico del Herbario Digital de la Web (www.plantsystematics.org)

Órganos Vegetativos

Plantas dioicas, arbusto de 1 m de altura, hojas de 10-20 mm de longitud, ramas finas de 1 mm de diámetro (Hunziker, 1995).

Órganos Reproductivos

Estróbilos ovulíferos, pedunculados, 3-6 pares de brácteas en verticilos, soldadas entre si hasta 1/3 o 1/2 de su altura, cubren a las semillas, carnosas a la madurez, coloración rojiza. Semillas, en número de dos, ovoides, parte dorsal convexa, surco dorsal ausente, surcos longitudinales ausentes, cara ventral plana, mayores de 4,5 mm, ápice acuminado, castaño-oscuro, superficie de la semilla lisa (Hunziker, 1995; Yang, 2010).

Estróbilos polínicos pedunculados, 1-6 verticilos de brácteas, soldadas entre sí hasta 1/3 o 1/2 de su altura, anteras de 2-4, 3-4 sinandros (Hunziker, 1995)

Distribución Geográfica y Hábitat

Su distribución se acota al norte de Chile. Su hábitat es el desierto de vegetación arbustiva generalmente en rocas calcáreas (Hunziker, 1995).

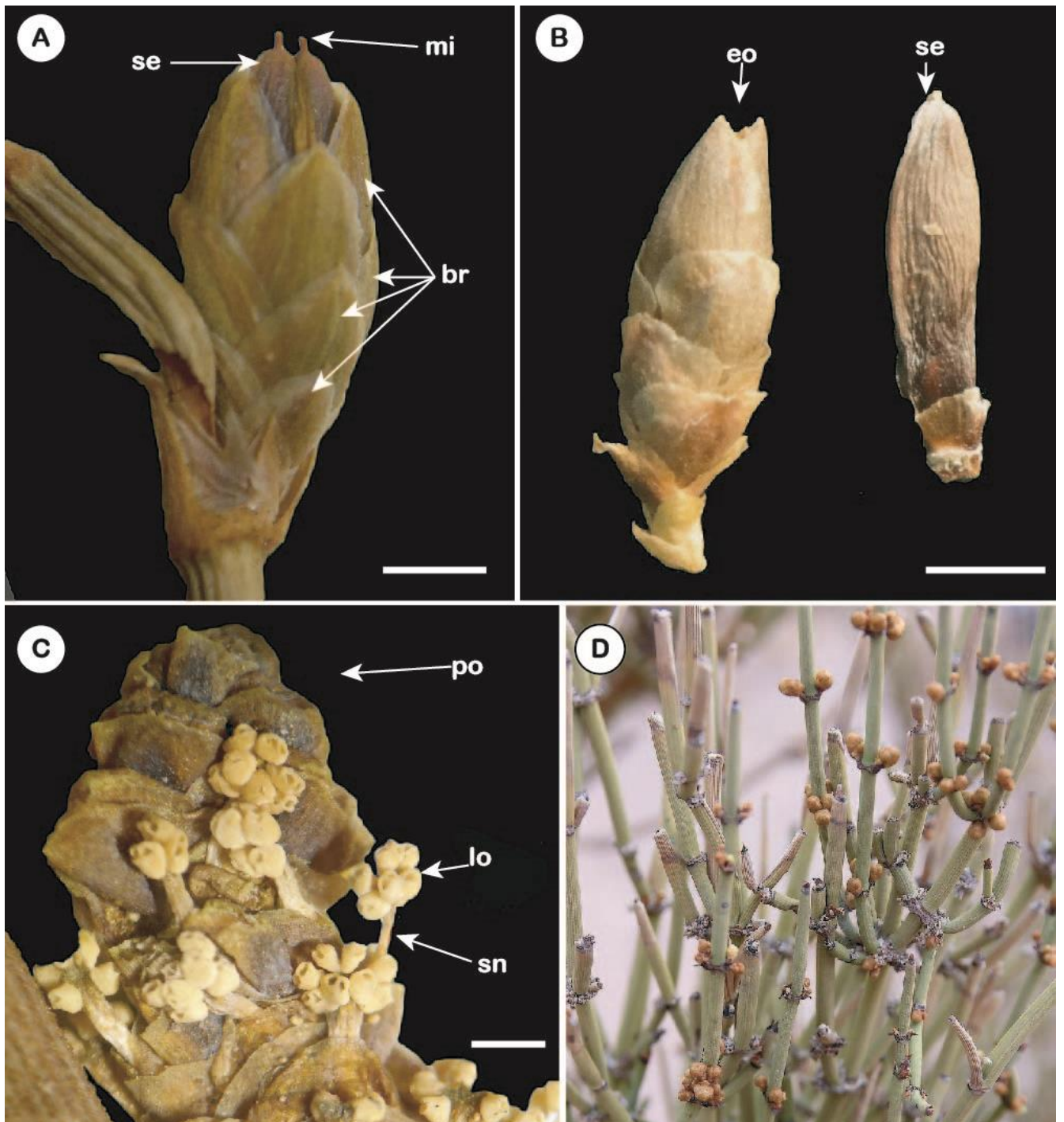


Figura 24. *Ephedra breana*. **A**. Estróbilo ovulífero con brácteas (**br**) decusadas, en las semillas (**se**) se observan las micrópilas (**mi**) en la parte apical. **B**. Estróbilo ovulífero (**eo**) y semillas (**se**) aisladas. **C**. Estróbilo polínico (**ep**) con sinandros (**sn**), en la parte apical se encuentran las anteras mostrando los lóculos (**lo**). **D**. Ejemplar femenino en su hábitat. **A-C**: Material proveniente del Herbario de Zonas Áridas-IADIZA, CCT-MENDOZA. **D**: Fotografía del Herbario Digital, Instituto Darwinion. Escala: **A-C**=2 mm.

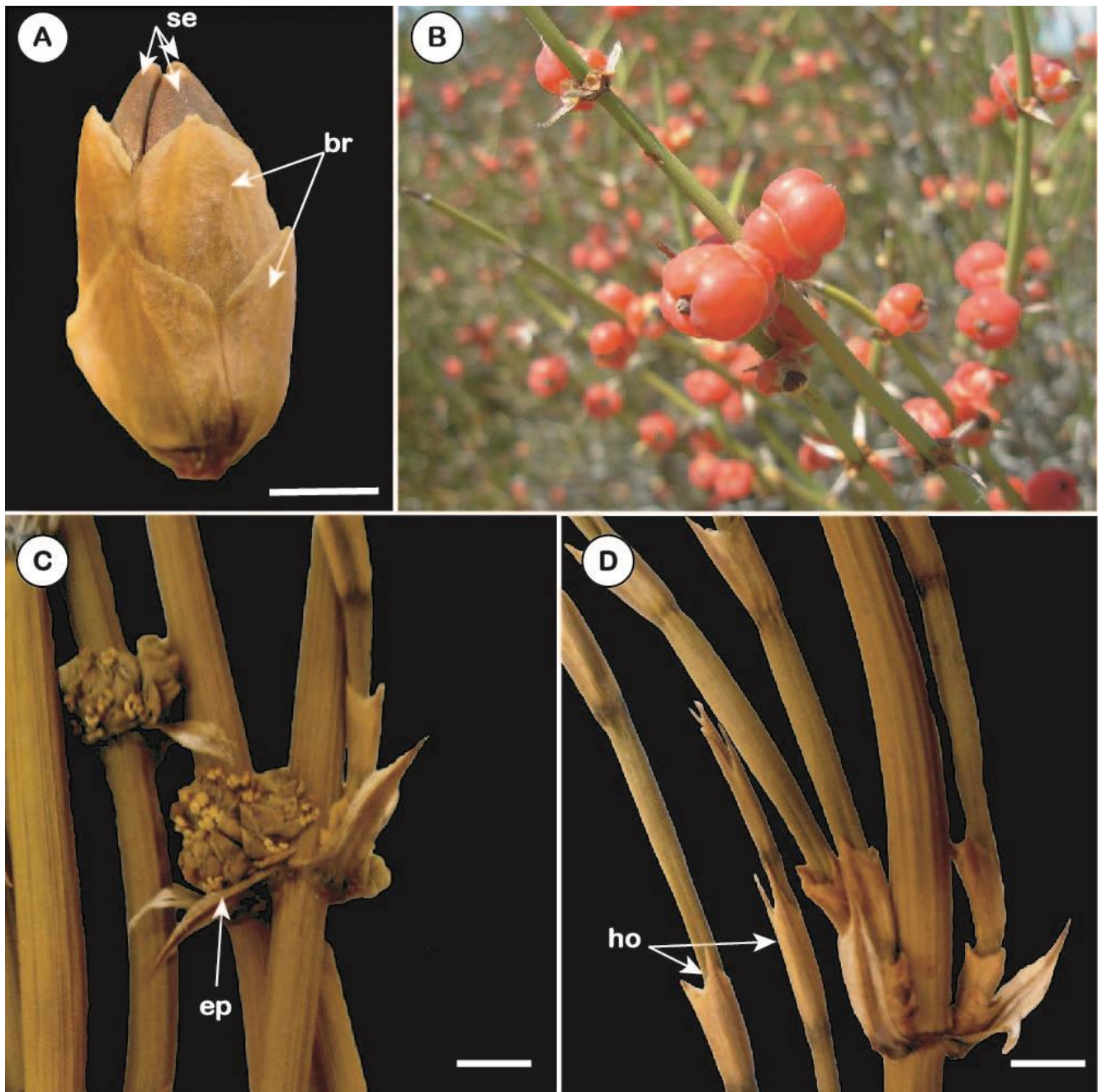


Figura 25. *Ephedra ochreatea*. **A.** Estróbilo ovulífero con brácteas verticiladas y tres semillas por cada estróbilo. **B.** Ejemplar femenino con brácteas rojas y carnosas de un estróbilo maduro. **C.** Ejes vegetativos con estróbilos polínicos. **D.** Ejes vegetativos con hojas con disposición verticilada y fusionadas en la base rodeando el tallo. **A, C-D:** Corresponde a material proveniente de los herbarios consultados. **B,** Fotografía de Herbario Digital del Instituto Darwinion. Escala: **A, C, D=2 mm.**

IV.2. Gnetales Fósiles

El origen de las Gnetales y su relación con otros fósiles y con las gimnospermas actuales, es un problema casi tan desconcertante como el origen de las plantas con flores. La historia evolutiva del grupo fue durante mucho tiempo muy poco conocida; es decir se conocían pocos megafósiles y mesofósiles del grupo. Pero desde que Crane (1996) revisó el tema, se ha descubierto una extensa diversidad de megafósiles de Gnetales en casi todos los continentes (por ejemplo, Krassilov y Bugdaeva 1982; Crane y Upchurch 1987; Krassilov *et al.*, 1998; Rydin *et al.*, 2003, 2006; Dilcher *et al.*, 2005; Yang *et al.*, 2005; Wang y Zheng 2010; Friis *et al.*, 2014). Casi todos los megafósiles registrados, son de un período de tiempo relativamente corto; a mediados del Cretácico Temprano. Esta restricción temporal del registro de mega y mesofósil es sorprendente, ya que la paleo-palinología indica fuertemente la presencia del grupo a lo largo del mesozoico (Friis *et al.*, 2011), quizás incluso antes (Wilson 1962, Wang 2004). El registro fósil posterior al Cretácico Temprano está, como se conoce actualmente, completamente desprovisto de evidencia de megafósiles y mesofósiles de Gnetales, y el registro de microfósiles es, por lo tanto, particularmente valioso e importante de estudiar.

La primera referencia de restos fósiles de Gnetales, fue una descripción de la flora del Oligoceno Báltico (Göppert y Berendt, 1845). En esos estudios, los tallos presentaban estructuras ovulíferas, que fueron designadas a *Ephedrites johnianus*. Esos tallos son articulados con estriaciones longitudinales que terminan en una vaina anular, amentos subglobosos, simples, compuestos por brácteas imbricadas. Los pedúnculos son verticilados en el eje de la vaina y desarticulados.

Con algunos estudios adicionales del material de Göppert y Mengue (1883), la estrecha

similitud entre los restos fósiles y la actual *Ephedra*, se hizo evidente. Por esta razón los géneros fueron descritos como *Ephedra* (Göppert y Mengue, 1883).

Heer (1855), publicó un reporte de *Ephedrites sotzkianus*, en su Flora Terciaria Helvetiae, donde la descripción de los tallos fósiles articulados y estriados es similar a la descripción que se realizó para los tallos de *Casuarina*, un aislado género australiano de angiosperma. Posteriormente, Schimper (1890) no observó tal similitud con el género de *Casuarina*, por lo que cuestionó todos los reportes previos de géneros del Terciario, sobre la base que podrían pertenecer a los especímenes mal preservados de cualquier *Equisetum* o de la conífera *Callitris*.

Esta dificultad también la observó Crane (1996) donde sugirió que los fósiles de Gnetales podrían haberse confundido con coníferas o angiospermas, debido a la ausencia de criterios confiables para la caracterización del orden. Entre ellos, se encuentran taxones, incluidos Gnetales, con estructuras reproductivas de tamaño pequeño, por ejemplo, fósiles con semillas aladas *Gurvanella dictyoptera* (Krassilov, 1982) y *Drewria potomacensis* (Crane y Upchurch, 1987).

Pero también hay fósiles con caracteres preservados que pueden ser asignados inequívocamente a Gnetales como *Eoanthus zherikhinii* (Krassilov, 1986), del Cretácico Temprano del Lago Baikal, Mongolia, el cual tiene ambos óvulos con un tubo micropilar alargado y granos de polen poliplicado *in situ*, todos estos caracteres lo asocian fuertemente con Gnetales actuales.

La confusión en la asignación de fósiles a Gnetales, persistió hasta que la aplicación del análisis del polen fue más precisa en los sedimentos antiguos que presentaba restos de Gnetales. También el estudio del registro palinológico de este grupo nos da evidencia que su presencia comienza y se generaliza en el Triásico del Hemisferio Norte y disminuye en el

Jurásico. Una segunda radiación, ocurre en el Cretácico Medio cuando alcanzan bajas paleolatitudes y junto, con las angiospermas, son los componentes más característicos de la Provincia ASA (África-América del Sur). El registro fósil del polen documenta que los tres géneros actuales son relictos de un grupo de plantas que una vez fue más extenso y mucho más diverso (Crane, 1996).

Thiegart (1940), informó la presencia de granos de polen de *Ephedra* fósil en los estratos del Terciario de Alemania y Cookson (1956) del Terciario de Australia. Los estudios de estos granos de polen demostraron una gran similitud con los granos de las especies actuales de *Ephedra*.

Como evidencia de la diversificación de Gnetales en el Cretácico Temprano, Yang (2013) recopiló varios trabajos donde se registra un gran número de mega y mesofósiles (semillas) cretácicos, provenientes del sur de Europa, noreste de China, Mongolia, América del Norte, América del Sur y Australia. De todos, los megafósiles estrechamente relacionados con *Welwitschia* y *Gnetum* son muy escasos, pero los mega y mesofósiles asignables a Ephedraceae o incluso a la actual *Ephedra* presentan una gran variedad morfológica que se evidencia en los registros tanto de órganos reproductivos como vegetativos de todo el mundo.

Los megafósiles de Gnetales mejor estudiados se conocen de los estratos del Cretácico Temprano. Las floras mejor estudiadas son: la de Formación Crato, Brasil, que contiene varias plantas afines a Ephedraceae (Mohr y Friis, 2000; Mohr y Eklund, 2003; Mohr y Bernardes-de-Oliveira, 2004; Mohr *et al.*, 2004; Dilcher *et al.*, 2005) y la de la Formación Yixian, oeste de Liaoning China, que también ha demostrado ser particularmente rica en fósiles asignados a Gnetales.

IV.2.1. Registros Fósiles de Welwitschiaceae

La mayoría de los registros de los megafósiles de esta familia, provienen de la Formación Crato del Cretácico Temprano de Brasil (Rydin *et al.*, 2003; Dilcher *et al.*, 2005) (Cuadro 3), pero hay registros que datan del Jurásico y Triásico en lo que era Gondwana y Laurasia. Sin embargo, las afinidades de los fósiles del Triásico son inciertas y se encuentran poco sustentadas por los caracteres presentes. En la Formación Crato (Brasil), hay registros que incluyen; hojas, plántulas y estróbilos polínicos, además en estos megafósiles, se han identificado granos de polen de poliplicados pertenecientes a cinco géneros con afinidad a Gnetales en los sedimentos del Cretácico Temprano de la Formación. Estos granos de polen, estarían incluidos en géneros fósiles como *Equisetosporites*, *Gnetaceaepollenites*, *Singhia*, *Steevesipollenites* y *Regalipollenites* distribuidos en 52 especies de palinomorfos (Dilcher *et al.*, 2005).

Los primeros en reconocer megafósiles de Gnetales en la Formación Crato, que provisionalmente se atribuyeron a Welwitschiaceae, fueron Pons *et al.* (1992), Bernardes de Oliveira *et al.* (1999, 2000) y Mohr y Friis (2000) que describieron un conjunto diverso de plantas. Las semillas, hojas y estructuras reproductivas fósiles relacionadas con Welwitschiaceae son asignadas a *Cratonia cotyledon* Rydin *et al.* y *Welwitschiella austroamericana* Dilcher *et al.*, ambas especies son ejes vegetativos que sostienen a las estructuras reproductivas y los cotiledones, *Welwitschiostrobus murili* Dilcher *et al.*, está basado sobre órganos reproductivos mientras que *Welwitschiophyllum brasiliense* Dilcher *et al.*, es una especie basada en restos foliares (Fig. 26). Esta gran distribución de la familia implica claramente que fue mucho más diversa de lo que es hoy en día, y ampliamente distribuida en el norte de Gondwana durante el Cretácico Temprano. La planta cretácica;

Cratonia cotyledon data del tiempo donde *Gnetum* y *Welwitschia* se separaron, según varias hipótesis filogenéticas (Doyle, 1996; Nixon *et al.*, 1994), antes de los 110 millones de años atrás.

La presencia de Welwitschiaceae en el Cretácico Temprano de Brasil y en la flora moderna de África proporciona argumentos para apoyar el intercambio floral entre África y América del Sur durante el Mesozoico (Raven y Axelrod, 1974; Coetzee, 1993). Otros datos fósiles sugieren que este intercambio continuó incluso a través del Paleógeno (Dilcher, 2000; Jaramillo y Dilcher, 2001).

La desertificación y el aislamiento durante el Terciario y el Cuaternario limitaron la distribución de otras plantas menos adaptadas a la sequía (Axelrod y Raven, 1978), resultando en el aislamiento y distribución endémica de la actual *Welwitschia* al sur de África (Jacobson y Lester, 2003).

En términos de dispersión polínica, *Welwitschia* puede ser considerada como entomófila debido a la viscosidad del polen que dificultaría la dispersión a través del viento (Endress, 1996, Wetschnig y Depisch, 1999). Generalmente, las especies entomófilas tienen una dispersión de polen muy limitada. Por lo tanto, podríamos esperar encontrar los megafósiles de Welwitschiaceae en los mismos sedimentos donde se encuentran granos de polen similares a los de la actual *Welwitschia* (Dilcher *et al.*, 2005).

IV.2.2. Registros Fósiles de Gnetaceae

Los megafósiles con afinidad Gnetaceae se encuentran escasamente registrados. *Khitania columnispicata* S. X. Guo *et al.*, un megafósil encontrado en Liaoning, China, Cretácico Temprano, que se considera que tiene afinidad con *Gnetum*. En este fósil se conservan dos estróbilos polínicos de forma de espiga de forma elipsoidal–cilíndrica con ejes

microsporangios con nudos, entrenudos y brácteas nodales, cada uno de los estróbilos tiene numerosos collares anulares involucrales en verticilos (Guo *et al.*, 2009) (Fig. 26. A).

NOMBRE	UBICACIÓN	EDAD	MACRORRESTOS
<i>Masculostrobus clathratus</i> Ash	Arizona	Triásico Superior	Conos polínicos
<i>Decheyllia gormanii</i> Ash	Arizona	Triásico Superior	Tallos y restos foliares
<i>Piroconites kuespertii</i>	Gothan, Alemania	Jurásico Temprano	Conos polínicos
<i>Heerala antiqua</i> (Heer) Krassilov	Siberia	Jurásico Medio	Semillas aladas
<i>Angarolepis odorata</i> Krassilov & Bugdaeva	Siberia	Jurásico Medio	Brácteas de los conos ovulíferos
<i>Eragrosites changii</i> Duan	China	Jurásico Superior-Cretácico Temprano	Tallos e infrutescencias
<i>Chaoyangia liangii</i> Duan	China	Jurásico Superior-Cretácico Temprano	Restos foliares, tallos y estructuras reproductivas
<i>Gurvanella dictyoptera</i> Krassilov	Mongolia	Cretácico Temprano	Semillas aladas
<i>Cyperacites</i> sp	Mongolia	Cretácico Temprano (Valanginiano-Barremiano)	Infrutescencia similar a <i>Drewria</i>
<i>Eoantha zherikhinii</i> Krassilov	Lake Baikal, Asia Central	Cretácico Temprano (Barremiano-Aptiano)	Estructura reproductiva con <i>Ephedripites</i>
<i>Drewria potomacensis</i> Crane & Upchurch	Virginia, USA	Cretácico Temprano	Semillas aladas
<i>Cratonia cotyledon</i> Rydin <i>et al.</i>	Cuenca Araripe, Formación Crato, Brasil	Cretácico Temprano (Aptiano-Albiano)	Cotiledones
<i>Cyperacites potomacensis</i> Berry	Este de Norteamérica	Cretácico Temprano (Albiano)	Tallos reproductivos similar a <i>Drewria</i>
<i>Welwitschiostrobus murili</i> Dilcher <i>et al</i>	Cuenca Araripe, Formación Crato, Brasil	Cretácico Temprano (Aptiano tardío)	Conos polínicos
<i>Conospermites hakeaefolius</i> Ett.	República Checa	Cretácico Tardío (Cenomiano)	Restos foliares similar a <i>Drewria</i>
<i>Welwitschiella austroamericana</i> Dilcher <i>et al.</i>	Cuenca Araripe, Formación Crato, Brasil	Cretácico Tardío	Cotiledones
<i>Welwitschiophyllum brasiliense</i> Dilcher <i>et al.</i>	Cuenca Araripe, Formación Crato, Brasil	Cretácico Tardío	Restos foliares

Cuadro 3. Megafósiles de Gnetales con afinidades sugeridas para *Welwitschia*. Modificado de Dilcher *et al.*, 2005.

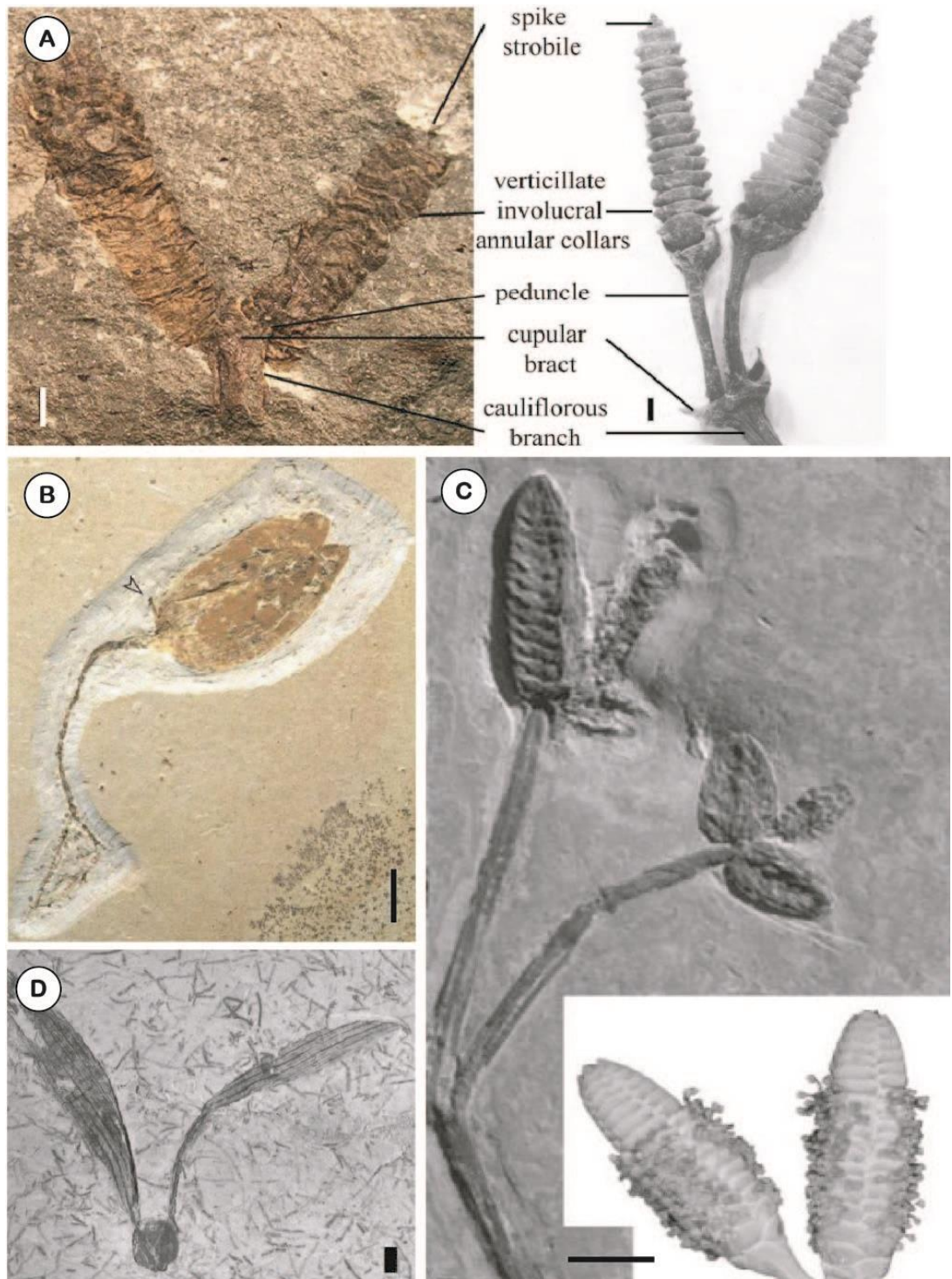


Figura 26. Estróbilos polínicos de el fósil *Khitania columnispicata* (izquierda) de la Formación Yixan, China y el género actual *Gnetum montanum* (derecha) (Guo *et al.*, 2009). **B.** *Cratonia cotyledon* (cotiledones) (Rydin *et al.*, 2006) **C.** Estróbilo polínico de *Welwitschiostrobos murili* (fósil) y *W. mirabilis* (actual), (abajo) (Dilcher *et al.*, 2005). **D.** Cotiledones de *Welwitschiella austroamericana*. **B, C, D.** Megafósiles de la Formación Crato, Brasil. Escala; **A**= 1mm, **B, C**=5 mm, **D**=10 mm.

IV.2.3. Registros Fósiles de Ephedraceae

La familia tiene una diversidad mucho mayor que las otras dos familias de Gnetales, en la historia geológica, esto se evidencia por el registro fósil de aproximadamente 17 especies de megafósiles a partir del Cretácico Temprano en Australia, Europa, Asia, América del Norte y América del Sur (Yang, 2010).

La evolución de los caracteres de las Gnetales ha sido controversial, en base datos moleculares recientemente se ha sugerido que el género de *Ephedra* es muy joven, entre 8 y 32 millones de años. Esta diversidad moderna del género es el resultado de una segunda radiación en el Oligoceno o Mioceno. Sin embargo, esta supuesta segunda radiación no parece estar asociada con ninguna novedad morfológica, ya que no hay una divergencia morfológica obvia entre el Cretácico y la especie moderna (Rydin *et al.*, 2006).

Las especies modernas, han retenido los caracteres reproductivos únicos por más de 110 millones de años, ya que los mismos están presentes en los fósiles. Pero teniendo en cuenta la hipótesis de un origen reciente, los fósiles de *Ephedra* cretácicos habrían sido miembros ampliamente distribuidos y las formas actuales serían un linaje hermano (Rydin *et al.*, 2003; Dilcher *et al.*, 2005).

Los megafósiles mejor estudiados son las semillas ya que son inequívocamente pertenecientes al género *Ephedra*, por que en muchas de ellas se ha encontrado polen *in situ* tipo poliplicado. Tenemos por ejemplo, semillas fósiles de Buarcos, Portugal, del Cretácico: *Ephedrispermum lusitanicum* Rydin *et al.* y *Ephedra portugallica* Rydin *et al.* y de América del Norte: *E. drewiensis* Rydin *et al.* (Rydin *et al.*, 2006; Yang, 2010).

Leongathia elegans Krassilov *et al.* es un tallo vegetativo con caracteres anatómicos de Australia (Krassilov *et al.*, 1998). La localidad más rica en megafósiles de *Ephedra* la

Formación Yixian de Jianshangou, China. En donde se registraron catorce especies, donde ocho de ellas no presentan detalles reproductivos claros por lo tanto fueron asignados a *Liaoxia* Cao *et al.* o a *Ephedrites* Goeppert *et al.*

Ephedra archaeorhytidosperma Yang *et al.* incluye no sólo los tallos reproductivos sino también semillas ornamentadas. *E. archaeorhytidosperma* es la primera especie de megafósiles de edad más temprana que el Terciario, que ha sido atribuida al género *Ephedra* (Yang *et al.*, 2005).

Chaoyangia liangii Duan comprende tallos reproductivos con estróbilos que contienen de 2 a 3 semillas, rodeados por muchas estructuras como pelos bifurcados. Las relaciones de esta especie no están claras, Tao y Yang (2003) creyeron que se trataba de una especie extinta de *Ephedra* pero Sun *et al.* (1998) pensaron que podría tener una afinidad con *Welwitschia*. *Ephedra hongtaoi* Wang *et al.* del Cretácico Temprano de Liaoning, China fue asignada a este género ya que se la comparó con la especie actual de *E. sinica* Stapf (Wang y Zheng, 2010).

A pesar de la importancia evolutiva de estos megafósiles de Gnetales, varias preguntas fundamentales necesitan respuesta por ejemplo; el número de brácteas, la posición y conexión de los conos ovulíferos son importantes en la clasificación del género *Ephedra* pero estos caracteres no están claros en la mayoría de los fósiles (Rydin *et al.*, 2003). En cuanto al número de las semillas, en las especies actuales de *Ephedra* es variable (1, 2 o 3 semillas). Pero a veces resulta difícil poder discernir el número de semillas que se encuentra en los estróbilos ovulíferos de los primeros megafósiles del género en el Cretácico Temprano (Yang, 2010). Sin embargo la naturaleza homoplásica de muchos caracteres morfológicos en *Ephedra* actual, la variación morfológica intraespecífica y la escasa información en las regiones de genes investigados, dificultan la resolución de las relaciones

filogenéticas dentro del género.

Hay dos hipótesis alternativas sobre la edad de *Ephedra*: un origen de *Ephedra* actual en el Oligoceno-Mioceno basado en el análisis de datación molecular (Huang y Price, 2003) y un origen Cretácico propuesto por Rydin *et al.* (2006), pero ambas hipótesis dejan preguntas clave sin respuesta. Sin embargo, debido a los caracteres reproductivos idénticos en los fósiles y los representantes de *Ephedra* actual, es probable que *Ephedra* sea de origen mesozoico. Esta última hipótesis, está respaldada por el fósil del Cretácico Temprano *Ephedra archaeorhytidosperra* (Yang *et al.*, 2005), que tiene caracteres solo presentes en algunas especies actuales.

Los registros de megafósiles de Gnetales en el Cretácico de Argentina son muy escasos. Cladera *et al.* (2007) dan a conocer para el Grupo Baqueró de la Cuenca Austral una fructificación clasificada como *Ephedra verticillata* (Fig. 27). En cambio en el registro polínico del Cretácico son frecuentes las menciones de granos de polen con afinidad a las Gnetales. Sin embargo, no hay estudios conjuntos donde se analicen sistemáticamente granos de polen y estructuras reproductivas en la misma formación.

Ephedra verticillata Cladera *et al.*, es un tallo reproductivo del Cretácico Temprano de América del Sur, esta especie conserva no sólo características vegetativas sino también reproductivos; como tallos con ramas verticiladas, y estructuras portadoras de semillas individuales o agrupadas de a tres a cinco, sésiles, redondeadas a ovaladas, cada una de estas estructuras con dos semillas ovals-acuminadas de 0,8 mm de ancho y 1,8 mm de largo, pero no tiene caracteres detallados comparables con las especies actuales (Fig. 27) (Cladera *et al.*, 2007).

Se revisaron y fotografiaron los materiales perteneciente *Ephedra verticillata*, único género fósil de *Ephedra* de América del Sur, con el objetivo de comparar dicho material con

los fósiles de la Formación La Cantera, este trabajo se realizó en el marco de una pasantía de Posgrado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN).

En la Cuenca de San Luis, en la Formación La Cantera en un trabajo de Tesis Doctoral (Puebla, 2010), se registraron restos de estructuras reproductivas y vegetativas de plantas afines a Gnetales, como estróbilos ovulíferos y ejes vegetativos con estriaciones longitudinales. Luego en una Tesis de Licenciatura (Gómez, 2012), se estudiaron con más detalles a estas estructuras reproductivas afines a Gnetales. En base a esta evidencia de megafósiles y los granos plicados encontrados en el mismo sitio de fosilización, permite inferir de esta forma que en la cuenca hubo una gran diversidad de Gnetales. De este modo se propuso como objetivo; estudiar a este grupo en esta Tesis Doctoral.

IV. 3. Comparaciones de especies de *Ephedra* actuales con las especies fósiles de Argentina

En la provincia de San Luis en la actualidad se encuentran tres especies del género *Ephedra*: *E. americana*, *E. triandra* y *E. ochreatea*.

Existen hasta ahora descritas para Argentina solo dos especies fósiles de *Ephedra* (*E. canterata* Puebla *et al.* 2017 y *E. verticillata* Cladera *et al.*, 2007).

La especie fósil, *Ephedra canterata* fue recuperada en la Formación La Cantera y publicada recientemente por Puebla *et al.* (2017). La diagnosis de esta especie se basa principalmente en los caracteres de los conos ovulíferos y de las semillas (FRUs) que se encuentran dentro de estos conos. Donde también se han encontrado en asociación a estos conos ovulíferos, ejes vegetativos que corresponden a esta especie debido a las caracteres diagnósticos vegetativos (engrosamiento de los nodos y estriaciones longitudinales en el eje vegetativo) y restos foliares (Fig. 29).

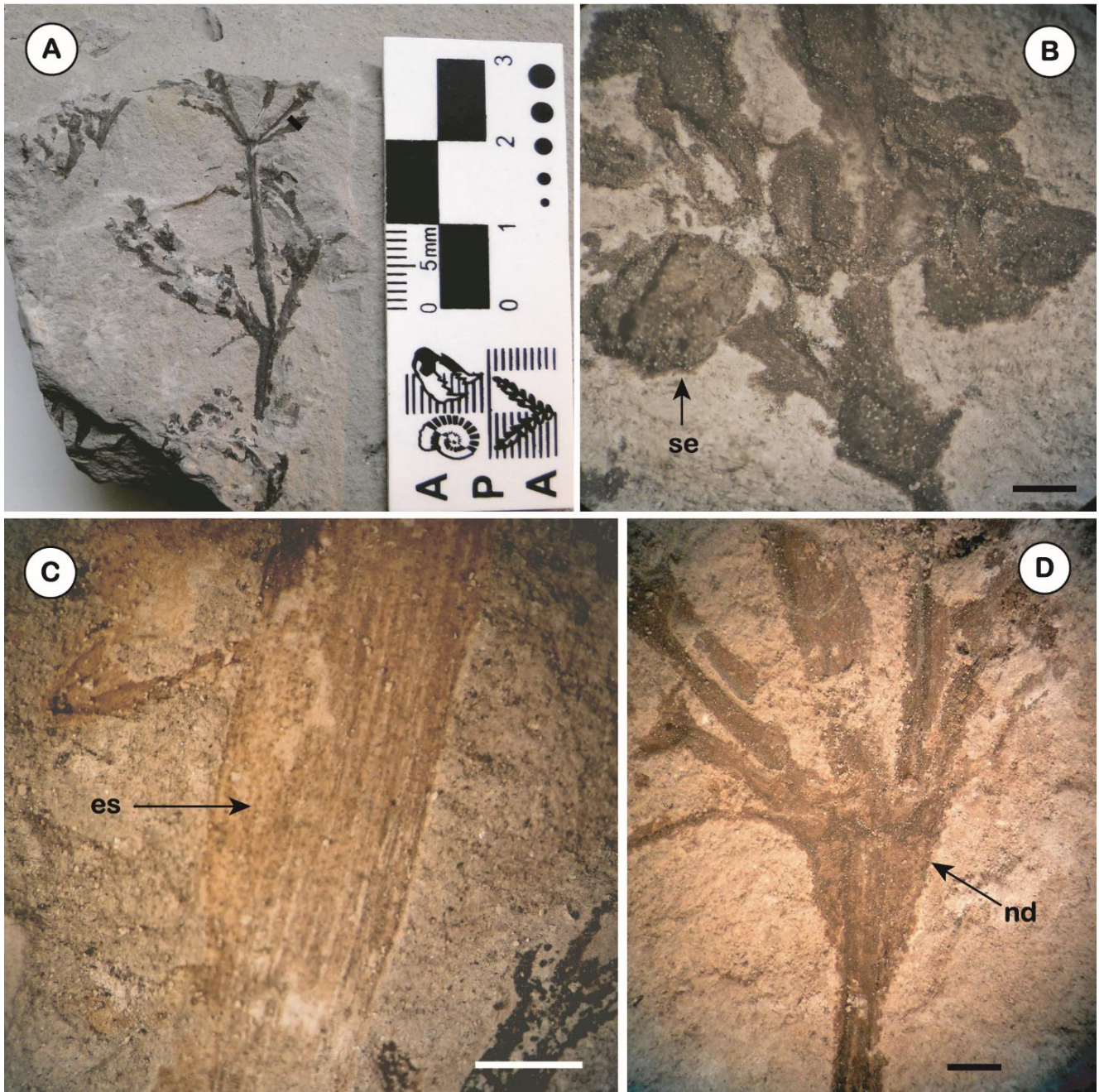


Figura 27. *Ephedra verticillata*, Grupo Baqueró. **A.** Ejes vegetativos femeninos con estróbilos ovulíferos en conexión orgánica. **B.** Detalles de las semillas (**se**). **C.** Eje vegetativo estriado (**es**). Disposición de los tallos en forma verticilada, nodo (**nd**) ensanchado. Escala: **B, C**=0,5 mm, **D**=5 mm. Fotografías de M. Gómez.

La diagnosis de *E. caterata*, se encuentra basada en los conos ovulíferos y en las semillas o FRUs (unidades reproductivas femeninas). Los conos ovulíferos son de forma ovoides con cuatro verticilos de brácteas estériles. El primer verticilo es basal y está compuesto por brácteas pequeñas que se encuentran en disposición condensada e imbricadas, en el segundo verticilo se encuentran tres brácteas, en el tercer verticilo se observa una sola bráctea que es de mayor tamaño comparada con las del primer verticilo, en el tercer verticilo se observan tres brácteas de mayor tamaño que las de los verticilos anteriores. Las brácteas del cuarto verticilo cubre parcialmente a las dos semillas, estas brácteas son finas con un angosto margen compuesto por 2-5 células. Se encuentran dos semillas ovoides por cono ovulífero, lo cual están cubiertos por la envoltura de la semilla que es papilada con dos tipos de tricomas, en el ápice de la semilla se encuentra una protuberancia que corresponde al tubo micropilar. Esta descripción se encuentra desarrollada en el capítulo VI de estructuras reproductivas de la Formación La Cantera.

En algunos fósiles no es posible observar la diferencia entre los ciclos de verticilos, pero sí la presencia de brácteas dispuestas en forma imbricada. El número de brácteas de cada cono es variable dentro y entre especies y las brácteas pueden estar libres o fusionadas proximalmente en distinto grado. Una textura papilar se puede observar en la epidermis interna de las brácteas. Cada cono ovulado contiene dos FRUs (unidad reproductiva femenina) elípticos y, de sus ápices se proyecta un tubo micropilar largo y estrecho.

La forma de las semillas de *E. canterata* es similar a las semillas de *E. verticillata*, como así también el número de semillas por estróbilo (dos semillas), pero difieren en sus dimensiones; las semillas de *E. canterata* son mucho más grandes (2.9 x 3.6 mm) que las semillas de *E. verticillata* (0.8 x 1.8 mm).

La estructura anatómica de las semillas de *E. canterata*, como otras características preservadas en los estróbilos ovulíferos, es lo que permitió una mejor comparación con los estróbilos ovulíferos de las especies de *Ephedra* actuales. La envoltura externa de la semilla de *E. canterata* es papilada, a diferencia de la mayoría de las especies de *Ephedra* sudamericanas que presentan una superficie lisa (excepto por *E. multiflora* que presenta una superficie lamelada). El número de semillas por estróbilo es variable en las especies modernas, los estróbilos de *E. canterata* presentan dos semillas por cada estróbilo al igual que las especies actuales, excepto por dos especies que presentan tres semillas por estróbilo (*E. ochreatea* y *E. boelckeii*).

La forma de las semillas para las dos especies fósiles (*E. canterata* y *E. verticillata*) es predominantemente ovoide al igual que las semillas de las especies modernas de *E. boelckeii*, *E. frustillata*, *E. chilensis*, *E. multiflora* y *E. gracilis*.

El ápice acuminado de las semillas es compartido por las semillas de las dos especies fósiles con algunas de las especies actuales (*E. triandra*, *E. boelckeii*, *E. breana* y *E. gracilis*). Los estróbilos ovulíferos de *E. canterata* son pedunculados, esta característica es compartida por varias especies modernas con *E. triandra*, *E. frustillata*, *E. tweediana*, *E. chilensis* y *E. gracilis*. Las demás especies presentan estróbilos sésiles como las semillas de *E. verticillata*. En cuanto a las brácteas del último verticilo, estas no cubren por completo a las semillas en algunas especies, como *E. canterata* al igual que *E. tweediana*, *E. americana* y *E. multiflora*, en las demás especies las brácteas llegan a cubrir la longitud total de las semillas.

IV. 4. Conclusiones

Del análisis comparativo de las estructuras reproductivas de las especies actuales de

Ephedra de América del Sur, con la especie fósil *E. canterata* se concluyó que: los estróbilos ovulíferos de *E. canterata* son similares a los estróbilos de *E. gracilis*, ya que comparten más caracteres similares que con las demás especies (Cuadro 4).

Especies	Semillas				Conos ovulíferos	
	Superficie de la semilla	Número de semillas por cono	Forma	Ápice	Pedúnculo	Brácteas
<i>E. ochreatea</i>	Lisa	tres	elipsoidal	rombo	ausente	cubre a la semilla
<i>E. triandra</i>	Lisa	dos	elipsoidal	acuminado	presente	cubre a la semilla
<i>E. americana</i>	Lisa	dos	elipsoidal	rombo	ausente	no cubre a la semilla
<i>E. boelckei</i>	Lisa	tres	ovoide	acuminado	ausente	cubre a la semilla
<i>E. rupestris</i>	Lisa	dos	elipsoidal	rombo	ausente	cubre a la semilla
<i>E. frustillata</i>	Lisa	dos	ovoide	rombo	presente	cubre a la semilla
<i>E. chilensis</i>	Lisa	dos	ovoide	rombo	presente	cubre a la semilla
<i>E. tweediana</i>	Lisa	dos	elipsoidal	rombo	presente	no cubre a la semilla
<i>E. multiflora</i>	Lamelada	dos	ovoide	rombo	ausente	no cubre a la semilla
<i>E. breana</i>	Lisa	dos	elipsoidal	acuminado	ausente	cubre a la semilla
<i>E. gracilis</i>	Lisa	dos	ovoide	acuminado	presente	cubre a la semilla
<i>E. canterata</i>	Papilada	dos	ovoide	acuminado	presente	no cubre a la semilla
<i>E. verticillata</i>	–	dos	ovoide	acuminado	ausente	–

Cuadro 4. Comparación de los estróbilos ovulíferos de *E. canterata* con la especie fósil de *E. verticillata* y especies sudamericanas modernas

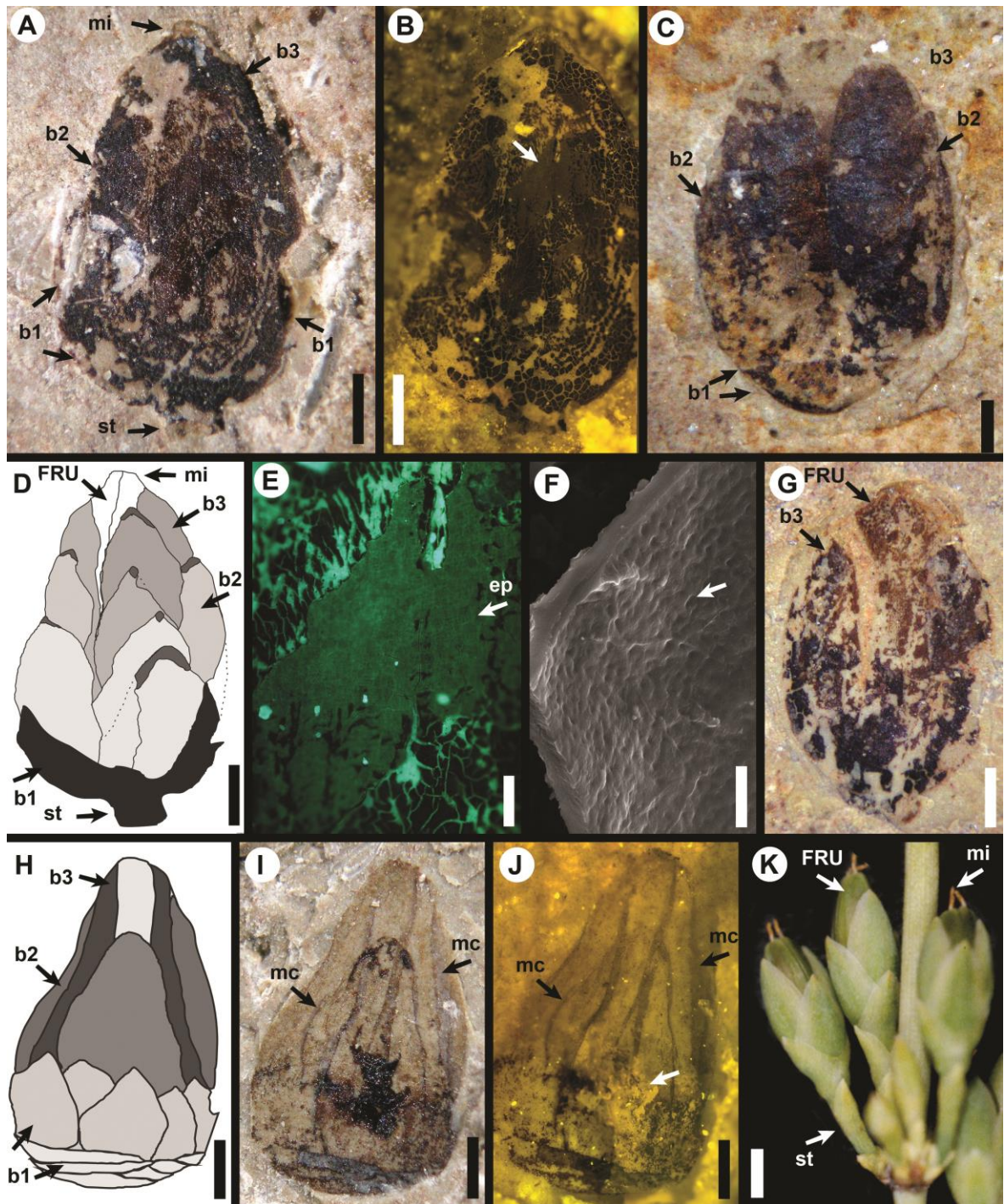


Figura 28. Estróbilos ovulíferos de *E. canterata* (A-J) comparadas con estróbilos de *E. vidris* (K). Señalando las brácteas (b) de los diferentes verticilos, el tubo micropilar (mi), células marginales de las brácteas (mc), células epidérmicas (ep), pedúnculo del cono (st), semillas o unidades reproductivas femeninas (FRU). E. Fotografía del microscopio de fluorescencia, mostrando las paredes anticlinales de las células hexagonales de la epidermis. F. Imagen del SEM mostrando la superficie de la cutícula interna papilada. Escala; A, B, C, G-J=500 μ m, E=200 μ m, F=5 μ m. Lámina tomada de Puebla *et al.*, 2017.

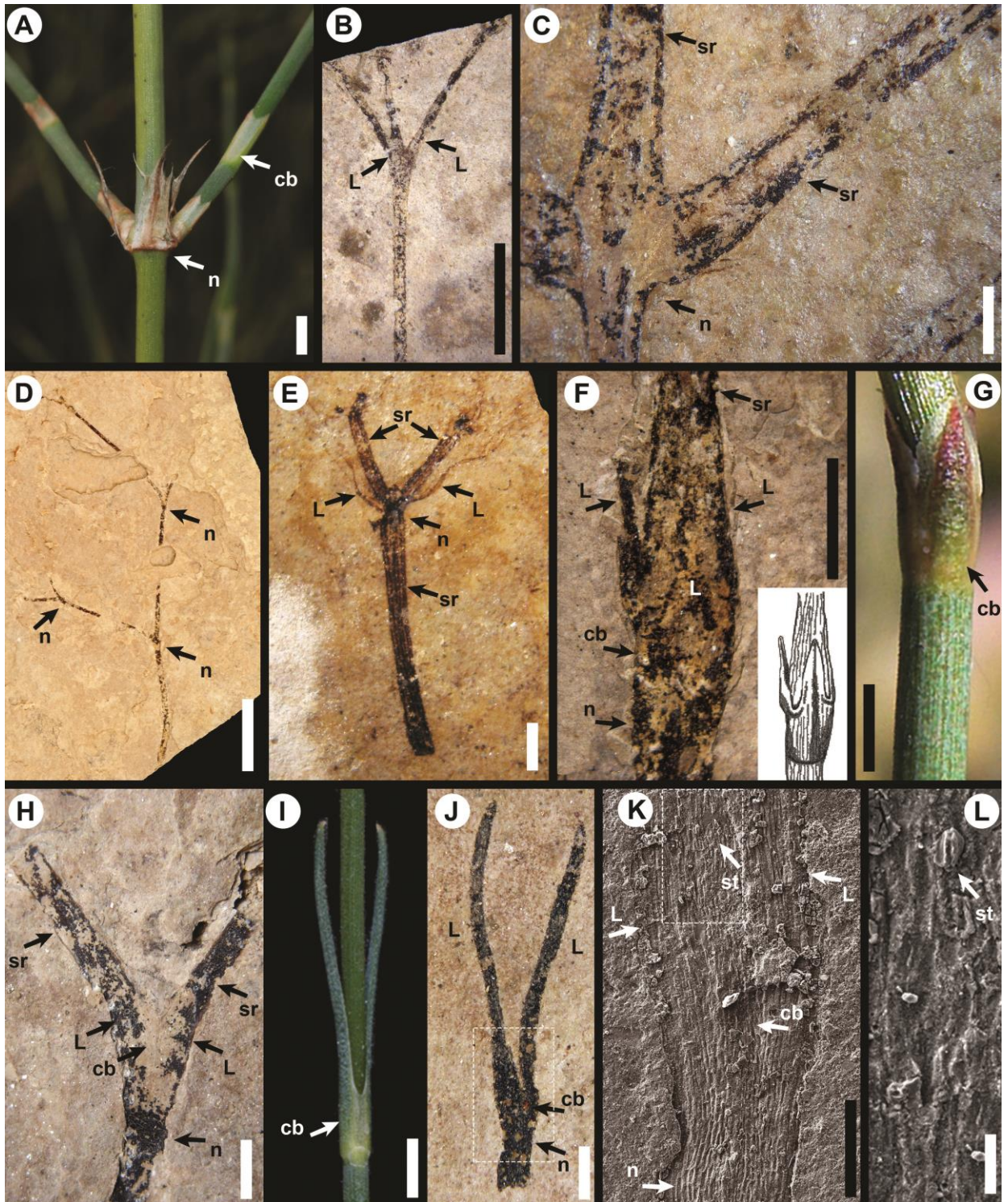


Figura 29. Ejes vegetativos asociados a los conos ovulíferos de *E. canterata* donde se señalan diferentes partes; la base connada de las hojas (**cb**), hojas (**L**), nodo (**n**), tallo (**sr**), estomas (**st**). (**B–F**), comparados con tallos de varias especies modernas, *E. boelckeii* (**A**), *E. triandra* (**G**), *E. aspera* (**I**). Escala; **A, E, F, H, I, J**= 1 mm, **B**=2 mm, **C, D**=2 cm, **K**=200 μ m, **I**=50 μ m. Tomado de Puebla *et al.*, 2017.

CAPÍTULO V:

GRANOS DE POLEN DE GNETALES

V. 1. Granos de Polen de Gnetales Actuales

V.1.2. Introducción

V.1.2.1. *Organización*

V.1.2.3. *Estratificación de la pared*

V.1.2.4. *Granos de Polen de Gimnospermas*

V.1.2.4.1. Forma y tamaño

V.1.3. Antecedentes

V.1.4. Descripciones Sistemáticas

V.1.5. Resultados

V.2. Granos de Polen de Gnetales Fósiles

V.2.1. Dimorfismo

V.2.3. Comparación de los granos de polen fósiles con los de Gnetales actuales

V.3. Conclusiones

V. 1. Granos de Polen de Gnetales Actuales

V.1.2. Introducción

La Palinología es una ciencia relativamente nueva que se centra en el estudio de los granos de polen y las esporas. El nombre Palinología fue utilizado por primera vez por Hyde y Williams (1944) quienes realizaron los primeros análisis de forma y medidas de los granos de polen. Esta ciencia permitió la identificación e interpretación de los componentes vegetales de floras antiguas, así como también determinar la distribución y las condiciones climáticas en las cuales crecieron. Esto es posible debido a que las paredes de los granos de polen y esporas están compuestas por una sustancia excepcional que es resistente a la acción destructiva de muchos ácidos corrosivos y sustancias alcalinas. Los granos de polen que se alojan debajo de las matas que forman los musgos y líquenes se preservan por un tiempo considerable, lo mismo que los granos que caen en el agua o sedimentos y permanecen bajo condiciones anaeróbicas, conservándose usualmente en muy buen estado (D'Ambrogio, 1986; Brown, 2008).

El grano de polen es una estructura reproductiva que representa al gametofito, la estructura productora de anterozoides o gametas masculinas. Posee una capa externa denominada exina que está compuesta de esporopolenina, posiblemente el compuesto orgánico de mayor resistencia que se conoce (Moglia y Daguerre, 2016).

El grano de polen maduro presenta una morfología bien definida que, por lo general, permite la identificación de la planta del cual procede. Sus caracteres morfológicos son distintivos y entre ellos están: tipo pared, aperturas, simetría y

polaridad, agregados polínicos, forma y tamaño, ornamentación (Brown, 2008; Blackmore y Knox, 2013).

V.1.2.1. Organización

Un grano de polen está constituido por dos partes: “la célula viva” y la “esporodermis” o pared externa. La célula tiene un periodo de vida corto y, en el polen fosilizado natural o artificialmente en el laboratorio mediante una técnica llamada acetólisis, se recupera solo la esporodermis. La función primaria de la pared del polen es la protección del protoplasma celular, mediante la impermeabilización y la resistencia a la degradación físico-química y biológica. La naturaleza de la misma proporciona multitud de caracteres importantes en filogenia y para su estudio hay que tener en cuenta su “estratificación” y su “ornamentación” (Hesse *et al.*, 2009, Blackmore y Knox, 2013).

V.1.2.3. Estratificación de la pared

La esporodermis está formada por varios estratos que difieren por sus caracteres químicos, morfológicos y ontogénicos. Consta fundamentalmente de dos capas muy diferenciadas, una interna que está en contacto con el protoplasma celular denominada “intina” y otra externa, rodeando a todo el conjunto, llamada “exina” (Maray *et al.*, 2002; Hesse *et al.*, 2009).

La exina es la capa más externa y más resistente de la pared del grano de polen. Su resistencia a la destrucción es una de las mayores del reino vegetal, ya que soporta la acción de los ácidos y bases concentradas, así como el calentamiento hasta 300° C, siendo únicamente alterada por algunos oxidantes y por ciertos microorganismos. Debido a ello, se han encontrado exinas prácticamente intactas en predecesores de los granos de polen actuales, como esporas de primitivos helechos briofitas, procedentes

de depósitos del Paleozoico (~ 470 Ma). Su componente químico fundamental es la esporopolenina, que se forma por la polimerización de carotenos y ésteres de carotenos oxidados en proporciones variables. Sin embargo, la exina es una capa que presenta una cierta elasticidad y plasticidad, permitiendo al grano de polen adaptarse a las condiciones ambientales (Maray *et al.*, 2002; Hesse *et al.*, 2009). La exina consta a su vez de dos capas: ectexina (externa) y endexina (interna). Ambas, se diferencian por su morfología, por su desarrollo y por su composición química.

La intina es la capa más interna de la pared del grano de polen. Sus componentes principales son celulosa, pectinas y glucoproteínas. No es resistente a los ácidos y se destruye fácilmente con la acetólisis. Puede considerarse equivalente a la pared de celulosa típica del resto de células vegetales (Maray *et al.*, 2002; Hesse *et al.*, 2009).

V.1.2.4. Granos de Polen de Gimnospermas

El grupo informal de gimnospermas está formado por las Cycadales, Ginkgoales, Gnetales y otras coníferas. La pared de los granos de polen de las gimnospermas difiere de las angiospermas en dos caracteres:

- 1- La endexina es siempre laminar en el estado maduro del polen
- 2- El infratectum nunca es columnado.

Para las cuatro clases de gimnospermas, los granos de polen se diferencian principalmente por sus aperturas. Un tectum se encuentra presente en todas las *Cycas*, en *Ginkgo* y en todas las Gnetales, pero no en todas las coníferas: en algunas taxas, el tectum está completamente ausente (Fig. 30.A) (Hesse *et al.*, 2009).

En Gnetales los elementos ultraestructurales de los granos de polen maduros presentan las mismas características para los tres géneros (Tekleva y Krassilov, 2008). Pero los granos de polen de los géneros *Ephedra* y *Welwitschia* presentan tamaño y forma similar, y tienen una exina que varía en grosor según donde se encuentre (plica o valle) (Rydin y Friis, 2005). En general, los granos de polen son elípticos y poliplicados con una amplia gama de variación en el tamaño del polen y en las plicas. La ornamentación del grano de polen en *Gnetum* es espinosa o espinulosa, mientras que en *Ephedra* y *Welwitschia* es poliplicado. El polen del *Welwitschia* es similar al *Ephedra*, pero los granos de *Weltwitschia* tienen un sulco (Fig. 34.C) (Rydin y Friis, 2005; Rydin *et al.*, 2006a).

La ectexina en Gnetales consiste en un tectum, que es homogéneo en cuanto a su textura, y un infratectum que es granular y no columnado. Estos elementos granulares se agrupan para formar aglomeraciones equivalentes a columellas (Fig. 30.) (Hesse, 1984; Zavada, 1984; Kurmann, 1992; El-Ghazaly y Rowley, 1997; Osborn, 2000; Tekleva y Krassilov, 2009). El tectum es grueso y solo disminuye hacia los surcos en *Ephedra*, en *Welwitschia* el tectum es delgado por bajo de la plica y aumenta en las laderas (borde de las plicas) (Fig. 30. A, B) (Tekleva y Krassilov, 2008).

La capa inferior es fina y por debajo de esta se encuentra la endexina que es laminar y es uniforme en todo el grano de polen para los tres géneros; esta descripción corresponde a la región de la plica del grano de polen (Tekleva y Krassilov, 2008; Bolinder *et al.*, 2015a). La exina entera es completamente descartada antes de la germinación del tubo polínico (El-Ghazaly *et al.*, 1998).

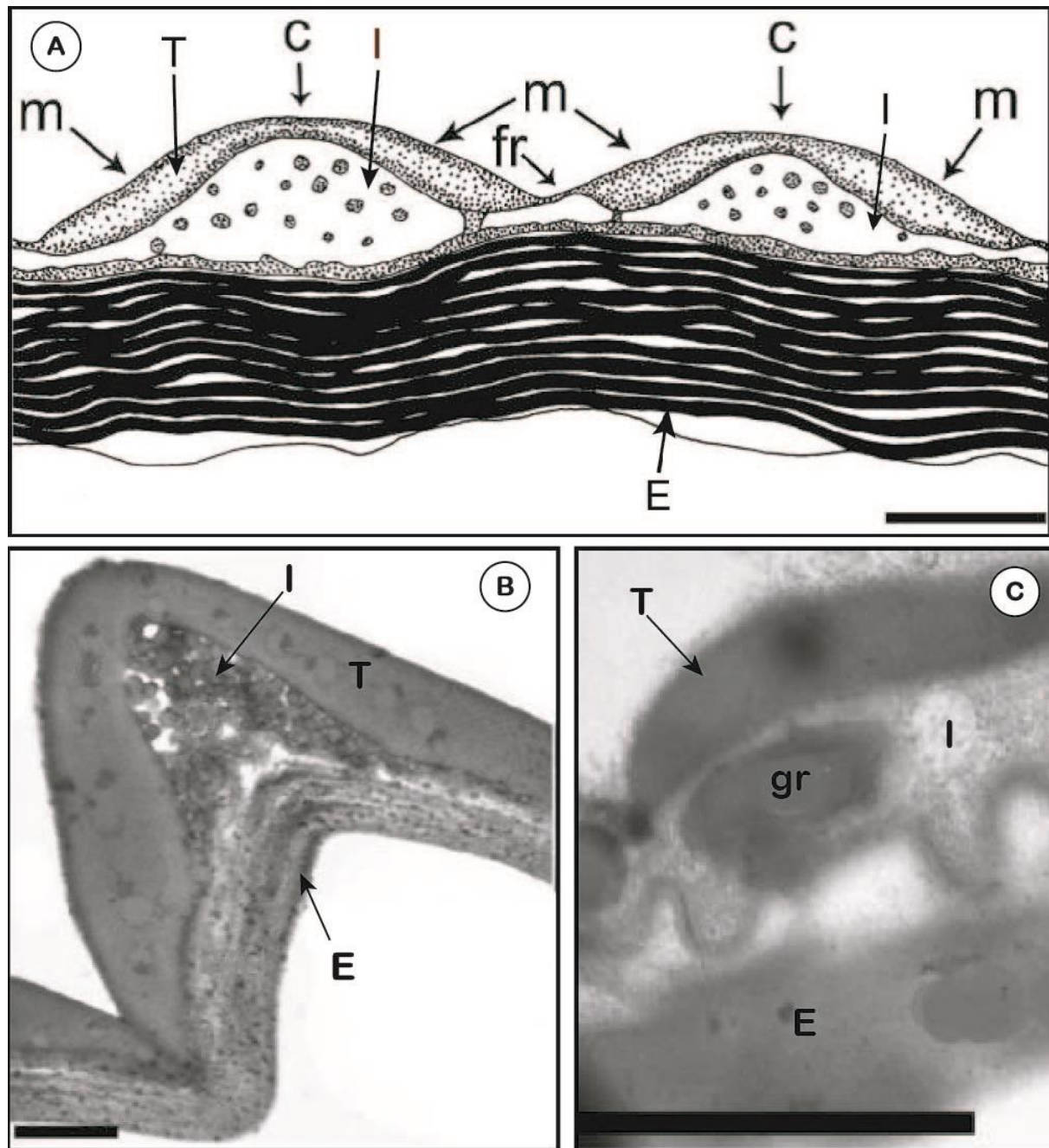


Figura 30. Estratificación de la pared del grano de polen de *Ephedra* sp. (A), *Welwitschia* sp. (B) y *Gnetum* sp. (C) en corte transversal. A. Esquema del granos de polen de *Ephedra* sp., endexina (E) laminar, por arriba se encuentra el infratectum (I) granular que se engrosa en la zona de las plicas (C) y en las laderas (m) al igual que el tectum (T) y ambos disminuyen en los surcos (fr). Modificado de Dores *et al.* (2014). B. Grano de polen de *W. mirabilis*, endexina laminar (E), infratectum (I) granular y tectum engrosado en la parte de la plica. C. Grano de polen de *Gnetum africanum*, detalle de los elementos granulares (gr) del infratectum, tectum engrosado en la parte apical de la espina. B, C: Modificado de Tekleva y Krassilov (2008). Escala: A=0,5 mm, B= 1mm, C=0,7 mm

V.1.2.4.1. Forma y tamaño

La forma en los granos de polen está directamente relacionada con el tipo de apertura, la polaridad y la simetría. Si el eje polar es más corto que el ecuatorial, el polen es “oblado”, si el eje polar es más largo que el ecuatorial, el polen es “prolado” (Fig. 31). La localización de las aperturas con respecto al contorno, suele ser un carácter filogenético importante. En gimnospermas, los granos de polen presentan también varios tipos de apertura, aunque en mucha menor proporción que en los otros grupos (Maray *et al.*, 2002; Hesse *et al.*, 2009).

El tamaño del grano de polen es considerado un carácter con valor taxonómico, ya que, en general, asumiendo las variaciones estadísticas, permanece constante dentro de una misma especie. Por otra parte, su heterogeneidad en un taxón concreto puede ser indicativo de un origen híbrido o de diferentes estados de madurez. Los granos de polen más pequeños oscilan desde los 5 μm a los 8 μm y los más grandes pueden superar los 300 μm como ocurre en algunas familias como Annonaceae o Pinaceae.

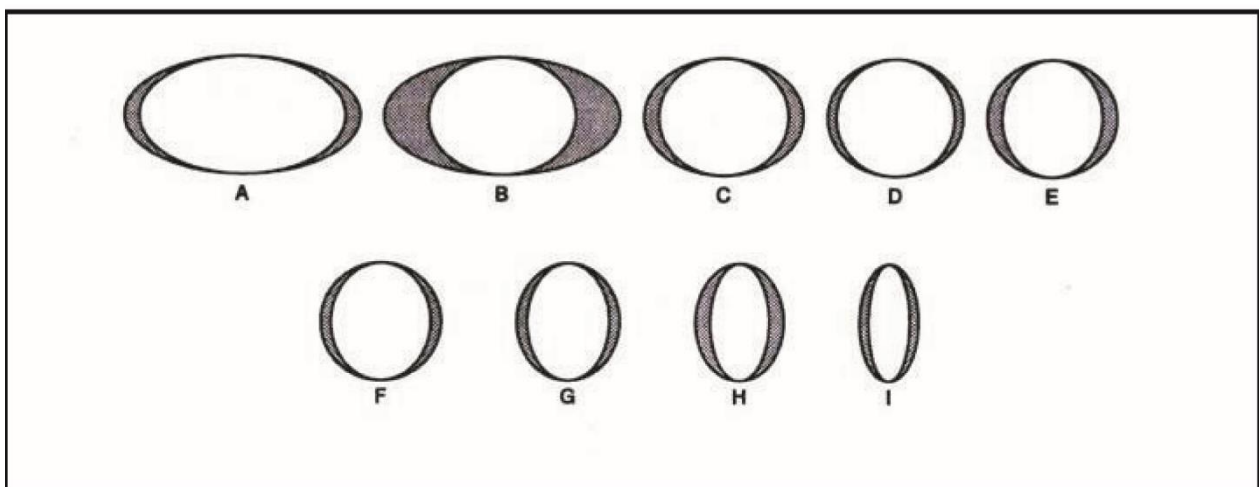


Figura 31. Tipos de formas (A=Per-oblado, B=Oblado, C=Sub-oblado, D=Oblado- esferoidal, E=Esferoidal, F=Prolado- esferoidal, G=Sub-prolado. H=Prolado, I=Perprolado).

TAMAÑO DEL POLEN	
En función de la longitud del eje más largo:	
< 10 μm	Muy pequeño
10 - 25 μm	Pequeño
25 - 50 μm	Mediano
50 - 100 μm	Grande
100 - 200 μm	Muy grande
> 200 μm	Gigante

Cuadro 4. Relaciones de las medidas con el tamaño del grano de polen (Punt *et al.*, 2007). En este caso el eje más largo es el ecuatorial según El-Ghazaly *et al.* (1998); Bolinder *et al.* (2015)

En general los granos de polen de *Gnetum* son de tamaño pequeño (longitud entre 11-19.5 μm) y ornamentación espinulosa. En *Welwitschia* el tamaño de los granos va desde mediano a grande según la longitud del eje ecuatorial (30-80 μm) (Tekleva y Krassilov, 2008). Los granos de polen de *Ephedra* son de forma elipsoidal, oblados, inaperturados y varían de 20 a 80 μm de longitud de su eje ecuatorial (mediano a grande) y de 16 a 50 μm de su eje polar (Cuadro 4). Presentan crestas longitudinales (plicas o costillas) que típicamente tienen una ornamentación psilada y se encuentran separadas por regiones deprimidas (valles o surcos), debido a la alteración de grosores de la exina. El número de plicas oscila entre 4 y 19 (Fig. 32) (Steeves y Barghoorn, 1959, Tekleva y Krassilov, 2008; Rydin *et al.*, 2006a).

Los caracteres para distinguir los granos de polen de las especies de *Ephedra* son: el número de plicas, las secciones transversales de las plicas, semicirculares o triangulares, y el tamaño (35–70 μm) de longitud del eje ecuatorial (Steeves y Barghoorn,

1959; El-Ghazaly *et al.*, 1998; Osborn, 2000; Ickert-Bond *et al.*, 2003; Bolinder *et al.*, 2015a).

La forma de dispersión de los granos de polen en *Ephedra* se encuentra poco estudiado (Bolinder *et al.*, 2015b). La condición de apertura en *Ephedra* no está clara y se ha descrito de forma variable como poliapertura (Steeves y Barghoorn, 1959) o como inapertura (Kurmann y Zavada, 1994; El-Ghazaly *et al.*, 1998; Ickert-Bond *et al.*, 2003).

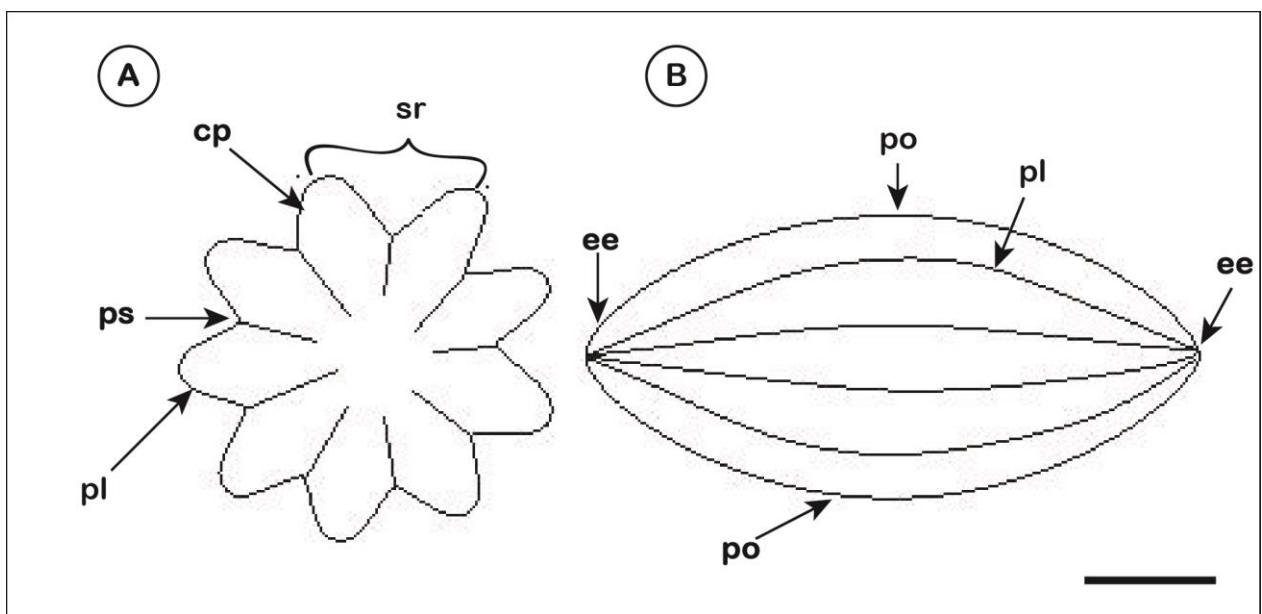


Figura 32. Descripción morfológica del grano de polen en *Ephedra*. **A.** Vista ecuatorial en donde se observan con claridad las plicas (**pl**) y sus crestas (**cp**), entre cada plicas se encuentran los valles o surcos (**sr**) y en el medio de estas depresiones están las estrías o pseudosulco (**ps**) que en algunas especies puede estar ramificado. **B.** Vista polar, los polos (**po**) se encuentra sobre el eje más corto, las plicas están dispuestas a lo largo del eje ecuatorial (**ee**), en las distintas especies de *Ephedra*, las plicas difiere si se fusionan no al llegar al extremo del eje ecuatorial. Escala=10 μ m.

V.1.2.4.2. Aperturas

Una apertura se define como la región especializada en donde la esporodermis es más delgada que el resto del grano y generalmente difiere en la ornamentación y/o en la estructura. Las aperturas se describen como simples si están presentes en una sola

capa de la pared o compuestas si afectan a más de una capa de la pared (Punt *et al.*, 2007; Hesse *et al.*, 2009).

Los granos de polen poseen básicamente tres tipos diferentes de aperturas simples:

1. alargadas (forma de surco) de polo a polo, dan origen a un polen “**colpado**”
2. redondas (forma de poro) dan origen a un polen “**porado**”
3. elongada latitudinal o formando anillos completos circundando a uno de los polos del grano (sulcos), dan origen a un polen “**sulcado**” (Fig. 33).

Las Gnetales presentan dos tipos de aperturas; en *Welwitschia* los granos de polen son monosulcados y en *Ephedra* y *Gnetum* son inaperturados (Tekleva y Krassilov, 2008).

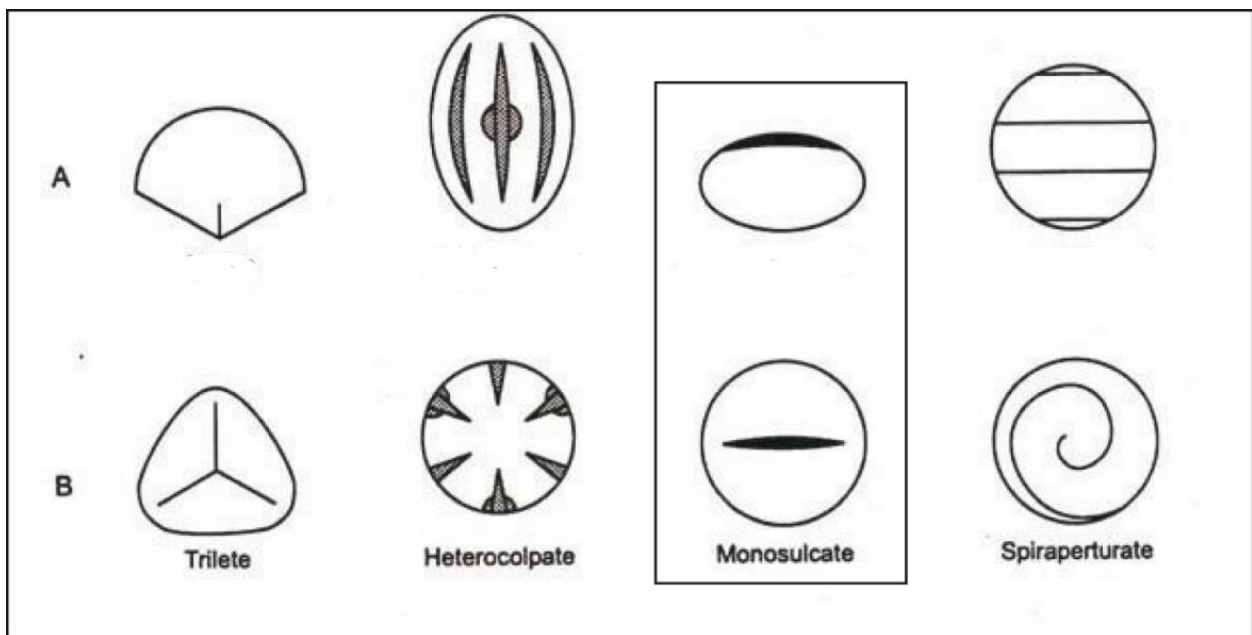


Figura 33. Tipos de aperturas. **A.** Vista ecuatorial. **B.** Vista polar. Los granos de polen de *Welwitschia* son monosulcados (remarcado por un rectángulo).

V.1.3. Antecedentes

El orden Gnetales comprende tres géneros distintos: *Gnetum*, *Welwitschia* y *Ephedra*. El polen de *Gnetum* es pequeño y espinoso, en *Ephedra* presenta estrías longitudinales y plicas, denominándose poliplicado y *Welwitschia* además de ser poliplicado, es monosulcado, presentando un sulco irregular (Balme, 1995) (Fig. 34).

Wodehouse (1935), fue el primero en describir el polen de *Ephedra* actual, donde reconoció diferencias básicas entre especies del género basado sobre el trabajo con *E. equisetina* y *E. foliata*. En la descripción de *E. equisetina*, afirma que el polen es caracterizado por tener “pocas crestas altas 5–8 con sus crestas como cuchillo y arqueado de punta a punta y serpenteando en el transcurso de toda su longitud”. Una descripción de *E. foliata* nota que “cuando las crestas (plicas) son más numerosas, 11 a 15, no son tan altas y las líneas en las ranuras (pseudosulcos) están ausentes o están representadas por una línea débil”. Estas descripciones de dos especies representan un poco de la gran variedad en las formas que caracterizan a los granos de polen del género. Aunque los granos son todos similares en cuanto a sus plicas, ellos se diferencian en el tamaño, la forma, el número de surcos y plicas y en la estructura de la exina (Wodehouse, 1935).

El primer estudio de detalle de granos de polen de *Ephedra* fue realizado por Steeves y Barghoorn (1959) con microscopía de luz transmitida. Ellos examinaron los granos de polen de 43 especies que representan las tres secciones, *Alatae*, *Asarca*, y *Ephedra* y todas las subsecciones del sistema de clasificación original de Stapf (1889). Steeves y Barghoorn (1959) observaron cuatro tipos distintos de polen, 'Tipos A–D', basados principalmente en el número y la estructura de las crestas (plicas) y la

escultura de los valles intermedios. El 'Tipo A' representa los granos de polen con una cresta escarpada, con números de cresta que van de 5 a 9, y ambos cordones ondulados y valles, con pseudosulcos que también se bifurcan o ramifican (Fig. 35. C y C). El 'Tipo B' tiene un mayor número de crestas que 'Tipo A', los valles son ondulantes, pero no se bifurcan (Fig. 35. A). El 'Tipo C' tiene crestas rectas, pero por otra parte los "Tipos B y C" están estrechamente relacionados (Cuadro 5).

El 'Tipo D' se considera como una forma distinta con crestas graduales y posee el mayor número de crestas (hasta 20) (Steeves y Barghoorn, 1959).

CARACTERÍSTICAS	TIPO A	TIPO B	TIPO C	TIPO D
Estructura de las plicas	Escarpada	Escarpadas	Rectas	Graduales
Números de plicas	5 a 9	< que Tipo A	< que Tipo A	hasta 20
Estructura de los pseudosulcos	se bifurcan y son ondulantes	no se bifurcan y son ondulantes	no se bifurcan y son ondulantes	

Cuadro 5. Clasificación de Steeves y Barghoorn (1959) de los granos de polen del género *Ephedra* según sus características morfológicas.

Zhang y Xi (1993) usaron los tipos de polen de Steeves y Barghoorn para clasificar 11 especies chinas de *Ephedra*. En la clasificación incluyeron un nuevo 'Tipo BC' con 10–13 costillas o plicas, líneas hialinas distintas o indistintas (pseudosulcos), pero sin ramificar, fusionando 'Tipo B' y 'Tipo D'.

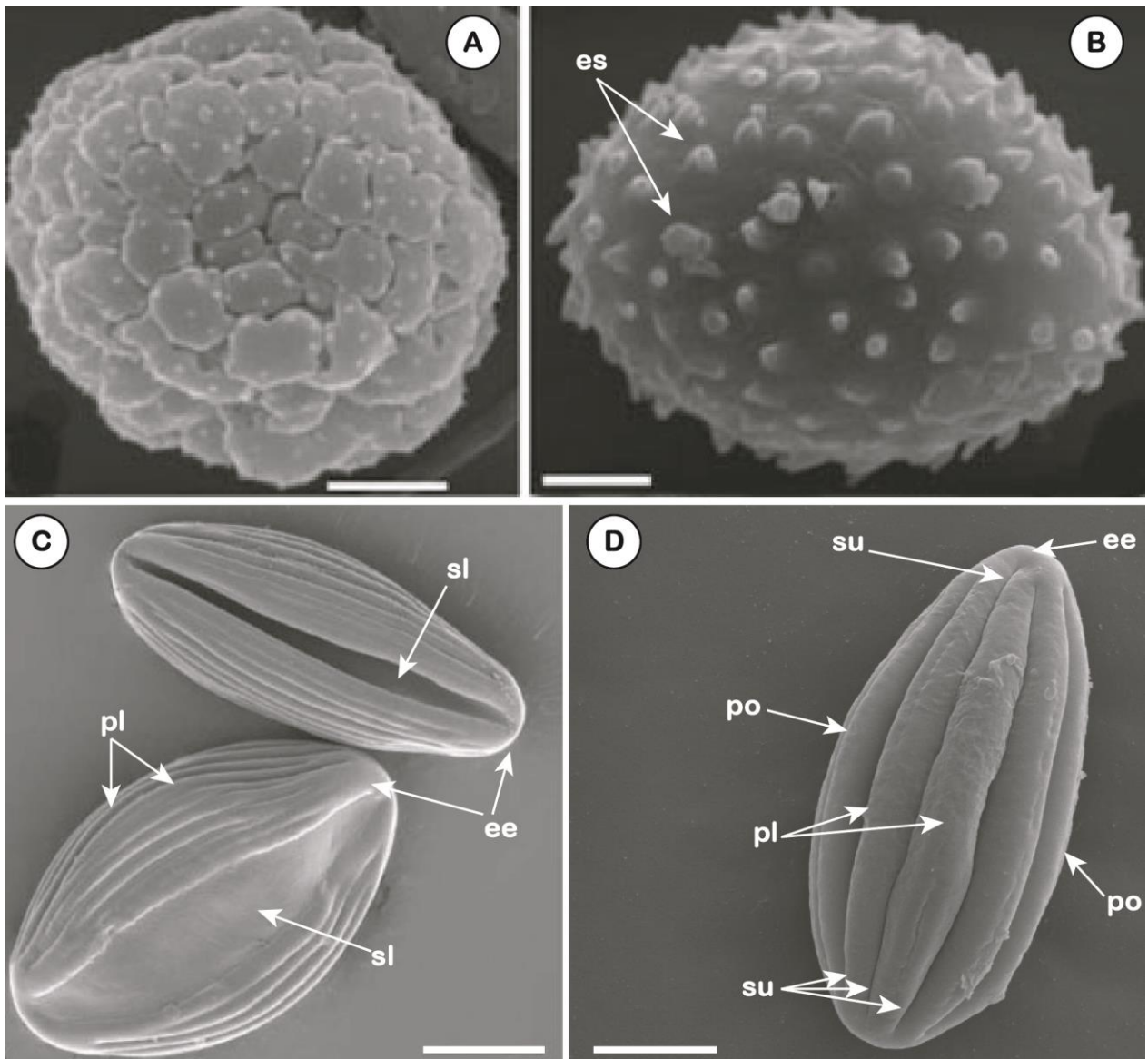


Figura 34. Granos de polen de Gnetales. **A.** Grano de polen de *Gnetum africanum* Welw. Con escultura espinosa (Modificado de Tekleva y Krassilov, 2008). **B.** grano de polen de *Gnetum macrostachyum* Hook. Con escultura espinosa, provista de varias espinas (**es**) (Modificado de Tekleva y Krassilov, 2008). **C.** Granos de polen de *Welwistchia mirabilis* cubiertos por plicas (**pl**) y con un sulco (**sl**) que se posiciona en la zona polar y alcanza casi la totalidad del largo del eje ecuatorial (**ee**) (Modificado de Rydin y Friis, 2005). **D.** Grano de polen de *Ephedra triandra*, provista de plicas (**pl**), en cada una de ellas se encuentran los surcos (**sr**).Escala: **A, B**=3 μm , **C**=15 μm , **D**=10 μm .

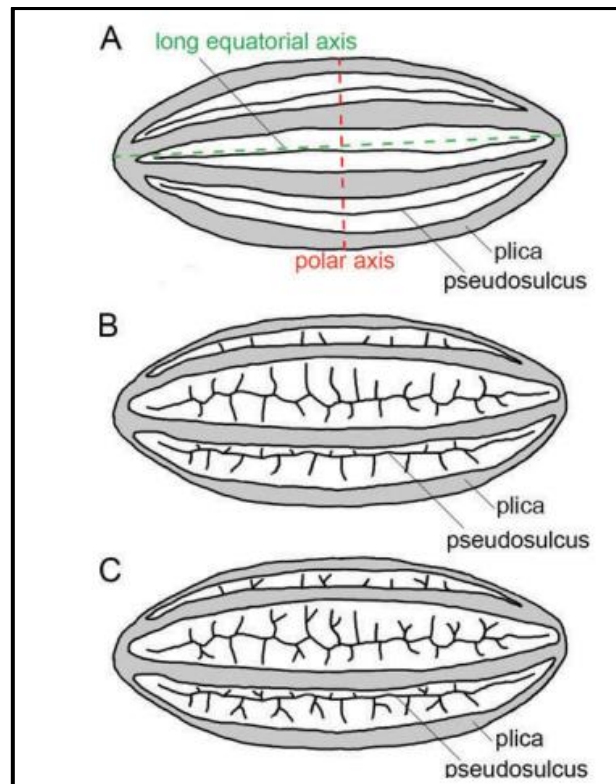


Figura 35. Dibujo esquemático de los diferentes tipos de ramificaciones (pseudosulco) en granos de polen de *Ephedra*. El eje ecuatorial es igual al eje más largo y el eje polar es igual al más corto. **A.** Polen con pseudosulco no ramificado; tipo ancestral. **B.** Polen con pseudosulco con ramificación de primer orden; tipo derivado. **C.** Polen con pseudosulco con ramificación de primer y segundo orden; tipo derivado. Tomado de Bolinder *et al.*, (2015).

V.1.4. Descripciones Sistemáticas

Los granos de polen descritos aquí pertenecen a todas las especies de *Ephedra* de América del Sur y algunas de América del Norte. Con respecto a los demás representantes de Gnetales (*Welwitschia* y *Gnetum*), no se pudieron obtener granos de polen debido al deterioro de los estróbilos polínicos de los herbarios. La descripción del material se realizó con el microscopio óptico y se reforzó con el Microscopio Electrónico de Barrido ubicado en las instalaciones de la UNSL (LABMEN), excepto en el caso de *E. rupestris*, que sus granos de polen se observaron solo con el Microscopio óptico (Ver en detalle en materiales y métodos en el Capítulo III). En numerosos granos de polen

de los preparados de las especies estudiadas, se observó un importante grado de torsión, producto de la desecación, propio de la herborización del material. Dicho proceso afecta de una manera importante a las estructuras morfológicas de los granos de polen, por lo que no se los tuvo en cuenta para su medición (como deformación del contorno, reducción del tamaño y superposición de las plicas). También se observaron en los preparados, algunas exuvias de la exina, lo que significa que estos granos de polen han germinado dejando la exina sin el contenido celular. El número de plicas es un valor estimado, debido a que la mayoría del conteo de las plicas, se realizó a los granos de polen en posición de vista polar (Fig. 32. B), por lo que se asume que presenta un número de plicas duplicado al que ha sido contado. Para las mediciones y las descripciones de los granos de polen se tomaron las imágenes que se obtuvieron del Microscopio Electrónico de Barrido.

Al final de las descripciones de las especies de América del Sur, se incluyeron descripciones de dos especies de América del Norte; *E. nevadensis* y *E. californica*, con la finalidad de compararlas con las especies sudamericanas y discutir los caracteres de los granos de polen y encontrar diferencias con los de América del Sur.

Con respecto a la especie endémica de Chile, *E. gracilis*, lamentablemente, no pudo describirse por no encontrarse estróbilos polínicos con granos de polen conservados, en el material obtenido de los distintos herbarios consultados.

V.1.4.1. Granos de polen de Especies de América del Sur

Subdivisión Gimnosperma Lindley, 1830.

Orden Gnetales Blume, 1835.

Familia Ephedraceae Dumort, 1829.

Género *Ephedra* L, 1753.

Especie tipo. *Ephedra distachya* Linneus, 1753

Ephedra ochreatea Miers, 1863

(Figura 36)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 37.4 μm (30–43 μm); longitud del eje polar: 20.10 μm (16–28 μm) (25 ejemplares medidos).

Números de plicas: 10 (8–12)

Ancho de plicas: 3.7 μm (2.5–5 μm)

Descripción: Grano de polen mediano poliplicado, contorno variado entre elipsoidal y oval, pero predominan los granos de polen elipsoidales. Las plicas son anchas y de sección transversal semicircular (forma de domo), con bordes ligeramente ondulados, que se afinan ligeramente hacia los extremos del eje ecuatorial.

Todas las plicas se fusionan en el extremo del eje ecuatorial dando un aspecto acuminado a esta terminación, sin embargo se observó que algunas plicas se fusionan de a dos antes de alcanzar el extremo de este eje. Los pseudosulcos no están ramificados.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie pertenece al grano de polen de “Tipo C”, que se caracterizan por presentar las crestas ligeramente rectas comparadas con los demás tipos y ausencia de ramificación en los pseudosulcos. Esta característica fue definida muy bien por Bolinder *et al.* (2015a) en su clasificación de los pseudosulcos en: no ramificados, ramificados de primer orden y ramificados del segundo orden. Los ejemplares aquí descriptos alcanzan una longitud del eje ecuatorial de 41 μm , un poco menor a los descriptos del “Tipo C” por Steeves y Barghoorn (1959) que registran un largo máximo de 51 μm .

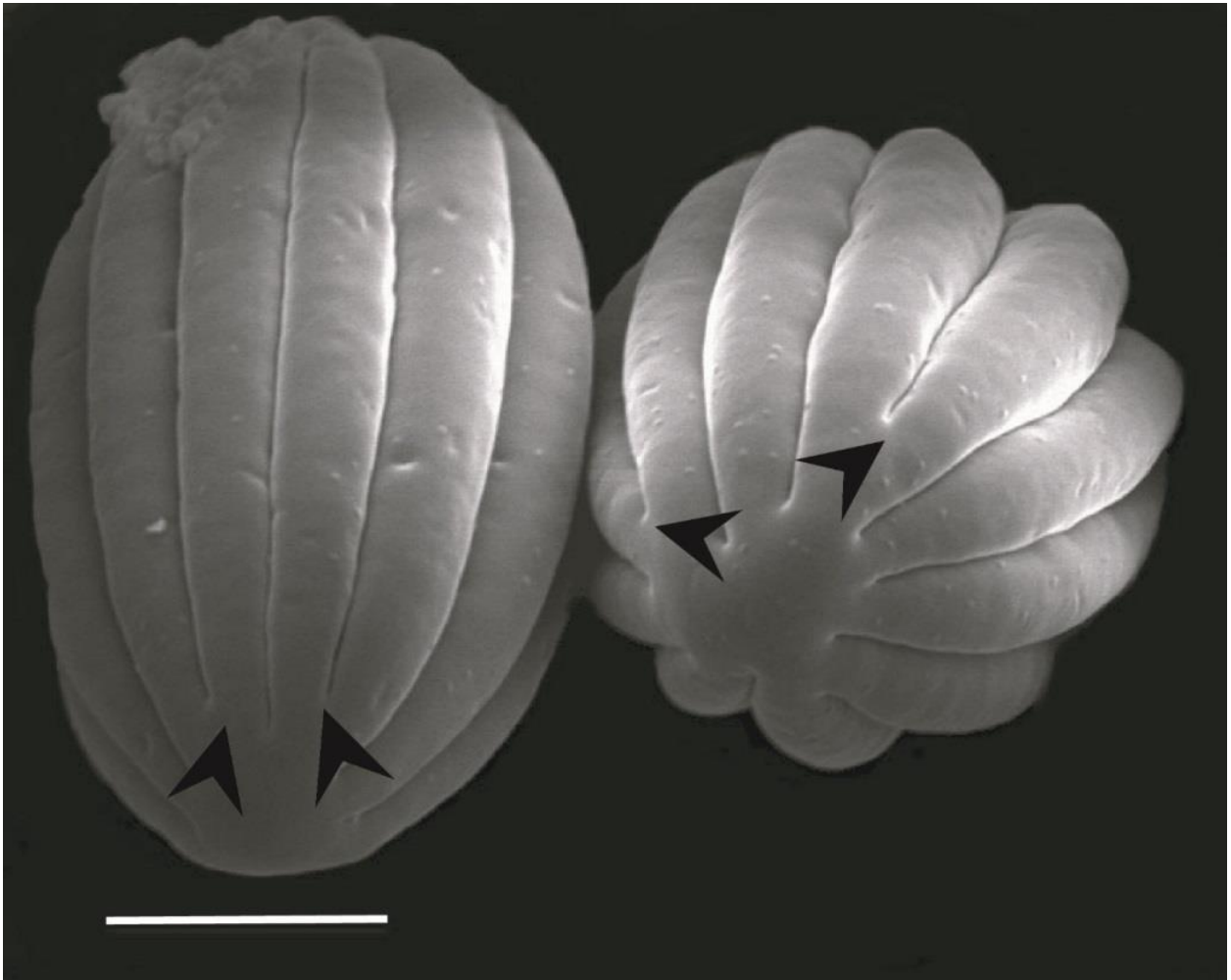


Figura 36. Imagen del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de los granos de polen de *E. ochreatea*, señalando con flechas negras la fusión de las plicas al llegar al extremo del eje ecuatorial, que en los casos señalados, se fusionan de a dos plicas. Escala=10 μm .

Ephedra triandra Tulasne, 1858

(Figura 37)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 33.5 μm (20–42 μm); longitud del eje polar: 24 μm (20–30 μm) (25 ejemplares medidos).

Números de plicas: 18 (14–22)

Ancho de las plicas: 3.7 μm (2.7–4.5 μm)

Descripción: Grano de polen poliplicado mediano, en esta especie predominan los granos de contorno oval, pero también se registraron algunos granos con contorno más elipsoidal.

En longitud su eje ecuatorial es notablemente menor, comparados con las demás especies. Las plicas son numerosas, de ancho variable dentro del mismo grano (de 2 a 3 μm) y de sección transversal semicircular (domo) y bordes ligeramente ondulados, disminuyen su espesor hacia el extremo del eje ecuatorial. Algunas plicas se fusionan de a dos y tres a gran distancia del extremo del eje ecuatorial y dan lugar a una nueva plica que alcanza el eje. Los pseudosulcos no están ramificados.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie pertenece al grano de polen de "Tipo D", que se caracteriza por presentar el contorno de grano más ovalado que elipsoidal. Lo que le confiere una forma redondeada y presenta un tamaño menor que los demás tipos. En este grupo también se encuentran granos de polen que presentan un mayor número de plicas.

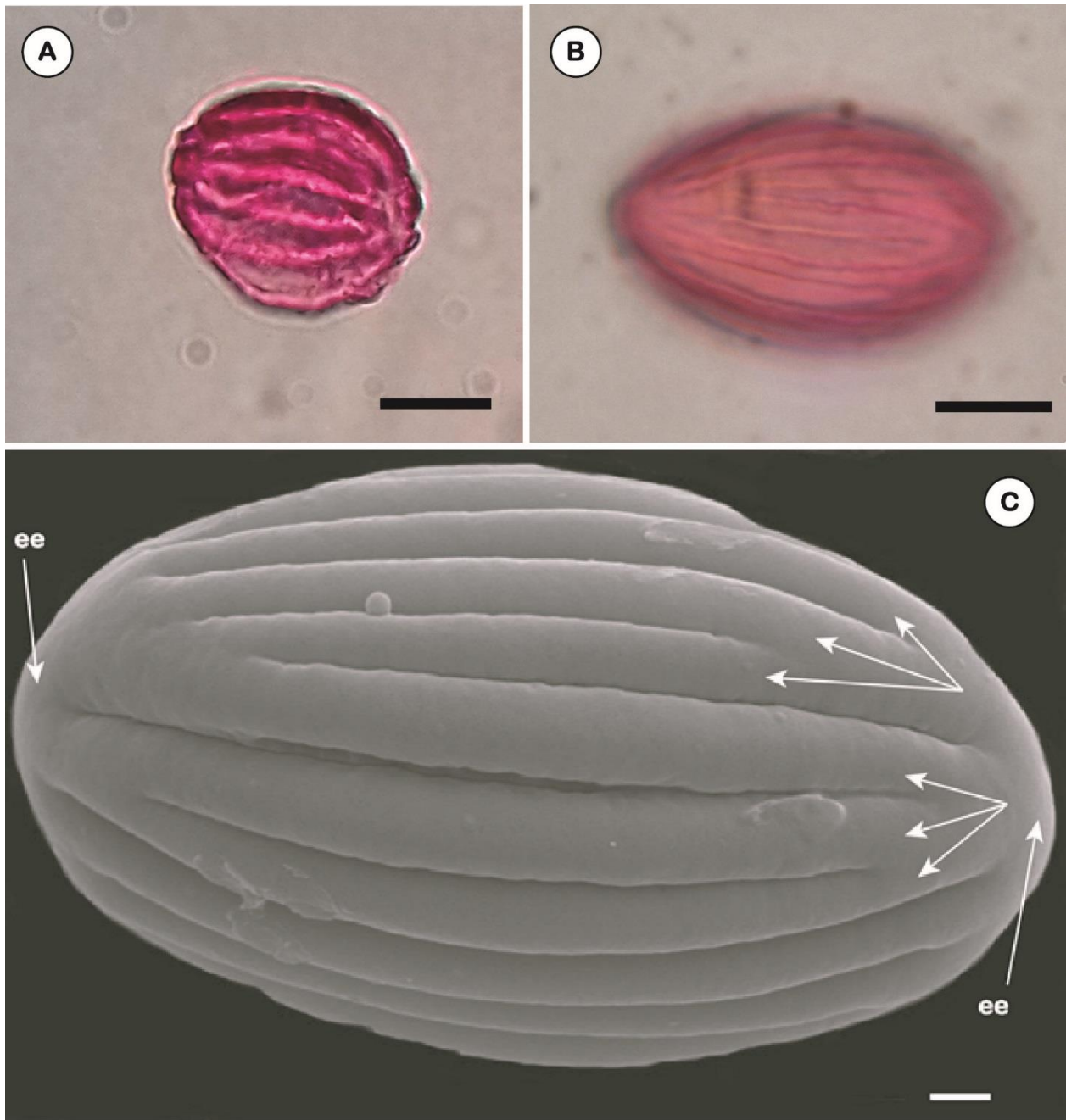


Figura 37. Granos de polen de *E. triandra* **A–B.** Imágenes del microscopio óptico. **A** En esta imagen se aprecia el ancho de las plicas. **B.** Se observan las ondulaciones de los bordes de las plicas, principalmente en la zona central del grano de polen. **C.** Imagen del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) señalando con flechas la fusión de las plicas al llegar al extremo del eje ecuatorial (ee), que en los casos señalados, se fusionan de a tres plicas. Escala: **A**, **B**=10 μ m, **C**=2 μ m.

Ephedra americana Humboldt, 1805

(Figura 38)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 34.90 μm (31–46 μm); longitud del eje polar: 21 μm (19–25 μm) (25 ejemplares medidos)

Números de plicas: 12 (8–14)

Ancho de plicas: 4.10 μm (3-5.6 μm) y casi 3 μm de alto

Descripción: Grano de polen poliplicado mediano, la mayoría de los granos registrados presentó un contorno de tipo elipsoidal. Plicas de sección transversal triangular y más altas (aprox. 3 μm) que en las otras especies anteriormente descritas (*E. ocheata*, *E. triandra*); con bordes levemente ondulados y se fusionan muy cerca del extremo de eje ecuatorial dando lugar a una terminación muy acuminada. Los pseudosulcos no están ramificados.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie pertenece al grano de polen de “**Tipo C**”, que está caracterizado por presentar plicas rectas, más altas que en otras especies y ausencia de ramificación en los pseudosulcos.

Ephedra boelcke Roig, 1984

(Figura 39)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 44.70 μm (46.8–41 μm); longitud del eje polar: 17.5 μm (15.4–20.20 μm) (20 ejemplares medidos).

Numero de plicas: 14 (12-16).

Ancho de las plicas: 2.70 μm (2–4.9 μm)

Descripción: Polen poliplicado mediano, la mayoría presenta contornos elipsoidales.

Plicas de ancho constante y de sección transversal ligeramente triangular y bordes ligeramente ondulados. Algunas plicas se fusionan de a dos a $\frac{3}{4}$ del extremo del eje dando lugar a una sola plica que alcanza el extremo del eje ecuatorial, las otras se fusionan en el extremo del eje formando un área pequeña de aspecto romo. Los pseudosulcos no están ramificados.

Comentarios: En la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959) no se encuentra contemplada esta especie. Pero analizando las características que utilizan estos autores, se considera que esta especie corresponde al “Tipo B”, por la presencia de las plicas con bordes levemente onduladas. Los granos de “Tipo A” corresponden a aquellos con un número de plicas menor a nueve, los granos de polen de esta especie presentan números de plicas que están fuera de este rango, en el “Tipo C” y “D”, los granos de polen se agrupan en base a la estructura de las plicas; rectas y graduales respectivamente.

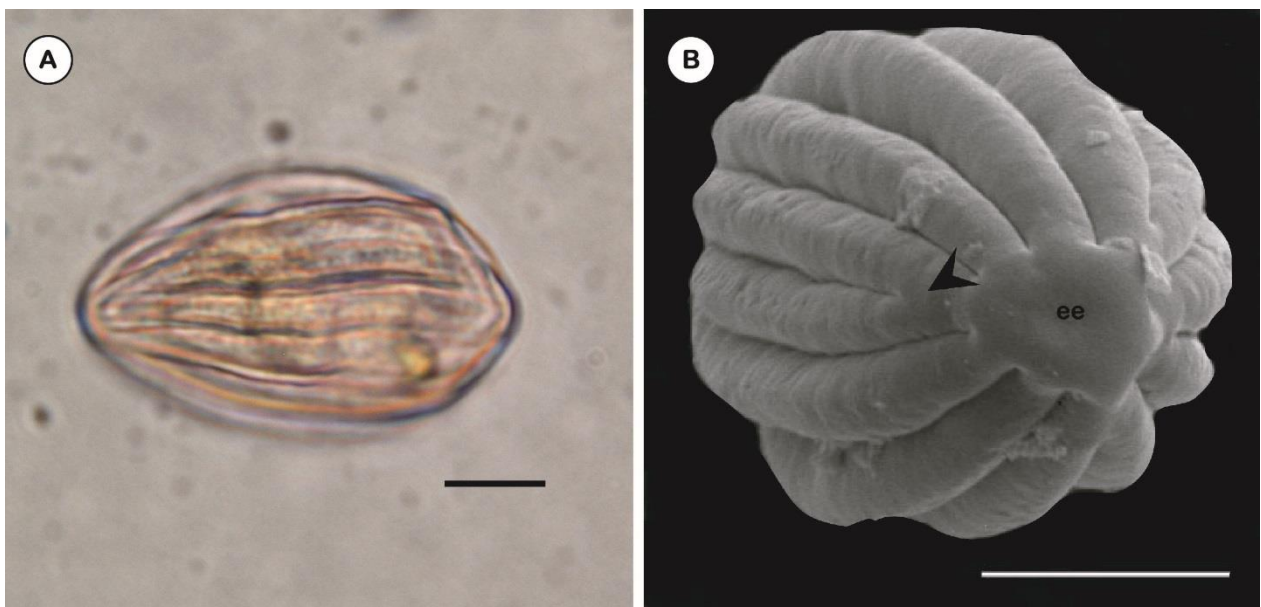


Figura 38. Grano de polen de *E. americana*. **A.** Imagen del microscopio óptico, donde se visualizan el borde de las plicas levemente onduladas. **B.** Imagen del MEB señalando la fusión de las plicas al llegar al extremo del eje ecuatorial (**ee**) de aspecto romo. Escala=10 μ m.

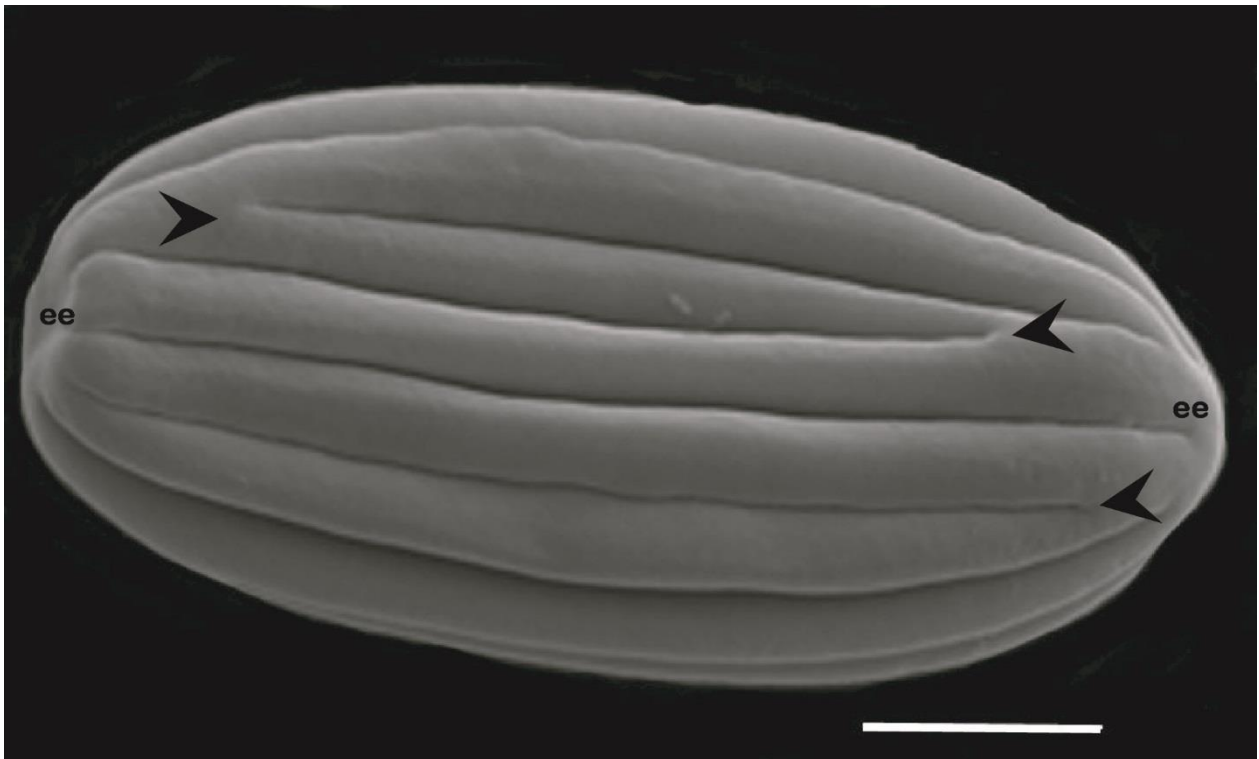


Figura 39. Imagen del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) un grano de polen de *E. boelckeii*, señalando con flechas la fusión de las plicas de a dos, a $\frac{3}{4}$ del extremo del eje ecuatorial (ee) de aspecto romo. Escala=10 μm .

Ephedra rupestris Bentham, 1846

(Figura 40)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 28.6 μm (21.5–37 μm); longitud del eje polar: 22 μm (18.5–25.5 μm) (20 ejemplares medidos).

Número de plicas: 17 (14–22).

Ancho de plicas: 2 μm (1–2.8 μm aproximadamente).

Descripción: Grano de polen poliplicado pequeño, en esta especie predomina el contorno oval por sobre el elipsoidal, dando al grano un aspecto más redondeado. Plicas angostas de sección transversal semicircular y bordes ondulados, que se observan con claridad en la zona central del grano de polen. Se fusionan en el extremo

del eje ecuatorial formando un pequeño engrosamiento redondeado. Algunas plicas se fusionan de a dos antes de llegar al extremo. Los pseudosulcos no están ramificados.

Observaciones: Esta especie fue solo estudiada y descrita con el Microscopio óptico.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie pertenece al grano de polen de "Tipo D", ya que junto con *E. breana* y *E. triandra* presenta un contorno predominantemente oval sobre el elipsoidal que las otras especies presentan. Esta forma es debido a que su longitud del eje ecuatorial no varía mucho ($< 10 \mu\text{m}$) que la longitud del eje polar. También el número de plicas para las especies de este tipo, son numerosas comparadas a las demás especies (> 16).



Figura 40. Granos de polen de *E. rupestris*. **A, B.** Imágenes del microscopio óptico, donde se visualizan con claridad el borde de las plicas levemente onduladas en la zona central del grano de polen, las flechas indican los extremos del eje ecuatorial, la presencia de pequeños engrosamientos. Escala=10 μm .

Ephedra frustillata Miers, 1863

(Figura 41)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 38 μm (28–45.9 μm); longitud del eje polar: 19.5 μm (17.5–22 μm) (30 ejemplares medidos).

Número de plicas: 13 (10–14)

Ancho de plicas: 3 μm (2–4 μm)

Descripción: Grano de polen poliplicado mediano, contorno variado entre elipsoidal y oval. Pero predominan los granos con contorno elipsoidal. Las plicas son anchas sobre todo en la zona central del grano, de sección semicircular y bordes ligeramente ondulados. Las plicas se fusionan muy cerca del extremo del eje ecuatorial dejando solo una pequeña área lisa. Los pseudosulcos no están ramificados.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie pertenece al grano de polen de “Tipo C”, en donde se caracterizan por presentar las crestas ligeramente rectas comparadas con los demás tipos y ausencia de ramificación en los pseudosulcos. Pero a diferencia de los demás granos de este tipo, esta especie (*E. frustillata*) presenta mayor tamaño.

En el mismo trabajo Steeves y Barghoorn registraron granos de polen de *E. frustillata* con dimensiones de hasta 60 μm de longitud del eje ecuatorial y 36 μm de longitud del eje polar, como así también indicaron la forma irregular de los pseudosulcos, caracteres que en los granos recuperados para la presente tesis no se pudieron observar.

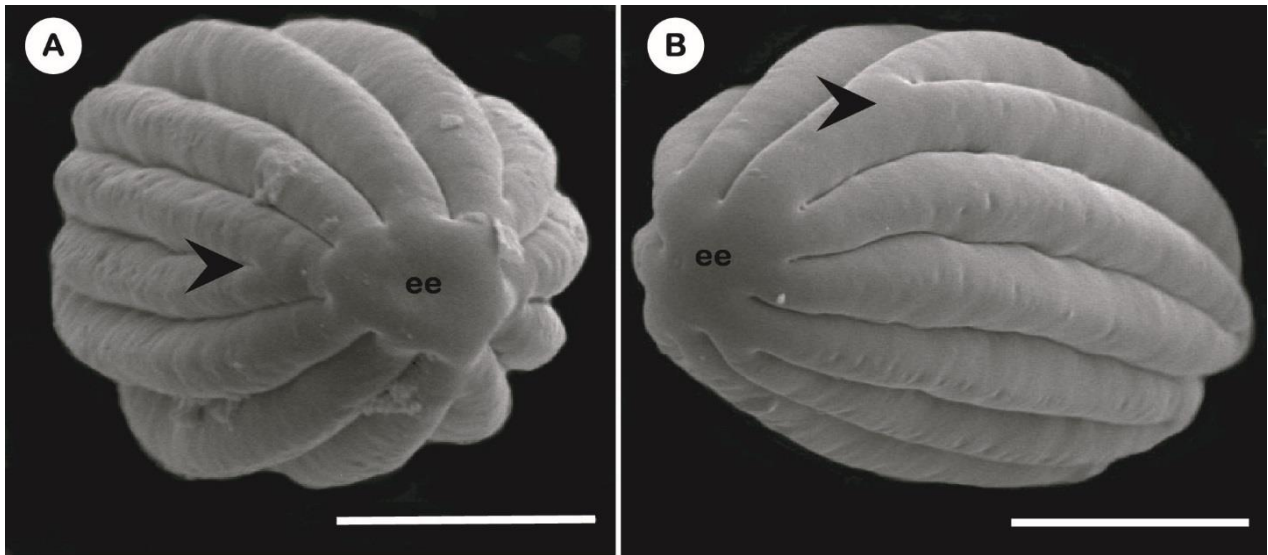


Figura 41. Granos de polen de *E. frustillata*. **A, B.** Imagen del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB señalando con flechas la fusión de las plicas al llegar al extremo del eje ecuatorial (**ee**) de aspecto acuminado, que en los casos señalados, se fusionan de a dos plicas. Escala=10 μm .

Ephedra chilensis Presl, 1845

(Figura 45)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 49.7 μm (40–56.6 μm); longitud del eje polar: 19.3 μm (15.4–22.4 μm) (30 ejemplares medidos)

Números de plicas: 12 (10–16)

Ancho de las plicas: 4.3 μm (2.6–6.4 μm)

Descripción: Grano de polen poliplicado mediano a grande, contorno elipsoidal. La mayoría de estos granos de polen presentan un eje ecuatorial de gran longitud comparados con las demás especies descritas. Las plicas son anchas especialmente en la parte central del grano y se afinan hacia los extremos, de sección transversal triangular y bordes ondulados. Se fusionan en el extremo del eje ecuatorial dando lugar a un área pequeña acuminada. Los pseudosulcos no están ramificados.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie

pertenece al grano de polen de “Tipo B” y se caracterizan por presentar plicas de bordes ondulados y con pseudosulcos no ramificados.

Ephedra tweediana Fisch y Mey emend. Hunziker, 1949

(Figura 45)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 47.40 μm (43.9–52.2 μm); longitud del eje polar: 20 μm (16.4–23 μm) (30 ejemplares medidos)

Números de plicas: 14 (10–16)

Ancho de las plicas: 4 μm (2.8–5.20 μm)

Descripción: Grano de polen poliplicado mediano. Plicas de tamaño uniforme a lo largo del eje ecuatorial, sección transversal triangular y bordes levemente ondulados, se observan con mayor claridad en la zona central de los granos de polen. En la zona de los extremos del eje ecuatorial las plicas se fusionan antes de llegar al extremo formando un área circular de aspecto acuminado. Los pseudosulcos no están ramificados.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie pertenecería a los granos de polen de “Tipo B” que se caracterizan por presentar plicas con bordes ondulados, y pseudosulcos no ramificados.

Ephedra multiflora Philippe ex Stapf, 1889

(Figura 42)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 59 μm (57.6–63.6 μm); longitud del eje polar: 23.30 μm (20–26.7 μm) (25 ejemplares medidos)

Números de plicas: 14 (12–16)

Ancho de plicas: 3.4 μm (2–4.6 μm)

Descripción: Grano de polen poliplicado mediano. Las plicas son de ancho irregular (no todas presentan el mismo ancho), de sección transversal triangular y bordes ondulados, pudiéndose ver con más facilidad esto en la zona central del grano. Algunas plicas se fusionan antes de alcanzar el extremo del eje ecuatorial de a dos y otras alcanzan prácticamente el extremo de este eje dando un aspecto acuminado. Los pseudosulcos no están ramificados.

Observaciones: Entre los preparados para esta tesis se han encontrado varios granos germinados, donde su contenido celular estaba emergiendo desde la zona ecuatorial. En esta zona (zona de pseudosulcos) la pared del grano es más fina que en la parte de las plicas. Este adelgazamiento de la pared en esta parte estaría implicado en el rol de la germinación.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie pertenece al grano de polen de “Tipo B” y se caracterizan por presentar plicas de bordes ondulados.

Ephedra breana Philippe, 1885

(Figura 42)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 37.5 μm (36–39 μm); longitud del eje polar: 21.4 μm (17–29 μm) (25 ejemplares medidos).

Números de plicas: 14 (12–18)

Ancho de plicas: 4.10 μm (3.5–5 μm)

Descripción: Grano de polen poliplicado mediano, de contorno oval. Las plicas son de ancho irregular (no todas presentan el mismo ancho), de sección transversal semicircular y bordes levemente ondulados, pudiéndose ver con más facilidad esto en

la zona central del grano, las crestas de las plicas son onduladas. En las crestas de las plicas se observan pequeñas estrías que van a lo largo del eje ecuatorial, dándole un aspecto ondulada a las crestas. Algunas plicas se fusionan antes de alcanzar el extremo del eje ecuatorial de a dos y otras alcanzan prácticamente el extremo de este eje dando al extremo de este eje una terminación levemente acuminada. Los pseudosulcos no están ramificados.

Observaciones: En algunos granos de polen deshidratados de algunos preparados, se pueden observar con claridad las ondulaciones de la cresta de las plicas.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie pertenece al grano de polen de "Tipo D" y se caracterizan por su contorno de tipo oval y su longitud ecuatorial no supera los 40 μm , lo que hace que este tipo de grano de polen sea más pequeño que los demás tipos descritos por Steeves y Barghoorn (1959).

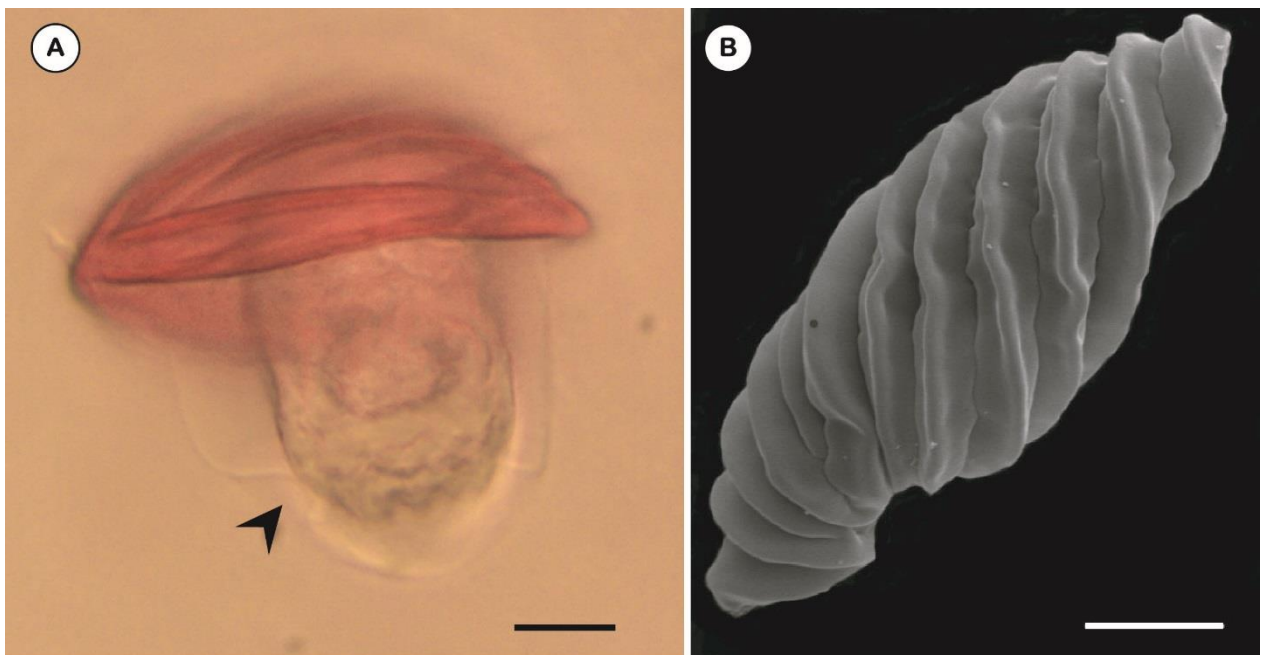


Figura 42. Granos de polen de *E. multiflora*. **A.** Imágenes del microscopio óptico, grano de polen probablemente germinado (flecha), con el contenido celular emergiendo de la zona polar. **B.** Imagen del Microscopio Electrónico de Barrido, grano de polen con su contorno deformado, producto de la germinación (exuvia de la exina). Escala=10 μm

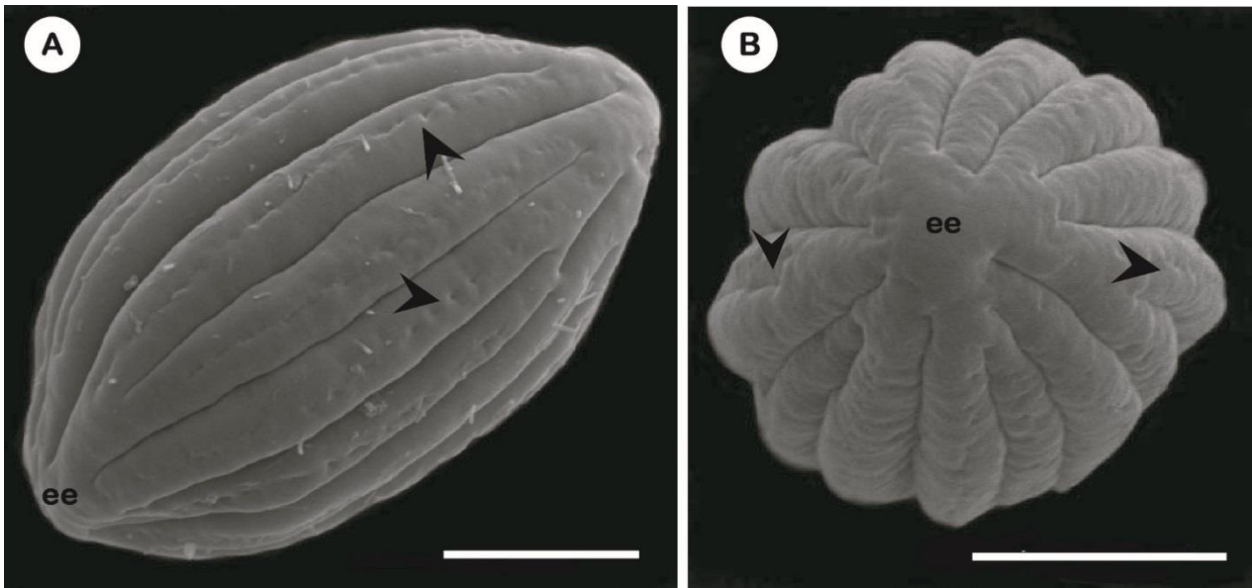


Figura 43. Imágenes del Microscopio Electrónico de Barrido de los granos de polen de *E. breana*. **A.** Vista polar del grano de polen donde se observan los extremos ecuatoriales (**ee**) de aspecto acuminado, con flecha se señalan las pequeñas estrías o cicatrices que se encuentran en las crestas de las plicas. **B.** Vista ecuatorial, donde se observan con claridad el número de plicas, como su sección transversal semicircular, con flechas se señalan las estrías en la crestas de las plicas, lo que le confiere una aspecto rugoso a las mismas. Escala=10 µm.

V.1.4.2. Granos de polen de Especies de América del Norte

Ephedra californica Watson, 1940

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 45 µm (41–51 µm); longitud del eje polar: 25 µm (20–35 µm) (15 ejemplares medidos)

Números de plicas: 8 (6–12)

Ancho de las plicas: 5.5 µm (4–6 µm)

Descripción: Grano de polen poliplicado mediano a grande. La característica más notoria en esa especie es el borde muy ondulado de las plicas que se hace más visible en la zona central del grano. En el extremo del eje ecuatorial se puede observar una

terminación acuminada, debido a la disposición de las plicas en esa zona. Los pseudosulcos no están ramificados.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie pertenece al grano de polen de “Tipo B” y se caracterizan por presentar plicas de bordes ondulados y pseudosulcos no ramificados. En los especímenes estudiados para esta tesis se pudieron visualizar con claridad los bordes de las plicas ondulados, característicos de este tipo de grano. Esta especie es una de las pocas especies norteamericanas con pseudosulcos sin ramificar.

Ephedra nevadensis Watson, 1879

(Figura 44)

Dimensiones: longitud del eje ecuatorial: 60 μm (58–65 μm); longitud del eje polar: 24 μm (20–38 μm) (15 ejemplares medidos)

Número de plicas: 8 (6-10)

Ancho de plicas: 5 μm (3.7–6 μm)

Descripción: Grano de polen poliplicado grande de aspecto robusto, de grandes dimensiones comparados con los granos de polen de las otras especies, estudiadas aquí.

Como característica principal, presenta pseudosulcos ramificados de segundo orden (Fig. 35).

Las plicas se encuentran bien separadas unas de otras y sus bordes son notoriamente escarpados, debido a la presencia de estos pseudosulcos muy ramificados, formando amplios valles entre las plicas.

Comentarios: Según la clasificación de Steeves y Barghoorn (1959), esta especie pertenece al grano de polen de “Tipo B” y se caracterizan por presentar plicas con bordes ondulados.

Recientemente, Bolinder *et al.*, (2015a), describieron los granos de polen de esta especie y observaron que por la presencia de los pseudosulcos muy ramificados debería considerarse a esta especie como correspondientes al “Tipo A”.



Figura 44. Granos de polen de *E. nevadensis*. Imagen del microscopio óptico, donde se señalan con las flechas la zona de los surcos, más anchos que las especies sudamericanas, debido a la presencia de los pseudosulcos ramificados. Escala=10 μ m.

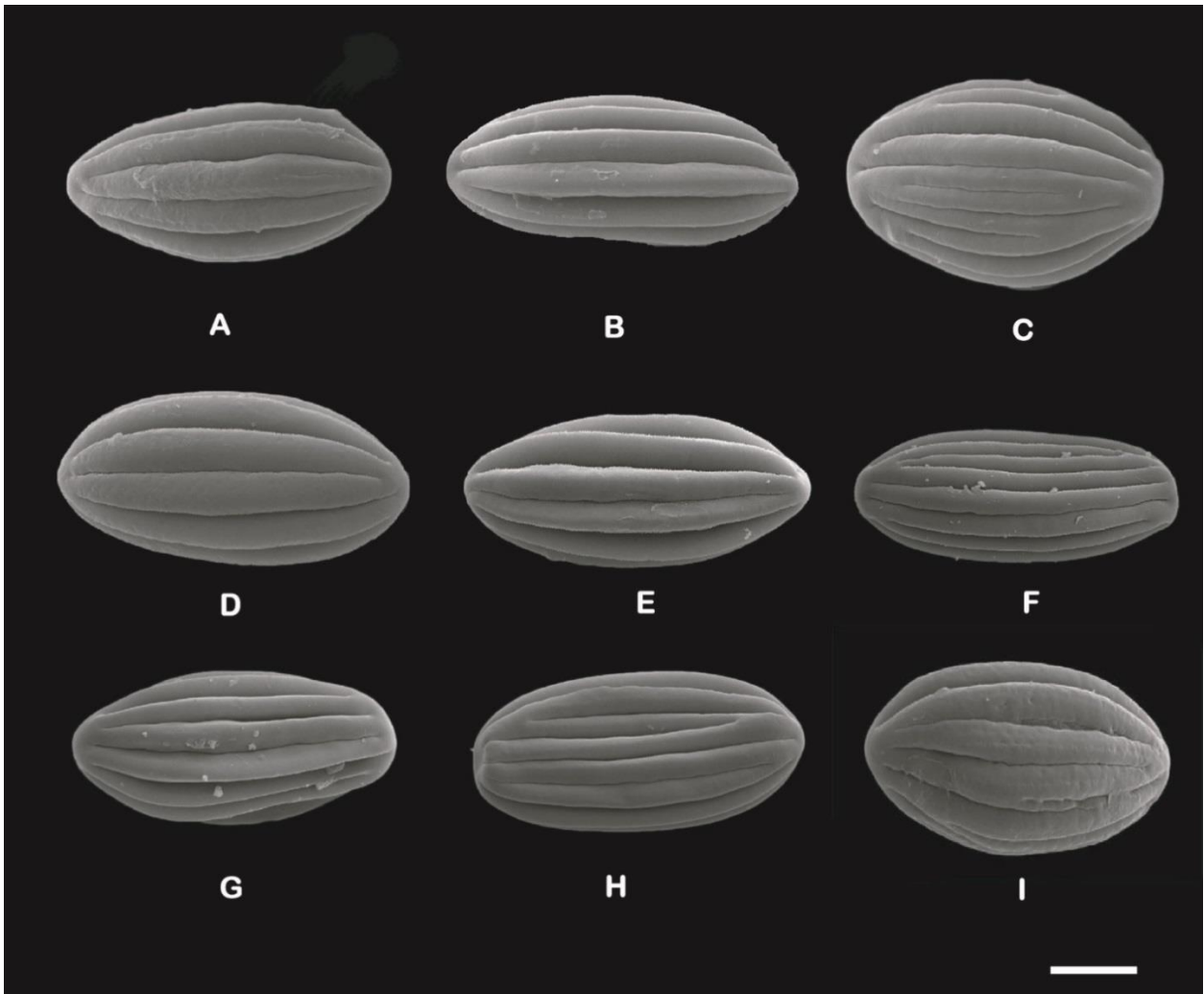


Figura 45. Granos de polen en vista polar de nueve especies sudamericanas de *Ephedra*. **A.** *E. americana*. **B.** *E. chilensis*. **C.** *E. triandra*. **D.** *E. ochreata*. **E.** *E. frustillata*. **F.** *E. multiflora*. **G.** *E. tweediana*. **H.** *E. boelckeii*. **I.** *E. breana*. Escala = 10 μ m.

	Forma del grano de polen	Plicas			
		sección transversal	bordes	crestas	extremo ecuatorial
<i>E. ochreatea</i>	elipsoidal	semicircular	ligeramente ondulados	lisas	acuminado
<i>E. triandra</i>	oval	semicircular	ligeramente ondulados	lisas	rombo
<i>E. americana</i>	elipsoidal	triangular	ligeramente ondulados	lisas	acuminado
<i>E. boelckei</i>	elipsoidal	triangular	ligeramente ondulados	lisas	rombo
<i>E. rupestris</i>	oval	semicircular	ligeramente ondulados	lisas	acuminado
<i>E. frustillata</i>	elipsoidal	semicircular	ligeramente ondulados	lisas	acuminado
<i>E. chilensis</i>	elipsoidal	triangular	ligeramente ondulados	lisas	acuminado
<i>E. tweediana</i>	elipsoidal	triangular	ligeramente ondulados	lisas	acuminado
<i>E. multiflora</i>	elipsoidal	triangular	ligeramente ondulados	lisas	acuminado
<i>E. breana</i>	oval	semicircular	ligeramente ondulados	ondulada s	acuminado

Cuadro 5: Comparaciones de las principales características cualitativas de los granos de polen de las especies sudamericanas.

V.1.5. Resultados

La descripción de los granos de polen se basó principalmente en el trabajo de Steeves y Barghoorn (1959), haciendo uso de su clasificación de los tipos de granos en Tipo A, B, C y D. Para la *E. boelckeii* se ubicó en esta tesis en el Tipo B. Esto fue debido a que esta especie no se había contemplado inicialmente en el trabajo de Steeves y Barghoorn (1959). Entre los parámetros que se tomaron para analizar los granos de polen de las especies de *Ephedra*, se encontraron algunas diferencias taxativas entre ellas como; el número de plicas, la forma del grano de polen y la morfología de las plicas en los extremos del eje ecuatorial del grano (fusiones o no de las plicas, terminaciones de los extremos del eje ecuatorial; romo o acuminado) (Cuadro 5). Lo que se sugiere que las características de los granos de polen son bastantes conservadoras en cada especie.

Los granos de polen de *E. triandra*, *E. breana* y *E. rupestris* poseen una relación en el largo de los ejes (ecuatorial y polar) muy similar (equiaxo), resultando de contorno ovalados en relación con las demás especies que presentan un contorno elipsoidal. Los granos de polen de estas tres especies presentan una plicas con sección transversal semicircular, si bien no es una característica que se encuentran en estas especies mencionadas arriba, es compartida con *E. ochreatea* pero esta especie presenta contorno elipsoidal. Precisamente, Steeves y Barghoorn (1959), ubican las especies *E. triandra*, *E. breana* y *E. rupestris* en el Tipo D de su clasificación, en donde además de compartir el contorno oval, comparten el número de plicas, que para las especies de este tipo son numerosas (hasta 22 plicas) que las demás especies (menor que 16 plicas). En particular, *E. breana* presenta plicas con crestas con pequeñas cicatrices o

estrías lo que pueden corresponder a ondulaciones, lo que le confiere a esta especie una morfología muy diferente a los granos de polen de las demás especies. Los granos de polen de esta especie presentan también hasta tres plicas fusionadas antes de llegar al extremo del eje ecuatorial, mientras que los demás granos de las otras especies, solo se encuentran involucradas dos plicas en el caso que se fusionen.

Los granos de polen de *E. triandra* y *E. boelckeii* son similares en cuanto a los extremos de los ejes ecuatoriales, que son de aspecto romo a diferencia de los granos de polen de las demás especies estudiadas que presentan los extremos de los ejes ecuatoriales acuminados.

Los granos de polen de la mayoría de las especies norteamericanas tienen en la zona del surco, el pseudosulco (estría) ramificado, descritos por Bolinder *et al* (2015a). En los granos de polen de *E. nevadensis* se pudieron observar los pseudosulcos. En los granos de polen de la especie norteamericana de *E. californica*, no se observan pseudosulcos ramificados.

V.2. Granos de Polen de Gnetales Fósiles

El registro palinológico fósil de las Gnetales es mucho más extenso que la evidencia que hay de megafósiles (Osborn *et al.*, 1993). Uno de las primeras menciones de polen poliplicado disperso proviene de sedimentos del Pérmico que datan de más de 250 Ma., pero su afinidad a Gnetales no pudo ser confirmada (Trevisan, 1980; Osborn *et al.*, 1993; Wang, 2004; Rydin *et al.*, 2006).

Las similitudes más prominentes entre estos granos de polen poliplicados fósiles y los de los géneros actuales *Ephedra* y *Welwitschia* son: sus formas elípticas y

superficies ornamentadas con plicas separadas por surcos. Se han descrito varios géneros fósiles, que difieren entre sí por características tales como el número de plicas, la orientación de las plicas (longitudinales o formando espiral alrededor del eje ecuatorial), la morfología general de los extremos del eje ecuatorial de los granos de polen (es decir, más redondeados, engrosados o acuminado, etc.), (Fig. 46 y 48). Los granos poliplicados que aparecen en el registro fósil fueron asignados al género *Ephedripites* por Bolkhovitina (1953), pero este género no fue considerado válido por no estar debidamente ilustrado su especie tipo. Posteriormente, Pocock (1964) concluyó que el género fósil *Equisetosporites* (Daugherty) debería usarse para las formas polínicas con caracteres de Ephedraceae por tener prioridad. Sin embargo, Balme (1995) basado en estudios de ultraestructura llevados a cabo por Zavada (1984) sugiere retener al género fósil *Ephedripites*, ya que el uso de *Equisetosporites* puede confundir sobre la afinidad botánica de los granos de polen, pero remarcando que sin un detallado estudio de ultraestructura la asignación botánica no sería muy confiable.

En conclusión varios autores (Balme, 1995; Ramírez-Arriaga *et al.*, 2005) han propuesto retener la utilización del género *Ephedripites* como una categoría general para la asignación del polen poliplicado, teniendo un gran parecido con los granos de polen de Gnetales actuales.

Entre las Gnetales, la historia de la distribución de los granos de polen con afinidad a Welwitschiaceae en el registro fósil, ha sido compleja debido a que aparecen con diferentes denominaciones. Muchos de los registros de granos de polen anteriores que se han informado como afín a *Welwitschia*, ahora han sido revisados y se han incluido en *Welwitschia*, *Ephedra* o incluso en otros grupos de plantas como helechos (Lima y Oliveira-Babinski, 1991). Los granos de polen afines a *Welwitschia* han sido

reportados desde el Cretácico Temprano de Austria, Hungría, Canadá y Brasil (Müller, 1966; Hengreen y Chlonova, 1981, Osborn *et al.*, 1993).

El estudio de la abundancia y distribución de los granos de polen de este grupo, es de suma importancia, ya que permite inferir las probables radiaciones del grupo en diferentes períodos de tiempo. Los granos poliplicados son comunes en el registro fósil y se conocen desde el Pérmico (Wilson, 1962), pero la posición sistemática del polen pre-Cretácico es más incierta. Algunos de los granos de polen del Pérmico, como *Vittatina*, son conocidos por ser producidos por plantas de semillas extintas (Peltaspermales), mientras que otros son de origen desconocido (Meyen, 1987). En el Triásico se vuelven más comunes (Traverse, 1988), disminuyen nuevamente en el Jurásico y se expanden rápidamente tanto en diversidad como en abundancia en el Cretácico Temprano, simultáneamente con la radiación de las angiospermas (Crane y Lidgard, 1989; Osborn *et al.*, 1993; Crane, 1996). Sin embargo, hacia la última parte del Cretácico, la abundancia de polen de tipo poliplicado parece haber disminuido sustancialmente (Crane y Lidgard, 1989). Los análisis moleculares implican que el clado con las especies actuales data del Oligoceno Temprano (Ickert-Bond *et al.*, 2009; Rydin *et al.*, 2010).

En la Formación de La Cantera, se recuperó una gran diversidad de granos poliplicados dispersos, con características morfológicas similares a *Ephedra*. Estos granos fueron estudiados por Prámparo (1989) y su morfología sintetizada en Puebla *et al.* (2017). No se recuperaron hasta ahora granos de polen *in situ* en los estróbilos masculinos. Sin embargo, la gran abundancia y diversidad de este tipo de granos asociados en los mismos estratos con los restos de *Ephedra* fósiles, da cuenta de la importancia de este grupo en el Cretácico Temprano de la Cuenca de San Luis. Algunos

granos recuperados en la Formación La Cantera presentan además de la típica ornamentación poliplicada, un sulco desarrollado a lo largo del eje ecuatorial lo que los hace más afines a *Welwitschia*.

Los granos poliplicados recuperados en la Formación La Cantera se los puede agrupar en los siguientes géneros fósiles: *Ephedripites*, *Gnetaceaepollenites*, *Steevesipollenites* y *Jugella*.

V.2.1. Géneros fósiles de granos de polen poliplicados presentes en la Formación La Cantera

Jugella Mtchedlishvili y Shakhmudes, 1973

(Figura 47 f)

Granos de polen con una abertura proximal (sulco). La abertura es longitudinal, igual o similar al largo del eje ecuatorial, de mayor o menor apertura dependiendo del grado de deshidratación. La membrana de este sulco es lisa o granular. La exina fina, dos o tres capas. La ornamentación es finamente plicada. En la Formación La Cantera se recuperó varios especímenes con sulco como el ilustrado en la Fig. 47 f. de 45 a 50 μm de longitud del eje ecuatorial.

Gnetaceaepollenites Thiergart, 1937

(Figura 47, a y d).

Granos de polen de forma elipsoidal, fusiforme. Las plicas recorren todo el eje ecuatorial. De Lima (1980) incluye en el género *Gnetaceaepollenites* a todos los granos

de polen tipo *Ephedra* con costillas (plicas) que no se fusionan en sus extremos. En la Formación La Cantera se recuperaron especímenes con las características de este género en general de gran tamaño (entre 50 y 70 μm de longitud del eje ecuatorial) y con gruesas plicas con cierta torsión alrededor del eje ecuatorial (entre 3 a 7 μm de ancho) asignados en su mayoría a *G. barghoorni* (Pocock) de Lima 1980 (Fig. 47. a).

Por otra parte también se identificaron en la palinoflora de la Cuenca de San Luis, exuvias de exinas dispersas suavemente retorcidas, probablemente pertenecientes a granos geminados idénticos a los ilustrados por Rydin et al. (2004) recuperados en semillas maceradas de *Ephedra portugallica* del Cretácico de Buarcos (Portugal)

Steevesipollenites Stover, 1964

(Figura 47, b y c)

Grano de polen elipsoidal a fusiformes, acolpados, con pocas a numerosas plicas alternadas con surcos angostos. Exina con dos capas, con los extremos del eje ecuatorial modificados conspicuamente formando un engrosamiento semicircular. Las plicas se fusionan antes de llegar al extremo del eje ecuatorial, y forman una especie de casquete liso, semicircular en los extremos, de diferentes dimensiones. En la Formación La Cantera se recuperaron numerosos granos con estas características, entre ellos los asignados a *S. pygmeus* Azema y Boltenhagen, 1974, que reúne granos de pequeñas dimensiones, con el eje ecuatorial que alcanza solamente 25 μm (Fig.47. b) y otros de mayor tamaño (38 a 50 μm eje ecuatorial)

Ephedripites Bolkhovitina, 1953 ex Potonié, 1958

(Figura 47, g y h)

Granos de polen de contorno elipsoidal, terminaciones estrechas en los extremos, de ocho a veinte costillas o plicas longitudinales, a veces con cierta torsión solo en el eje ecuatorial. Este género fósil reúne a todos aquellos granos poliplicados de la Formación La Cantera cuyas plicas se fusionan en los extremos del eje ecuatorial pero sin formar engrosamientos.

Las plicas pueden fusionarse de dos o tres antes de alcanzar al extremo del eje ecuatorial (Fig. 47. h), o presentarse con cierta torsión, pero siempre fusionadas en los extremos (Fig. 47. g)

Recientemente, Bolinder *et al.* (2015a) publicó los resultados de un estudio comparativo sobre la morfología del polen de *Ephedra* y discutió sus implicancias evolutivas. Estos autores reconocieron dos formas distintas de granos de polen de *Ephedra* en el registro fósil: un tipo ancestral con pseudosulco sin ramificar, y un tipo derivado con pseudosulco ramificado. Todos los tipos de polen con afinidad a *Ephedra* recuperados de la Formación La Cantera poseen pseudosulco sin ramificar, de manera que se consideran de tipo ancestral.

Los datos que se obtienen del estudio de los granos de polen fósil se han utilizado frecuentemente para reconstruir paleofloras y para inferir paleoclimas. El polen de *Ephedra* o de plantas afín a Gnetales, es considerado buen indicador de un paleoclima árido (Hoorn *et al.*, 2012)

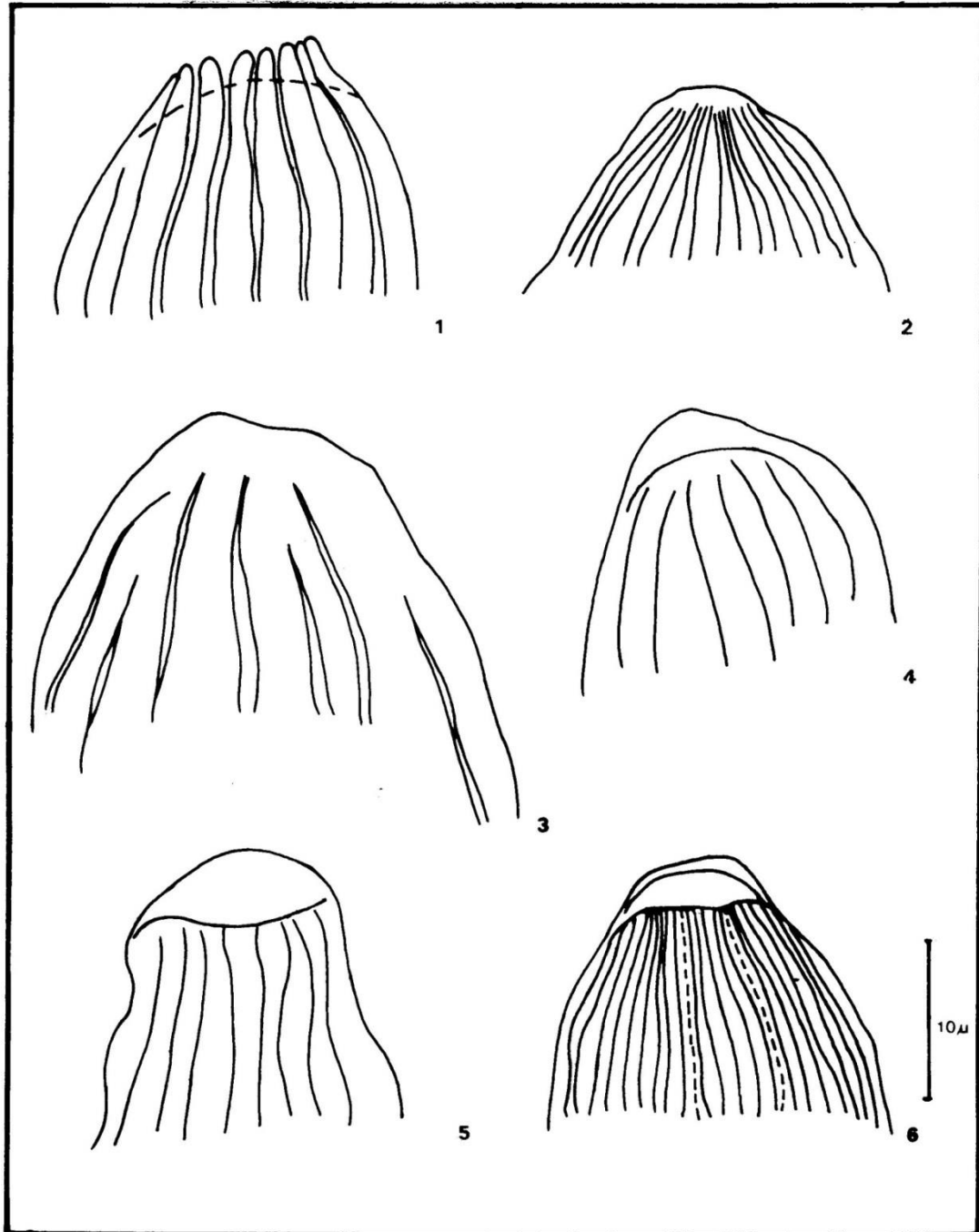


Figura 46. Dibujos realizados con cámara clara por Prámparo (1989) mostrando las diferentes terminaciones de las plicas en los extremos del eje ecuatorial de los ejemplares recuperados de la Formación La Cantera. 1. *Gnetaceaepollenites*; 2-3, *Ephedripites*; 4-6. *Steevesipollenites*.

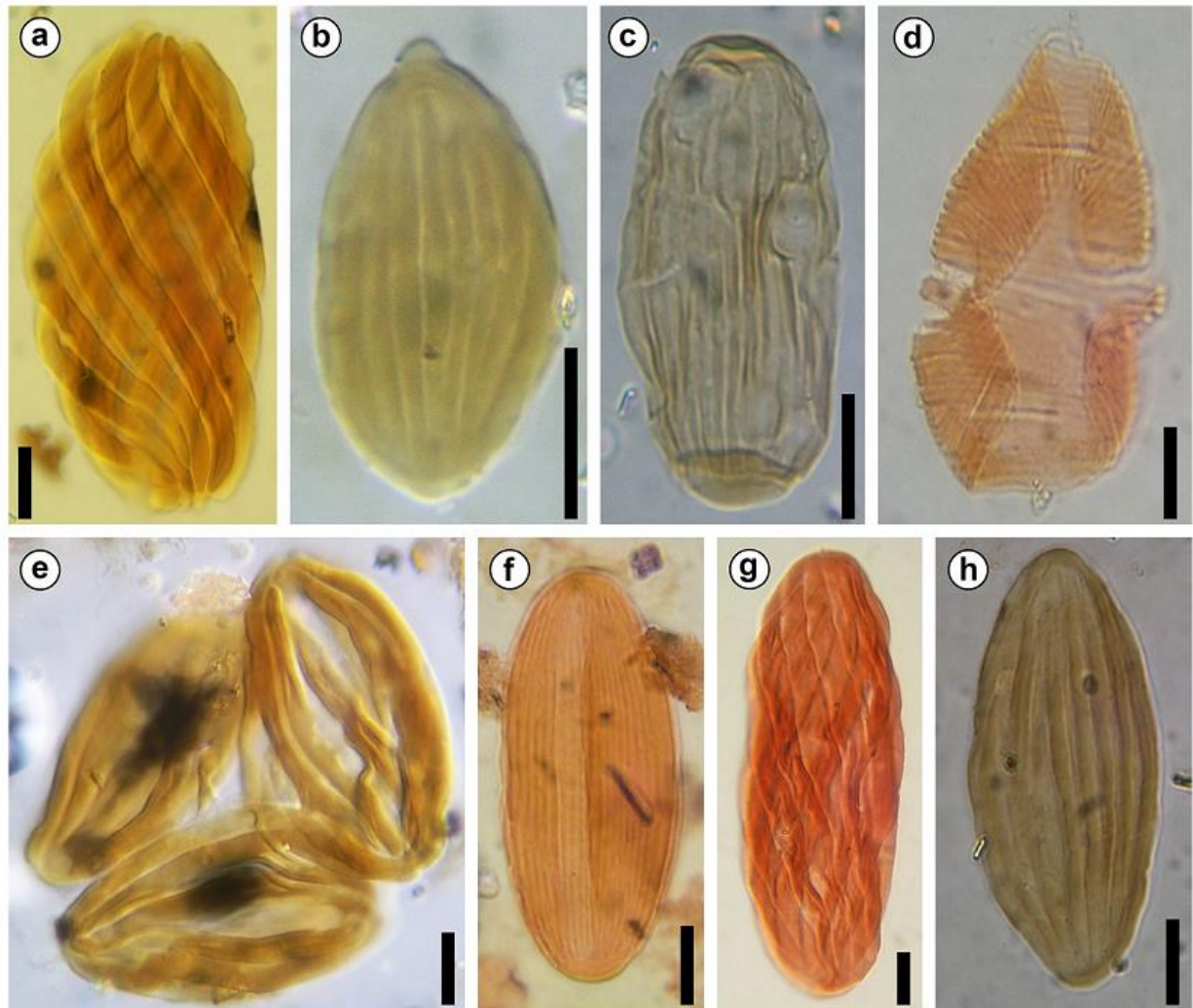


Figura 47. Diferentes tipos de granos de polen con afinidad a *Ephedra* recuperados en la Formación La Cantera, Cuenca de San Luis, Argentina (modificado de Puebla *et al.*, 2017). **a** *Gnetaceaepollenites barghoornii* (Pocock) de Lima; 2243a: Q31/0. **b** *Steevesipollentes pygmeus* Azema y Boltenhagen, 3049c:Q32/4. **c** *Steevesipollenites* sp. 2243a:S33/0. **d** *Gnetaceaepollenites* sp. (exuvia de un grano de polen de tipo *Ephedra*) 8263c:N24/4. **e** Tétrada de *Ephedripites* sp. 3049c: U37/0. **f** Grano de polen con un sulco a lo largo del eje ecuatorial, de probable afinidad a *Welwitschia* que podrá ser asignado al género fósil *Jugella*; 2245a:S26/4. **g** *Ephedripites* sp. 8267H: M25/4. **h** *Ephedripites* sp. 3049c:H25/2. Escala=10 μ m.

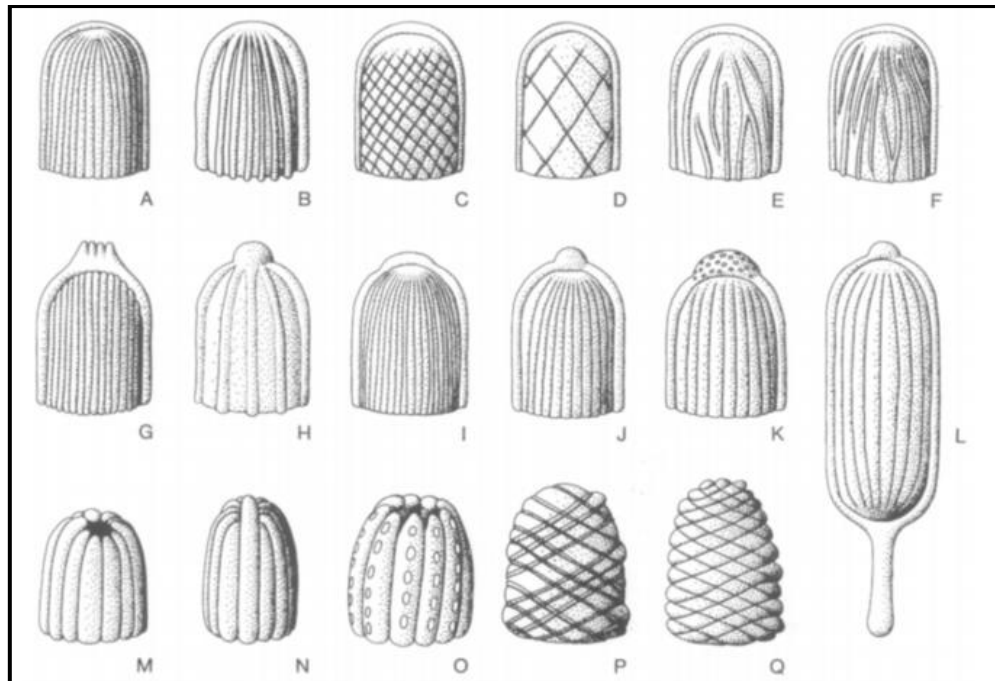


Figura 48. Diversidad morfológica de palinomorfos poliplicados recuperados de sedimentos del Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano) de la Formación Santana, noreste de Brasil. Los géneros incluyen (A-D) *Ephedripites* (antes *Equisetosporites*), (E-F) *Singhia*, (G) *Welwitschiaptites*, (H-K) *Steevesipollenites*, (L) *Regalipollenites*, y (M-Q) *Gnetaceapollenites*. Los dibujos representan vistas longitudinales parciales. Tomado de Osborn *et al.* (1993), redibujadas de Lima, 1980.

V.2.2. Dimorfismo

Varios autores (El Gazhaly y Rowley, 1997; Ickert-Bond *et al.*, 2003; Doores *et al.*, 2007) han mencionado la presencia de dimorfismo en granos de polen de una misma especie de *Ephedra*, como diferencias de tamaño del grano y diferente número de plicas; diferente morfología de las plicas (sección transversal triangular o semicircular), diferentes bordes de las plicas (onduladas o rectas). En un estudio de dimorfismo en una especie de *Ephedra*, Ickert-Bond *et al.* (2003), postularon una posible explicación para estas diferencias taxativas entre los granos de polen de una misma especie, un evento de dimorfismo. Pero estos autores aseguraron que el dimorfismo, necesita ser corroborado con estudios adicionales, por ejemplo, exámenes de los porcentajes de

granos abortados, entre otros parámetros a tener en cuenta. Doores *et al.* (2007) en un trabajo sobre la secuencia de desarrollo de granos de polen de *Ephedra americana* reconocen en un mismo saco la co-existencia de granos con plicas de bordes rectos que predominan y granos con plicas de bordes ondulados que constituyen una minoría. Posteriormente Bolinder *et al.* (2016) en su estudio sobre morfología de los granos de polen de *Ephedra* concluyen que no encontraron evidencias de dimorfismo probado, pero indican que las diferencias de morfologías en un mismo saco podrían estar relacionadas a los diferentes tratamientos de separación de los granos de polen (alcohol, acetólisis, etc.)

Los granos de polen de las especies de *Ephedra* modernas que fueron estudiados aquí, no presentaron notorias variaciones en sus caracteres morfológicos dentro de una misma especie, lo que apoyaría lo expresado por Bolinder *et al.* (2016) y descartaría los procesos de dimorfismo propuesto por Ickert-Bond *et al.* (2002) y El-Ghazaly y Rowley (1997).

V.2.3. Comparación de los granos de polen fósiles con los de Gnetales actuales

En general los granos asignados al género fósil *Gnetaceaepollenites* presentan plicas que no se fusionan en los extremos (ver Fig. 49), este carácter no es observado en ninguna de las especies de Gnetales actuales. Los granos de polen de la Formación La Cantera asignados a este género podrían corresponder a algún tipo de Gnetales extinguidas que no tenga representantes en la actualidad. Sin embargo se recuperaron algunas exuvias de granos de polen asignados a *Gnetaceaepollenites* que son comparables con las exuvias que se encontraron en los preparados de los granos de

polen de las especies de *Ephedra* actual. En una imagen del microscopio óptico, se observó un grano de polen germinado, con su contenido celular emergiendo de la exina, observándose que la apertura de la germinación se produce entre las plicas (Fig. 49. B). Una fotografía del microscopio electrónico de barrido de un grano de polen de *E. multiflora*, muestra cómo se deforma la exina del grano posterior a la germinación. (Fig. 49. C). Se concluye para este caso que el espécimen perteneciente a *Gnetaceaepollenites* (Fig. 49. A), que corresponde a una exuvia con certeza, esto también fue corroborado por Rydin *et al.*, (2006) en donde recuperó este tipo de morfología en el tubo micropilar de la semilla de *Ephedra portugallica*.

El género fósil *Steevesipollenites* (Fig. 49. D) se caracteriza por presentar un engrosamiento en forma de casquete en el extremo del eje ecuatorial, esta estructura es comparable con los granos de polen de la especie *E. boelckeii* los granos de polen de esta especie presenta los extremos ecuatoriales de aspecto romo (Fig. 49. E), debido a que la mayoría de las plicas no disminuyen su ancho al llegar dicho extremo. Particularmente, la especie *Steevesipollenites pygmeus* (Fig. 49. F), es denominada así por su pequeño tamaño, su contorno oval y sus engrosamientos en los extremos del eje ecuatorial, estas características son compartidas por los granos de polen de las especies actuales *E. trianda* (Fig. 49. G), *E. rupestris* y *E. breana*, que a su vez se encuentran clasificadas dentro del "Tipo D" propuesto por Steeves y Barghoorn (1959).

El género fósil de *Ephedripites* presenta un contorno de tipo elipsoidal, similar a las demás especies como *E. americana*, *E. frustillata*, *E. chilensis*, *E. tweediana*, *E. multiflora* y *E. ochreatea*. En la Formación La Cantera se registró un tipo de grano poliplicado sulcado (*Juguella*), esta morfología es comparable con los granos de polen de la moderna *Welwitschia* que también presentan un sulco a lo largo del eje ecuatorial.

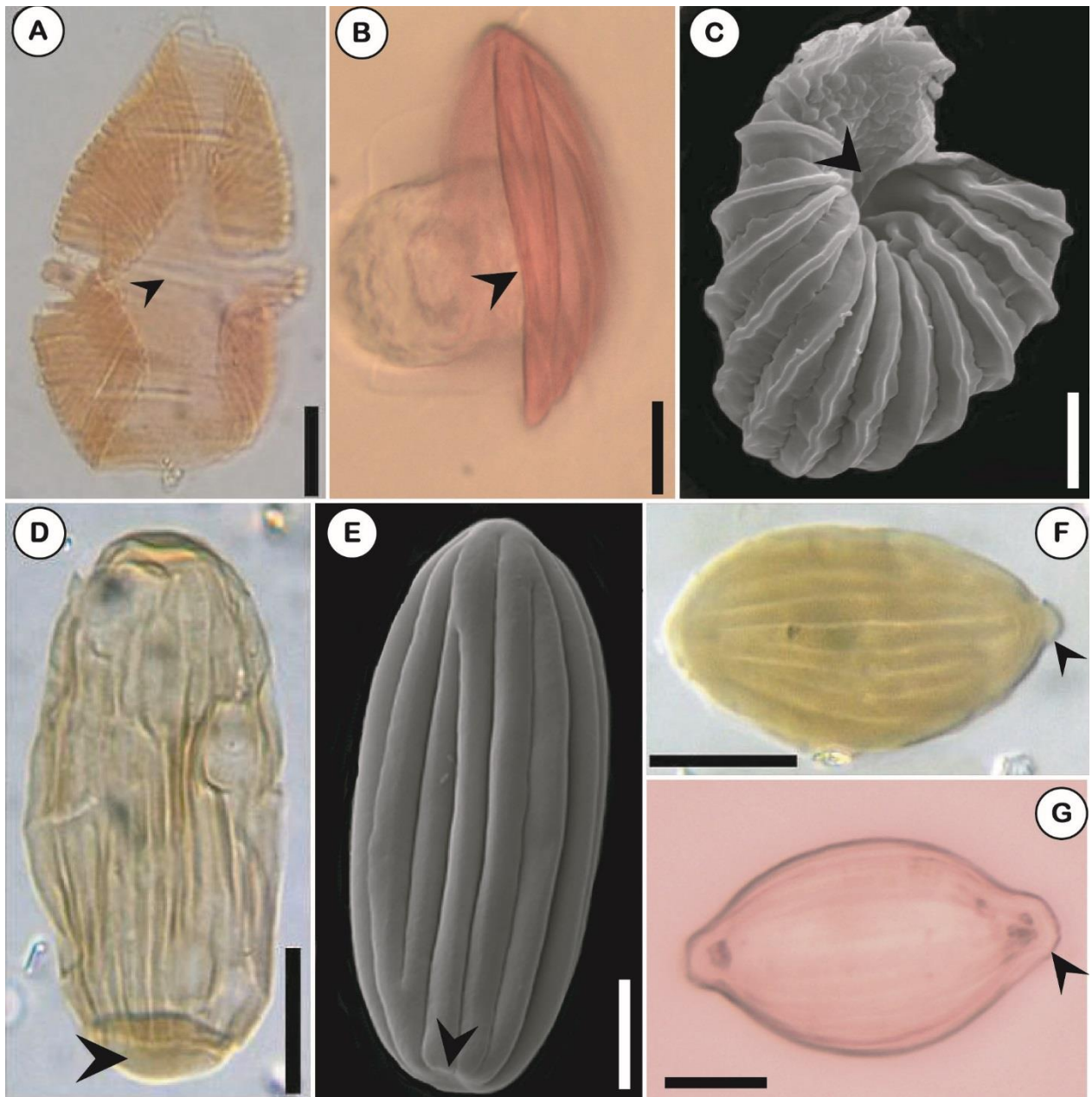


Figura 49. **A. D. F.** Tipos de granos de polen con afinidad a Gnetales recuperados en la Formación La Cantera, Cuenca de San Luis, Argentina. **B. C. E. G.** Granos de polen de las especies de *Ephedra* actual. **A.** *Gnetaceaepollenites* sp. (exuvia de un grano de polen de tipo *Ephedra*) 8263c:N24/4, señalando con la flecha la zona de apertura de germinación. **B-C.** Exuvia de granos de polen de *E. multiflora*, señalando con una flecha la zona de apertura. **D.** *Steevesipollenites* sp. 2243a:S33/0, señalando con una flecha el casquete que se encuentra en el extremo del eje ecuatorial. **E.** Grano de polen de *E. boelckeii* señalando el extremo del eje ecuatorial como. **F.** *Steevesipollentes pygmeus* Azema y Boltenhagen, 3049c:Q32/4, se señala con la flecha el engrosamiento en el extremo del eje ecuatorial. **G.** Grano de polen de *E. triandra*, señalando con una flecha el extremo del eje ecuatorial. Escala=10 μ m.

V.3. Conclusiones

En el análisis sobre el estudio morfológico de los granos de polen en las especies actuales de *Ephedra*, se pudo observar que tanto las características morfológicas como morfométricas, se mantuvieron con un cierto rango de uniformidad en cada especie. Basado en estos resultados, podemos inferir que la gran diversidad en la morfología y tamaños de los granos de polen afín a Gnetales recuperados en la palinoflora fósil de la Formación La Cantera, son producto probablemente de especies o hasta géneros diferentes. Esto indicaría que el registro de granos de polen fósil recuperados en la Cuenca de San Luis, es producto de la gran diversidad de Gnetales que se desarrollaron en la región durante el Cretácico Temprano. Sumado a esto, la presencia de granos de polen poliplicados sulcados, podría indicar además la presencia de *Welwitschia* u otra plata afín, que presente granos de polen con morfologías similares a este género. Sin embargo, la presencia de numerosos granos de polen en la Formación La Cantera con plicas que se fusionan en los extremos, sustenta que la afinidad botánica de la mayoría de los granos de polen corresponde al género *Ephedra*.



CAPÍTULO VI:

***ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS
DE LA FORMACIÓN LA CANTERA***

VI.1. Introducción

VI.2. Antecedentes

VI.3. Paleontología Sistemática

VI.4. Discusión y Conclusiones

En este Capítulo se estudiaron y analizaron numerosas semillas y estróbilos ovulíferos de la Formación La Cantera. Durante el desarrollo de esta tesis se publicó un nuevo registro (Puebla *et al.*, 2017), con una nueva especie fósil de *Ephedra*: *Ephedra canterata*, cuya diagnosis está basada en la descripción de sus conos ovulíferos y sus semillas (FRUs). Las estructuras reproductivas recuperadas fueron asignadas al género *Carpolithus* según sus características morfológicas. También se encontró en esta asociación, material que no se pudo identificar (Material INDET). Además de las descripciones, se incluye una discusión de sus posibles afinidades botánicas (para el caso de los diferentes grupos de *Carpolithus*), como así también su modo de dispersión.

VI.1. Introducción

El estudio de las estructuras reproductivas en plantas es de crucial importancia para comprender el ciclo de vida de los diferentes grupos y las variaciones morfológicas, que reflejan las adaptaciones ecológicas y ambientales (Harper *et al.*, 1970; Haig y Westoby, 1989; Westoby *et al.*, 2002; Tiffney, 2004; Sims, 2012). Estos estudios presentan muchas dificultades relacionadas con la presencia de variaciones intra e interespecíficas y cambios en la morfología debido a las condiciones ambientales. Además, si son fósiles, se incluye también su preservación; ya que por lo general se encuentran como impresiones, compresiones o moldes; careciendo de caracteres anatómicos que son de suma importancia para la ubicación sistemática (Harper *et al.*, 1970; Archangelsky, 2000). Otra dificultad se encuentra relacionada con los procesos tafonómicos de las mismas, la mayor parte de las semillas se han encontrado separadas de su planta parental. Lo que resulta complejo su estudio al momento de

asignarle alguna afinidad botánica (Harper *et al.*, 1970; Archangelsky, 2000; Sims, 2012).

Entre las estructuras reproductivas, las semillas poseen tamaños y morfologías muy variadas que son utilizadas para identificar a las mismas. La semilla es parte integral de la planta y su estudio anatómico contribuye considerablemente a la identificación precisa de los taxa (por ejemplo, Vaughan, 1970, Wu *et al.*, 2014, Benedict *et al.*, 2015, 2016). Gran parte de la gran variedad de forma y tamaño de la semilla está relacionada con su dispersión (Moles *et al.*, 2005a, b), por lo que ofrecen un excelente punto de partida para la interpretación de investigaciones paleobiológicas basadas en estudios ecológicos modernos (Tiffney, 1984).

Sin embargo, la mayoría de las semillas fósiles conocidas no muestran características de adaptación evidente para facilitar el síndrome de dispersión (por ejemplo, viento, agua, animales) (Moles *et al.*, 2005a). Tanto gimnospermas como angiospermas poseen semillas que se han conservado como fósiles. En angiospermas, las semillas se encuentran dentro de un ovario y en gimnospermas presentan las semillas sobre estructuras portadoras como por ejemplo, brácteas. Las semillas surgieron como una innovación que probablemente fue uno de los factores responsables del dominio actual de las plantas vasculares. La aparición de esas estructuras, que probablemente coevolucionaron con aves e insectos, habría hecho más efectivo el transporte del material genético de las plantas (Raven *et al.*, 1992).

Las semillas y frutos permiten el fomento, la protección y dispersión de la planta embrionaria, y evolutivamente forman parte del ciclo de vida del organismo. Dos de estas funciones aumentan la probabilidad de fosilización de estas partes vegetales. La

protección se logra a menudo a través de la lignificación de los frutos o de la pared de la semilla y la dispersión aumenta la probabilidad de que las estructuras lleguen a un ambiente óptimo de fosilización. Por lo tanto, no es sorprendente que frutos y semillas sean una fuente importante de información en el registro fósil y esto ha creado nuevas posibilidades para los estudios comparativos, como también ha generado un renovado interés en dichas estructuras (Tiffney, 1977).

Según Archangelsky (2000), hay que considerar tres tipos de variabilidad morfológica intraespecífica en los taxones.

1–Variabilidad morfológica intraespecífica secundaria

Se debe a la preservación diferencial de las distintas capas que componen la estructura reproductiva en estudio. Un factor que puede afectar a la compresión fósil es el comportamiento de los planos de fractura. El mismo es gobernado por las características de la matriz, la interface fósil–matriz y la forma y orientación de la compresión (Rex y Chaloner, 1983). Este último factor es más importante cuando la semilla o cono presenta un gran grosor.

2–Variabilidad morfológica intraespecífica secundaria debido a la deformación postdeposicional del fósil.

La deformación más frecuente es debido a la carga de la cubierta del sedimento y también existe la posibilidad de deformación tectónica.

3–Variabilidad morfológica intraespecífica primaria de las semillas.

Hay dos variaciones naturales importantes de las estructuras reproductivas de una misma especie. La primera es la variación morfológica de estas estructuras al estadio de adulto. La segunda variación es resultado de los distintos estadios de madurez de

las semillas o conos.

En muchos casos es muy difícil discriminar de estas dos variaciones, cual predomina. Pero muchas veces, este problema se ve solucionado contando con una buena cantidad de ejemplares disponibles o dejando abierta la clasificación. De lo contrario, habrán especies y géneros creados sobre estudios de uno o dos ejemplares, lo cual ha llevado a un incremento en la creación de taxones (Archangelsky, 2000).

VI.2. Antecedentes

El estudio de las semillas fósiles se ha desarrollado con el registro de las semillas carboníferas y pérmicas (Kurtz, 1921). Uno de los estudios principales se encuentra en la publicación del Atlas de Plantas Fósiles de Kurtz (1921) en registros de Argentina. Posteriormente, Feruglio (1946) registró un abundante material a los alrededores de Nueva Lubecka, provincia de Chubut, asignando varios géneros como *Cordiacarpus*, *Eucerospermum* y *Samaropsis* (Feruglio, 1951).

Varios autores siguieron asignando nuevas familias, géneros y especies; como una especie de *Samaropsis* del Pérmico de Bajo de Veliz, San Luis (Leguizamón, 1971), una especie de *Samaropsis* del Pérmico de Tasa Cuna de Córdoba (Leguizamón, 1972), dos especies correspondiente a los géneros *Cordiacarpus* y *Cornucarpus* Arber, 1914 de los estratos del Carbonífero Superior de Bachongo, Precordillera de San Juan (Arrondo *et al.*, 1989), dos géneros; *Ferugliocladius* y *Ugartecladius* de la Formación Río Genoa (Archangelsky y Cúneo, 1987), un género, *Patagosperma* para el Pérmico Inferior de la Cuenca Tepuel-Genoa (Archangelsky,

1995), como también estudios comparativos entre estas semillas (Por ejemplo; Cúneo, 1985, Gutiérrez *et al.*, 1992, Archangelsky, 2000).

Para el Cretácico hay varios registros de frutos fósiles y semillas; pero solo unos pocos han sido estudiados con detalle anatómico (Tiffney, 1984). Los mejores frutos y semillas documentados del Cretácico se conservan como compresiones o impresiones. La flora más completa del Cretácico Temprano con restos de flores, frutos, semillas y polen proviene de las localidades de Kenilworth y Puddledock del Grupo Potomac de Maryland y Virginia, América del Norte (Crane *et al.*, 1993; Crepet y Nixon, 1998; Pedersen *et al.*, 1994, Friis *et al.*, 2009) y de Buarcos, Catefica, Torres Vedras (Formación Lugar d 'Almen, Formación Fonte Granda y Formación Almargem) y Famalicão (Formación Figueira da Foz) todas localidades en la Cuenca Lusitana, Portugal (Friis *et al.*, 1999, 2009).

Tiffney (1984) ha documentado numerosas semillas fósiles de angiospermas para el Cretácico Temprano de diferentes partes del mundo (véase Tiffney, 1984).

Para el Cretácico Tardío se han registrados en la isla de James Ross, Antártida, conos ovulados de *Araucaria* (Césari *et al.*, 2001) y dos frutos de angiospermas (Iglesias *et al.*, 2016).

En Argentina para el Cretácico Temprano se han registrado semillas de angiospermas del género *Carpolithus* sp. en la Formación Piedra Clavada, Quebrada Don Nielsen localidad de la provincia de Santa Cruz (Ballent *et al.*, 2011). En la misma área, en la Formación Mata Amarilla del Cretácico Tardío, Frenguelli (1953), describió las compresiones de semillas de angiospermas (Frenguelli, 1953). En el Cretácico Tardío la mayoría de los registros son de Patagonia, de la Formación La Colonia,

Chubut, en donde se describieron compresiones de frutos con semillas similares a *Nelumbo adans* (Nelumbonaceae) (Gandolfo y Cúneo, 2005). En la Cuenca Neuquina se han asignado semillas y estructuras reproductivas angiospermoides de la Formación Portezuelo a dos especies de *Carpolithes* sp. (Passalía *et al.*, 2008).

Las cutículas de semillas son otra evidencia de la presencia de estructuras reproductivas en los registros fósiles. La mayoría de las cutículas de semillas del Cretácico se asignan a los géneros fósiles *Costatheca* y *Spermatites*, ambos de afinidad botánica incierta. Estos "mesofósiles", con dimensiones entre 0.28-2.50 mm, se consideran restos de semillas u óvulos que podrían estar relacionados tanto con angiospermas como con gimnospermas (Batten y Zavattieri, 1996). En Argentina, las cutículas de semilla asignadas a *Spermatites* provienen de la Formación Plottier, Cretácico Tardío, Grupo Neuquén, (Musacchio y Vallati, 2007), y *Costatheca* fue registrada por Papú (2002) en la Formación Loncoche, sección Calmu-Co, Cretácico Tardío, ambos del sur de Mendoza.

La Formación La Cantera (Grupo El Gigante) Aptiano tardío ha proporcionado una de las asociaciones más diversa y completa de palinomorfos y restos vegetales incluyendo angiospermas primitivas (Prámparo, 1990, 1994; Prámparo *et al.*, 2007; Archangelsky *et al.*, 2009; Puebla, 2009). El registro fósil de la Formación La Cantera comprende impresiones y compresiones de esfenofitas (equisetaleanas), briofitas, pteridofitas, gnetofitas (*Ephedra*) y diversos tipos de estructuras reproductivas como semillas, conos y flores (Puebla, 2010; Puebla *et al.*, 2012, 2017). Prámparo (1988, 1990, 1994, 2012), basado en el análisis estadístico taxonómico y palinológico, concluyó que la palinoflora por las formas acuáticas, como las algas de agua dulce.

Recientemente, Puebla *et al.* (2017) describieron una nueva especie de *Ephedra* fósil (*E. canterata*) basándose en la presencia de conos ovulados asociados con restos vegetativos y FRU (semillas).

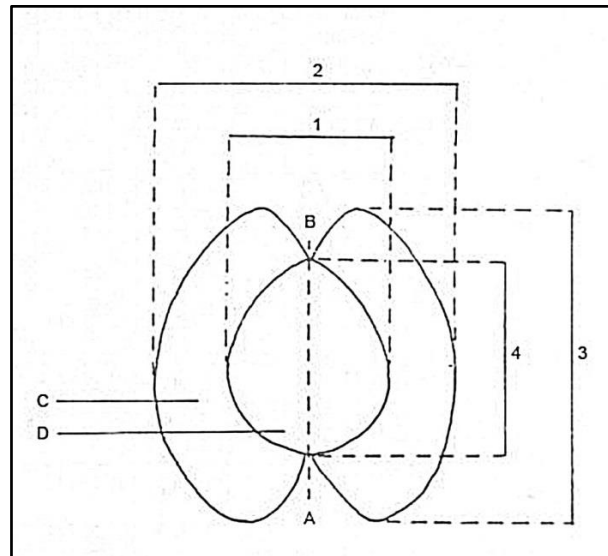


Figure 50. Esquema indicando como fueron tomadas las dimensiones de aquellas estructuras reproductivas con extensiones (alas) (modificado de Lele, 1969). **1.** Ancho del cuerpo de la semilla. **2.** Ancho total de la estructura reproductiva. **3.** Largo de las alas. **4.** Largo del cuerpo de la semilla. **A.** Ápice proximal de la semilla. **B.** Ápice apical de la semilla. **C.** Ala. **D.** cuerpo de la semilla.

VI.3. Paleontología Sistemática

Subdivisión Gimnosperma Lindley, 1830.

Orden Gnetales Blume, 1835.

Familia Ephedraceae Dumort, 1829.

Género *Ephedra* L, 1753.

Especie tipo *Ephedra distachya* Linneus, 1753.

Ephedra canterata Puebla et al., 2017

Conos ovulíferos

Material estudiado. MIC-P672, MIC-P673, MIC-P674, MIC-P675, MIC-P676, MIC-P678, MIC-P679, MIC-P683, MIC-P684, MIC-P687, MIC-P688, MIC-P689, MIC-P691, MIC-P797, MIC-P798, MIC-P799, MIC-P801, MIC-P802, MIC-P803, MIC-P804, MIC-P805, MIC-P806, MIC-P807, MIC-P819, MIC-P826, MIC-P830, MIC-P834, MIC-P836, MIC-P852.

Dimensiones. El ancho promedio es 2.30 mm (1.66 a 2.50 mm) y la longitud promedio es de 2.60 mm (2.58-3.63 mm) (Anexo II).

Descripción. Los conos de forma ovoide están compuestos por numerosos verticilos de brácteas en forma ovadas. Las brácteas cubren la mayor parte de óvulos o semillas. Cada cono ovulado tiene cuatro verticilos de brácteas estériles. El verticilo basal está compuesto por brácteas pequeñas que se encuentran en disposición imbricada y condensada.

En el primer verticilo se observan 3 brácteas y son de 0.77–1 mm de longitud y 0.8 mm de ancho. En el segundo verticilo se observa una sola bráctea que es de mayor tamaño que las del primer verticilo. En el tercer verticilo se observan tres brácteas con un rango de 2.21–2.1 mm de longitud y 0.95–0.7 de ancho, de mayor tamaño que las de los verticilos anteriores.

En algunos fósiles no es posible observar la diferencia entre los ciclos de verticilos, pero sí la presencia de brácteas dispuestas en forma imbricada. El número de brácteas de cada cono es variable dentro y entre especies y las brácteas pueden estar libres o fusionadas proximalmente en distinto grado. Una textura papilar se puede

observar en la epidermis interna de las brácteas. Cada cono ovulado contiene dos FRU (unidad reproductiva femenina) elípticos y, de sus ápices se proyecta un tubo micropilar largo y estrecho.

Afinidad botánica. Los restos fósiles vegetativos y reproductivos tienen caracteres morfológicos distintivos que permitieron la reconstrucción parcial de una planta con similitudes a la *Ephedra* actual. Entre las estructuras reproductivas, los caracteres más importantes identificados son: (1) dos semillas grandes en el ápice de cada cono ovulífero, cubierto por brácteas en verticilos, (2) FRU con dos envolturas (una envoltura externa, más el integumento interno que forma el tubo micropilar), (3) tubo micropilar largo y (4) una envoltura externa papilada.

Como en las especies actuales de *Ephedra*, en *E. canterata* los óvulos son ortótropos y cada cono ovulífero puede tener de uno a tres óvulos (siempre dos en esta especie fósil). En varias especies actuales de *Ephedra*, las brácteas, en la madurez, se vuelven secas y papiráceas, pero en otras especies las brácteas se vuelven de un aspecto carnosos y de color rojo, lo que permite atraer a los dispersores de semillas. Las porciones libres de las brácteas en la mayoría de las especies actuales tienen un margen hialino (Rydin *et al.*, 2010). Este margen hialino y la cantidad de tejido mesófilo son caracteres utilizados para identificar si las brácteas son de naturaleza carnosas o secas en su madurez (Stapf, 1889; Ickert-Bond, 2003a; Hollander *et al.*, 2010; Rydin *et al.*, 2010; Yang y Wang, 2013). En las brácteas de cono de *Ephedra* actual, las células epidérmicas pueden presentar taninos con paredes onduladas y la cutícula puede ser delgada (por ejemplo, *E. californica* Watson) o gruesa (por ejemplo, *E. major*).

En *E. canterata* las brácteas muestran células marginales diferenciadas que consisten en dos o tres filas de células epidérmicas con una pared más gruesa, lo que es poco frecuente en las brácteas del cono de especies que son dispersas por el viento (Hollander *et al.*, 2010).

El número de brácteas y semillas por cono son caracteres que varían entre y dentro de las especies de *Ephedra* actual (El-Ghazaly y Rowley, 1997; Foster, 1972; Huang *et al.*, 2005; Ickert-Bond, 2003). En *E. canterata* cuatro verticilos de brácteas son claramente distinguibles. Tienen 3-6 brácteas pequeñas en el verticilo basal, tres brácteas amplias en el segundo verticilo, tres brácteas más grandes en el tercer verticilo y dos o tres brácteas grandes en el cuarto verticilo. En todos los conos examinados, solo había dos semillas bien desarrolladas por cono.

Comparaciones. Por sus características morfológicas estos especímenes se asemejan a la especie cretácica de *Liaoxia changii* (Cao *et al.*, 1998), de la Formación Yixian, Liaoning, China (Rydin *et al.*, 2006). Este género fósil incluye plantas con características similares *Ephedra* actual. Estas características son: presencia de tallos estriados y erguidos, con nodos de ramificación ligeramente ensanchados y decusados. Sin embargo, los fósiles de *Liaoxia* no están asignados a *Ephedra* porque carecen de caracteres anatómicos diagnósticos de este género.

Las estructuras reproductivas de La Cantera no están en conexión orgánica con las estructuras vegetativas. Por lo tanto, las similitudes con el material de *L. changii* son de caracteres reproductivos. El material aquí estudiado comparte con *L. changii* la presencia de conos ligeramente alargados a ovados y un mayor número de brácteas por cono (6–12). Además, las semillas muestran también un menor tamaño (1–4 mm) y

se pueden encontrar en las axilas de la mayoría de las brácteas.

FRUs (semillas)

(Figura 51)

Material estudiado. MIC-P677, MIC-P806 y MIC-P811.

Dimensiones. El ancho promedio es de 2.90 mm (1.43 mm a 3.70 mm) y la longitud promedio es de 3.63 mm (2.21-4.75 mm) (Anexo II).

Descripción. Ovoides, base redondeada y ápice agudo, aunque a menudo se conservan como impresiones planas. En cada espécimen se observaron dos FRUs unidas por la cara ventral que es plana y la cara dorsal convexa. La división de las FRUs solo se observa en el extremo apical. La epidermis externa es papilada y entre estas papilas, hay una protuberancia central grande y redondeada, interpretada como la base de un tricoma. No se observaron verticilos de brácteas.

Observaciones. La división en el extremo apical probablemente es debido a la disposición de las FRUs en el cono ovulado, como ocurre en las especies actuales.

Afinidad botánica. Los especímenes son incluidos en *Ephedra canterata* porque son similares en tamaño y forma. Además, ambas tienen la envoltura externa de la semilla, papilada. La diagnosis original incluye conos ovulados con cuatro verticilos de brácteas, pero en los especímenes fósiles descritos aquí no se han preservado.

Comparación. Megafósiles de Ephedraceae en Sudamérica son conocidos solo de dos sitios: uno de ellos de edad Aptiana en la Cuenca de Araripe (Brasil) donde se encontraron tallos aislados, conos ovulados y semillas pero sin una descripción detallada para una correcta comparación (Bernardes de Oliveira *et al.*, 2003; Mohr *et*

al., 2004) y *Ephedra verticillata* Cladera et al., (2007) se conoce a partir de tallos, conos ovulados y semillas en conexión orgánica del Grupo Baqueró, sur de Argentina (Cladera et al., 2007).

Ephedra verticillata tiene FRUs acuminadas con una superficie estriada y solo dos grandes brácteas triangulares que están ampliamente separadas en el ápice del cono (Cladera et al., 2007), que difieren claramente de *E. canterata*.

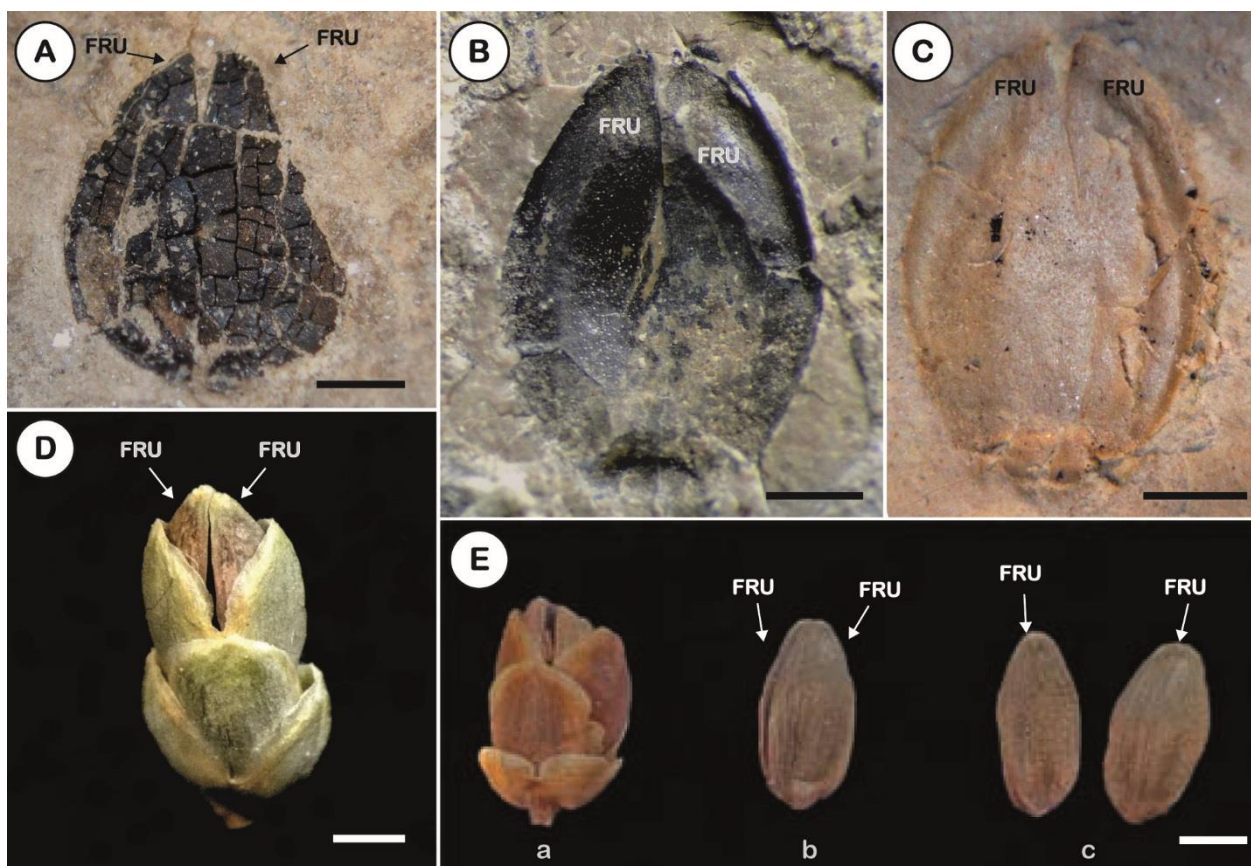


Figura 51. A–C. Unidad reproductiva femenina (FRU) de *Ephedra canterata*. A. Espécimen MIC–P684. B. Espécimen MIC–P852. C. Espécimen MIC–P798. D–E. Cono ovulífero de *Ephedra chilensis* con dos FRUs. Scale=2 mm. E. Diferencia entre las estructuras femeninas de *Ephedra* (Ej. *E. chilensis*), a, cono ovulados con los dos FRUs, b, FRUs unidas por su cara ventral desprovistas de las brácteas, c, FRUs aisladas. Escala=1 mm (A, B, C); 2 mm (D); 3 mm (E).

FRUs aislados

(Figura 52 y 53)

Material estudiado. MIC-P809, MIC-P814, MIC-P827, MIC-P832, MIC-P833, MIC-P838, MIC-P848, MIC-P849, MIC-P850, MIC-P855, MIC-P856, MIC-P858, MIC-P859 y MIC-P860.

Dimensiones. El ancho promedio es de 2.90 mm (1.43 mm a 3.70 mm) y la longitud promedio es de 3.63 mm (2.21-4.75 mm) (Anexo II).

Descripción. FRUs de forma ovoide-elipsoidal, con un extremo apical acuminado y el extremo basal redondeado. Las FRUs aisladas no están conectadas en los conos ovulíferos y no es posible diferenciar las tres capas distintivas (envoltura externa, integumento y nucela). La epidermis externa es papilada y entre estas papilas, hay una protuberancia central grande y redondeada, interpretada como una base de tricoma.

Organización y estructura del FRU. Se componen de tres capas distintas: una gruesa que corresponde a la envoltura externa de la semilla, una delgada, que es el integumento y la nucela.

La envoltura externa consiste a su vez de tres capas; una epidermis externa, un mesófilo (preservado como una capa carbonizada) y una epidermis interna. Las células de la epidermis externa están conservadas como impresiones, son poligonales, de forma isodiamétrica y de 20-25 μm de diámetro. La mayoría de las células epidérmicas externas son papiladas. Entre estas células se encuentran otras células dispersas que poseen una protuberancia redondeada y central, interpretada como la base de un

tricoma. Las papilas presentan dimensiones de 10 μm de diámetro y 6 μm de altura. Las bases de los tricomas son de 20 μm de diámetro, con una depresión central y levantadas a menos de 3 μm por encima de la superficie de las células epidérmicas.

La envoltura externa tiene 50 μm de grosor y no se observaron estructuras anatómicas, la epidermis interna de la envoltura externa no está bien conservada, aunque parece tener una superficie papilada similar a la de la envoltura externa. El integumento es delgado y se extiende desde la envoltura externa en un tubo micropilar largo y estrecho. En la mayoría de los especímenes observados, el tubo micropilar no se conserva más allá del ápice de la semilla. El integumento es evidente en la mitad distal de la semilla, que consiste en una delgada capa carbonizada. El integumento carbonizado se interpreta como paredes celulares originalmente lignificadas. El tubo micropilar tiene 800 μm de longitud y 90 μm de ancho.

La nucela es de forma ovoide con una base redondeada y un ápice acuminado. Hay una quilla longitudinal en cada superficie externa de la semilla dando una simetría de trirradiada en sección transversal.

Afinidad Botánica. Ídem a los conos ovulíferos y FRUs.

Comparaciones. *Ephedra portugallica* Rydin *et al.* (2006a) de la localidad de Buarcos (Portugal) y *E. drewriensis* Rydin *et al.* (2006a) de la secuencia del Grupo Potomac en la localidad de Drewry's Bluff (este de EE. UU.), se basaron en la ultraestructura de las semillas con granos de polen *in situ* (Rydin *et al.*, 2006b). Ambos se distinguen de *E. canterata* por su pequeño tamaño (0.6-1.6 mm), naturaleza tetragonal y además los fósiles descritos aquí carecen de granos de polen *in situ* (Rydin *et al.*, 2006b). *Ephedrispermum lusitanicum* Rydin *et al.* (2006b) de la localidad de Buarcos (Portugal),

comparte similitudes en cuanto a su morfología con *E. canterata*, aunque se diferencia por la ausencia de la superficie papilar en la envoltura de la semilla (Rydin *et al.*, 2006b).

Ephedra archaeorhytidosperma Yang *et al.* (2005) de China tiene FRUs que se asemejan a *E. canterata* en su tamaño, forma ovoide con ápice acuminado y la presencia de una micrópila extendida (Yang *et al.*, 2005), pero claramente difiere en tener una cresta dorsal prominente, longitudinal y protuberancias transversales, lamelares y onduladas. *Ephedra hongtaoi* Wang y Zheng (2010) de la Formación Yixian (China) tienen un par o FRU individual en cada cono ovulíferos, pero los últimos están poco definidos (Wang y Zheng, 2010). También desde el noreste de China *Ephedra carnosae* Yang y Wang (2013) tiene conos triovulados con solo un verticilo de brácteas (Yang y Wang 2013), lo que claramente difiere de *E. canterata*. *Ephedra multinervia* Yang y Lin, es otro fósil de la Formación Yixian, esta especie tiene conos ovulíferos con un solo par de brácteas fértiles formando una cápsula que encierra dos semillas internas, estos caracteres difieren de los de *E. canterata*.

En base a lo anterior, los fósiles de la Formación La Cantera no pueden asignarse a ningún otro fósil previamente descrito o a ninguna especie reciente de *Ephedra*, lo que apoya la creación de la nueva especie, por la presencia de las brácteas dispuestas en cuatro verticilos y la envoltura externa de semilla con dos tipos de tricomas.

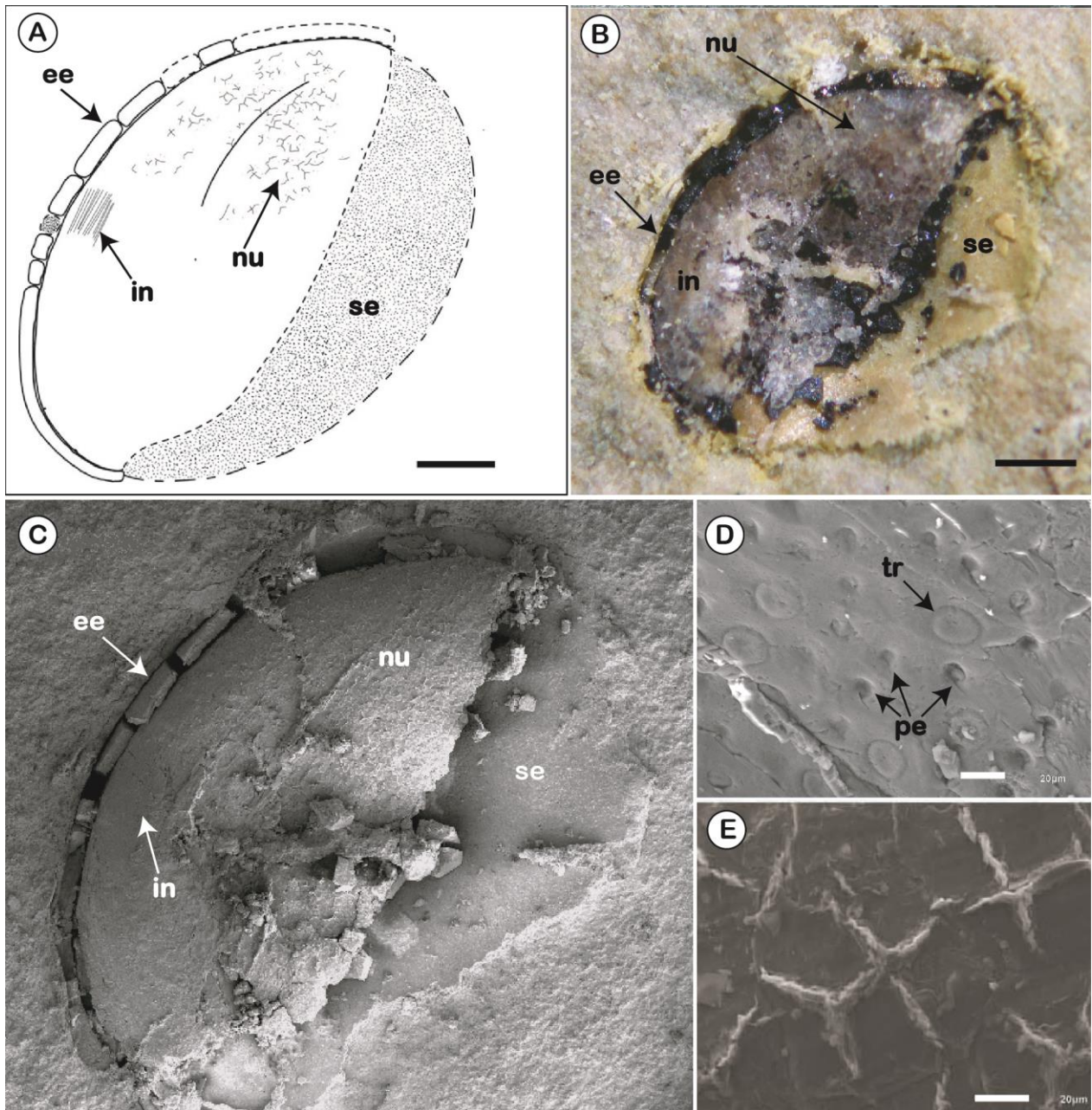


Figura 52: Espécimen MIC-P677. **A.** Dibujo esquemático mostrando parte de las tres capas de la semilla; envoltura externa (**ee**), el integumento (**in**) y la nucela (**nu**). **B.** Fotografía del espécimen visto con el microscopio estereoscópico. **C.** Fotografía del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) del espécimen. **D.** Detalle de la superficie de la envoltura externa (**se**) de la semilla, mostrando los la base de los tricomas (**tr**) y las protuberancias (**pr**). **E.** Detalle de la nucela, mostrando las paredes de las células. Escala: **A** y **B**: 0.5 mm; **C** y **D**: 20 μ m.

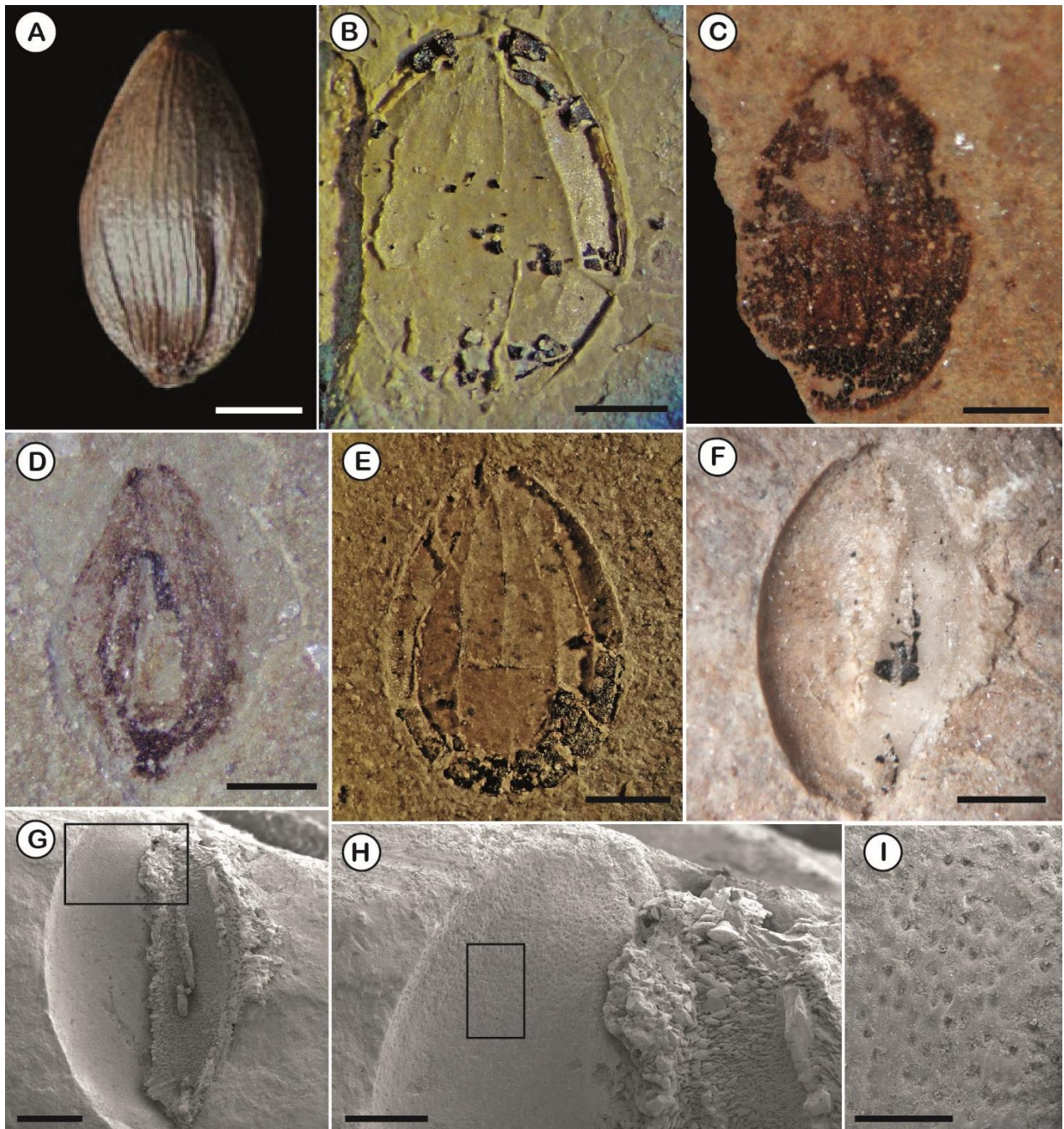


Figura 53. **A.** Semilla de *Ephedra chilensis*. **B–I.** FRU aislada de *Ephedra canterata*. **B.** Espécimen MIC–P856. **C.** Espécimen MIC–P809. **D.** Espécimen MIC–P849. **E–I.** Espécimen MIC–P827. **F.** Imagen del microscopio óptico. **G–I.** Imágenes del Microscopio Electrónico de Barrido (SEM), superficie externa papilada de la envoltura de la semilla. Escala: **D**= 0.5 mm; **C**, **E–G**=1 mm, **A**=2 mm; **H**=200 μ m . **I**=100 μ m (9).

Familia Insertae Sedis

Género Fósil *Carpolithus* Linnaeus emend. Seward, 1917.

Especie Tipo. *Carpolithus thalictroides* Brongniart, 1822

***Carpolithus* sp. 1**

(Figura 54)

Material estudiado. MIC-P808, MIC-P810, MIC-P812, MIC-P813, MIC-P815, MIC-P816, MIC-P817, MIC-P 818, MIC-P821, MIC-P822, MIC-P823, MIC-P824, MIC-P825, MIC-P828, MIC-P829, MIC-P831, MIC-P844, MIC-P846 y MIC-P847.

Dimensiones. El promedio del ancho total de la estructura reproductiva es de 2.63 mm (1.16 mm-3.96 mm) y la longitud total promedio es de 2.15 mm (1.55 mm-3.61 mm). El ancho promedio del cuerpo de la semilla es de 0.76 mm (0.42 mm-1.23 mm) y la longitud promedio es de 1.94 mm (1.24 mm-2.79 mm). El ancho promedio de cada ala es de 1.04 mm (0.66 mm-1.70 mm) y la longitud promedio es de 1.96 mm (0.75 mm-3.61 mm) (Anexo II).

Descripción. Semilla alada. Cuerpo central de la semilla con dos alas membranosas. Cuerpo de la semilla (**cs**) estrecho y elíptico, con superficie lisa. Extremo apical agudo y extremo basal redondeado. El extremo apical se extiende en una proyección estrecha probablemente correspondiente al tubo micropilar (**mi**). Las alas membranosas son iguales y mucho más anchas que el cuerpo de la semilla. Algunos especímenes tienen estrías finas en la base de las alas que se extienden a la mitad de su longitud. Además,

estas estrías corren a lo largo del borde del cuerpo de la semilla. Los especímenes estudiados presentaron dos tipos de alas: a) alas que rodean completamente el cuerpo de la semilla; b) alas que alcanzan alrededor de la mitad de la longitud del cuerpo de la semilla.

Observaciones. Algunos especímenes tienen la parte distal doblada, lo que puede ser por la disposición de la semilla durante la fosilización.

Afinidad botánica. Las semillas fósiles correspondientes a *Carpolithus* sp. 1 tiene caracteres morfológicos similares a gimnospermas como Cupressaceae y Welwitschiaceae. Cupressaceae tiene un extenso registro fósil que data de la primera mitad del Mesozoico. Los miembros actuales de la familia se distribuyen en el Hemisferio Sur, pero esto representa una distribución relictual gondwánica (Harris, 1979; Rothwell *et al.*, 2011). Las semillas en esta familia son relativamente consistentes dentro de cada género natural y proporcionan caracteres de valor diagnóstico como la forma y la disposición de las alas (Kvaček *et al.*, 2000). Además, en Cupressaceae la mayoría de los géneros tienen dos alas casi iguales (por ejemplo, *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Thujopsis*, *Cupressus*, *Fitzroya*, *Tetraclinis*, *Diselma*, *Metasequoia*, *Widdringtonia*, *Sequoia* y *Neocallitropsis*) como *Carpolithus* sp. 1.

En Argentina, hay tres especies actuales de Cupressaceae nativas: *Fitzroya cupressoides*, *Austrocedrus chilensis* y *Pilgerodendron uviferum*, de las cuales, solo *F. cupressoides*, presentan alas igualmente desarrolladas (Covas y Hunziker, 1995). Además, los especímenes de semillas de La Cantera comparten dimensiones similares con las de *Fitzroya*, *Tetraclinis* y *Chamaecyparis*. Sin embargo, debido a la falta de otros caracteres diagnósticos como las glándulas de resina, el número de semillas por

cono ovulífero, la presencia o ausencia de hilum y la coloración de la semilla, no fue posible asignar los especímenes fósiles a Cupressaceae.

Comparaciones. El registro fósil de Cupressaceae es extenso, y el Cretácico es reconocido como un momento muy importante en la historia evolutiva de esta familia (Stockey *et al.*, 2005). Los registros de cupresáceas anteriores al Cretácico Tardío no son pruebas convincentes (Kvaček *et al.*, 2000). *Tetraclinis* tiene una sola especie existente, *T. articulada* y dos especies fósiles han sido reconocidas: *T. brachyodon* (Eoceno Temprano a Plioceno Temprano) y *T. salicornioides* (Eoceno Medio a Plioceno Temprano). Las semillas de *T. salicornioides* tienen alas membranosas, base cordada y vesículas de resina en el cuerpo de la semilla (Kvaček *et al.*, 2000). *Carpolithus* sp. 1 comparte con *T. salicornioides* la naturaleza membranosa de las alas que se extienden por todo el cuerpo de la semilla. Sin embargo, *Carpolithus* sp. 1 difiere en la ausencia de vesículas de resina y la base cordada presente en *T. salicornioides*.

La diversidad de Gnetales tiene claramente un pico durante el Cretácico basado en datos palinológicos (Taylor *et al.*, 2009). Tres familias monogénicas representan las Gnetales existentes: Gnetaceae, Ephedraceae y Welwitschiaceae, las cuales comparten caracteres reproductivos entre ellas (Rydin *et al.*, 2006b; Kunzmann *et al.*, 2011).

Welwitschia mirabilis, la única especie existente en el género, produce semillas encerradas en un perianto membranoso con alas, que generalmente mide más de 2 centímetros (Hooker, 1863; Kubitzki, 1990). *W. mirabilis* está geográficamente restringida a lo largo de la costa suroeste de África hasta un estrecho margen de Namibia, uno de los desiertos más extremos del mundo (Borman, 1979). *Carpolithus* sp.

1 comparte algunos caracteres morfológicos con el género *Welwitschia*, como las alas de naturaleza membranosa y la superficie lisa que rodea el cuerpo de la semilla. Sin embargo, difieren en tamaño porque *W. mirabilis* es mucho más grande (> 2 cm) que los especímenes recuperados de la Formación La Cantera (<4 mm) y presenta una micropila bífida que está ausente en los fósiles descritos aquí.

Los registros fósiles mejor estudiados de semillas similares a *Welwitschia* son *Bicatia costata* de las localidades de Juncal y Famalicão (Portugal) y la localidad de Kenilworth (América del Norte), *Bicatia juncalensis* de la localidad de Juncal y *Bicatia rugosa* de la localidad de Puddledock (América del Norte) (Friis *et al.*, 2014). Este taxón fósil ha sido asignado a plantas similares a *Welwitschia* basándose en la combinación de la morfología externa de sus semillas y granos de polen encontrados *in situ* (Friis *et al.*, 2014). *Bicatia* comparte con *Carpolithus* sp. 1 la semilla alada aplanada en sección longitudinal, pero esta no excede 1 mm de ancho y 1.3 mm de largo y *Carpolithus* sp 1 mide más de 1 mm de ancho y 1.5 mm de largo. Además, *Bicatia* tiene una superficie rugosa que difiere de la superficie lisa de *Carpolithus* sp 1.

Krassilov y Schrank (2011) describieron a *Qataniaria noae* con una probable afinidad a Gnetales del Albiano superior de la Formación Hatira, Makhtesh Qatan, norte de Negev, Israel. Los cuerpos frutales asociados están envueltos en catafilos similares a las hojas del follaje. Las sámaras también se consideran gnetofíticas, debido a que los lóbulos de las alas corresponden probablemente a bractéolas persistentes como en *Welwitschia*. La presencia de las alas y las dimensiones de la sámara del género fósil *Qataniaria* son comparables con *Carpolithus* sp. 1. Sin embargo, los fósiles de Israel no tienen una descripción detallada que permita más comparaciones.

Gurvanella se describió como una angiosperma representada por frutos alados, del Cretácico Temprano de Mongolia. Estas semillas aladas presentan un estigma en forma de embudo, lóculos divididos por fuertes tabiques medianos en dos lóculos simétricos (Krassilov, 1982). Las alas son membranosas, reticulares, de 2 mm de ancho, simétricas y bordean el estigma. Sun *et al.* (1998) señalaron que *Gurvanella* es similar a las semillas de *Welwitschia* y sugirieron que las plantas similares a *Welwitschia* parecen haberse extendido desde China a Rusia durante el Mesozoico. *Carpolithus* sp. 1 comparte algunos caracteres morfológicos con *Gurvanella*, como las alas membranosas y el cuerpo completamente rodeado de ellas.

Sin embargo, *Carpolithus* sp 1 difiere de *Gurvanella* principalmente en la separación de los lóculos y las alas reticuladas presentes en este último.

Familia Insertae Sedis

Género Fósil *Carpolithus* Linnaeus emend. Seward, 1917.

Especie Tipo. *Carpolithus thalictroides* Brongniart, 1822

***Carpolithus* sp. 2**

(Figura 55)

Material estudiado. MIC–P 322 (parte y contraparente).

Dimensiones. El ancho total de la estructura reproductiva es de 8.32 mm y la longitud total es de 5.60 mm. El ancho del cuerpo de la semilla es 1.72 mm y la longitud es 1.72 mm. El ancho promedio de cada ala es de 3.15 mm y la longitud promedio 4.70 mm.

Descripción. La estructura reproductiva presenta un cuerpo central con dos alas que la rodean. La forma del cuerpo de la semilla (**cs**) posee una superficie rugosa. El extremo apical y basal son ampliamente redondeado, las alas están dispuestas en un ángulo de aproximadamente 45° con respecto al cuerpo central.

Observaciones. Este espécimen es mucho más grande que el resto de las estructuras reproductivas encontradas en la Formación La Cantera. La longitud de las alas es tres veces la del cuerpo de la semilla.

Afinidad botánica y comparaciones. Estas semillas muestran una similitud morfológica con *Carpolithus* sp. 1, pero *Carpolithus* sp. 2 se diferencia, principalmente, debido a que sus alas son mucho más grandes que el cuerpo de la semilla. Durante el Cretácico Temprano, helechos y gimnospermas dominaron las áreas continentales. Las gimnospermas más diversas fueron Cheirolepidaceae, Caytoniaceae, Araucariaceae y Podocarpaceae (Dieguez, 2003). Por lo tanto, se sugiere que la planta productora de *Carpolithus* sp. 2 podría haber sido una gimnosperma, como Cupressaceae, Araucariaceae, Welwitschiaceae u otra gimnosperma, que producen semillas con dos alas iguales. Sin embargo, debido al estado de conservación, y al tratarse de un solo espécimen, fue difícil asignar con certeza a *Carpolithus* sp. 2 a cualquier taxón conocido.

Además, *C. fultoni*, presenta una mucrón apical, que también se encuentra en las semillas modernas de *Ginkgo biloba*. Por otro lado, *Carpolithus* sp. 2 se puede comparar con las semillas del Parque Provincial Dry Island Buffalo Cretácico Tardío, que a su vez son similares a *C. fultoni* (Koppelhus y Braman, 2010). Estas semillas tienen aproximadamente 5 mm de diámetro y difieren de *Carpolithus* sp. 2 que tienen

menos de 3 mm de diámetro. Por otra parte, en la Formación La Cantera no hay registros de ginkgoales hasta el momento.

Familia Insertae Sedis

Género Fósil *Carpolithus* Linnaeus emend. Seward, 1917.

Especie Tipo. *Carpolithus thalictroides* Brongniart, 1822

***Carpolithus* sp. 3**

(Figura 55)

Material estudiado. MIC-P862 y MIC-P863.

Dimensiones. 1 a 3 mm de diámetro.

Descripción. Semillas esféricas en corte transversal, sin estructuras externas aparentes. Se conservan como estructuras tridimensionales y su superficie ligeramente irregular sugiere una textura coriácea. No se observan caracteres anatómicos particulares.

Afinidad botánica y comparaciones. El registro fósil de semillas aisladas conservadas en tres dimensiones es muy pobre. Se han registrado semillas aisladas de la Formación Bullsbrook, Cretácico Temprano de Australia (McLoughlin, 1996). Estas semillas asignadas a *Carpolithus bullsbrookensis* se conservan de la misma manera que *Carpolithus* sp. 3, pero difieren de ella en su tamaño; *C. bullsbrookensis* tiene el doble de tamaño (5 mm de diámetro) que *C. sp. 3* (1 a 3 mm de diámetro). *Carpolithus bullsbrookensis* se ha encontrado frecuentemente en asociación con hojas de *Taeniopteris daintreei*, aunque no hay una conexión orgánica evidente.

Varios grupos de plantas, incluyendo Cycas, Bennettiales y otras gimnospermas como Pentoxylales, probablemente produjeron hojas similares a esta especie fósil (Taylor *et al.*, 2009). *Carpolithus* sp. 3 es comparable también a *Carpolithus* (*Ginkgoites*?) *fultoni* de la Formación Edmonton, Cretácico Tardío de Canadá (Bell, 1945), que se han encontrado asociados con las hojas de *Ginkgo*, por lo que se presume su afinidad con este género.

Familia Insertae Sedis

Género Fósil *Carpolithus* Linnaeus emend. Seward, 1917.

Especie Tipo. *Carpolithus thalictroides* Brongniart, 1822

***Carpolithus* sp. 4**

(Figura 56)

Material estudiado. MIC-P800, MIC-P820, MIC-P835, MIC-P837, MIC-P839, MIC-840, MIC-P842, MIC-P851, MIC-P853 y MIC-P864.

Dimensiones. El ancho promedio es de 1.02 mm (0.70 mm a 1.58 mm) y la longitud promedio es de 1.41 mm (1.05-2 mm) (Anexo II).

Descripción. Semillas pequeñas (<2 mm), elongadas y elípticas. Puntas apicales y basales redondeadas. Algunos especímenes muestran una mucrón (**m**) en el extremo apical. Además, tienen una línea longitudinal paralela al eje del cuerpo de la semilla, que puede interpretarse como una quilla (**k**).

Observaciones. Los especímenes de *Carpolithus* sp. 4 son muy pequeños en comparación con el resto de las estructuras reproductivas fósiles descritas en la

Formación La Cantera, y lamentablemente, no conservaron muchos caracteres anatómicos.

Afinidad botánica y comparaciones. La ausencia de caracteres de diagnóstico en *Carpolithus* sp. 4 no nos permitió asignar una afinidad botánica con certeza. Sin embargo, discutimos los posibles grupos que podrían haber producido estas semillas, en función del contenido paleobotánico de la unidad.

En cuanto al registro de **gimnospermas**, en la palinoflora de la Formación La Cantera están representados principalmente por granos plicados y rimulados. Diferentes tipos de polen de *Ephedra* con afinidad a Gnetales (alcanzando un pico de 29.6% en la base de la sección) son frecuentes junto con los granos monosulcados de los géneros fósiles *Cycadopites* y *Monosulcites*. *Classopollis* es un tipo de grano de polen producidos por una familia extinta de coníferas, las Cheirolepidiaceae que son abundantes (30%) en algunos niveles (Prámparo *et al.*, 2012; 2017, *en prensa*). Además, se han encontrado megafósiles vegetativos y reproductivos de *Ephedra* (Puebla *et al.*, 2017). Teniendo en cuenta lo mencionado anteriormente, *Carpolithus* sp. 4 podría ser producido por una planta del grupo de gimnospermas, teniendo en cuenta su dominio en la flora. Sin embargo, la afiliación de este tipo de semillas con angiospermas no podría descartarse.

Los frutos y semillas de **angiospermas** son desconocidos en la primera fase de la evolución del grupo (Valanginian-Hauterivian), y las floras más antiguas que contienen abundantes estructuras reproductivas de angiospermas son del Barremiano-Aptiano de Portugal (Friis *et al.*, 1999). Eriksson *et al.* (2000) analizaron 25 floras desde el Cretácico Temprano (Barremiense-Aptiense) hasta el Terciario Tardío (Plioceno

Superior) en las regiones de latitud media del Hemisferio Norte y sugirieron que un tamaño de semilla pequeño prevaleció hasta el Cretácico Tardío.

En la **Formación La Cantera**, las angiospermas dominan el registro macrofloral, incluidas las hojas y las estructuras reproductivas como las flores (Archanglesky *et al.*, 2009; Puebla, 2009, 2010). Sin embargo, los granos de polen de angiospermas están presentes en porcentajes bajos (2-24%) (Prámparo, 1999a). En base a lo mencionado anteriormente, y en el tamaño pequeño de los especímenes, *Carpolithus* sp. 4 podría estar relacionado también con el grupo de las angiospermas.

Material **INCERTAE SEDIS**

Estructuras reproductivas aisladas

(Figura 56)

Material estudiado. P417, P447, P324, P328, P403, P404, P405, P407, P408, P410, P413, P418, P424, P430, P431, P433, P436, P437, P444 y P445.

Descripciones. En este grupo se incluyen ejemplares que, por sus características morfológicas y morfométricas, no han podido ser incluidos en ninguno de los morfotipos estudiados. Esta falta de información morfológica ha imposibilitado sugerir una posible afinidad botánica.

Observaciones. Dicho material no se encuentra bajo el acrónimo de MIC-P, sino que presenta número de campo.

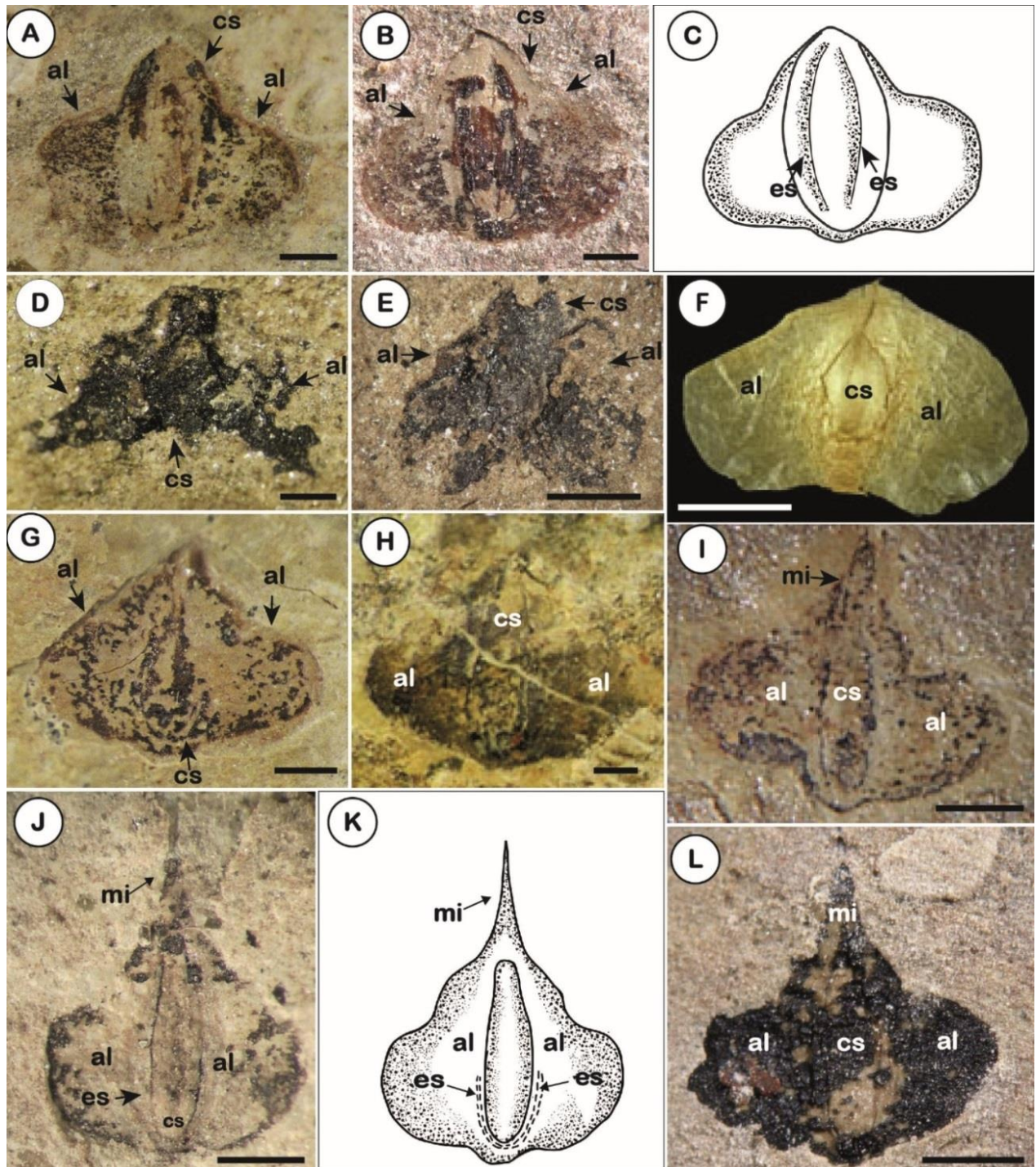


Figura 54. A–D, F–L. *Carpolithus* sp. 1. A–B. MIC–P846 y MIC–P822, con alas (al) cubriendo hasta la mitad del cuerpo de la semilla (cs). D. MIC–P828 señalando las alas y cuerpo de la semilla (cs). E. MIC–P829 ápice de un ala doblada. F. Semillas de *W. mirabilis* (Herbario del Inst. “Darwinion”). G–I. MIC–P816 y MIC–P815, alas bordeando el cuerpo. I. MIC–P813, ápice con una proyección correspondiente al tubo micropilar (mi). J. MIC–P810, con estriaciones (s). L. MIC–P821. Escala: A–B, D, G–H= 0.5 mm; E–F, I–J, L= 1mm

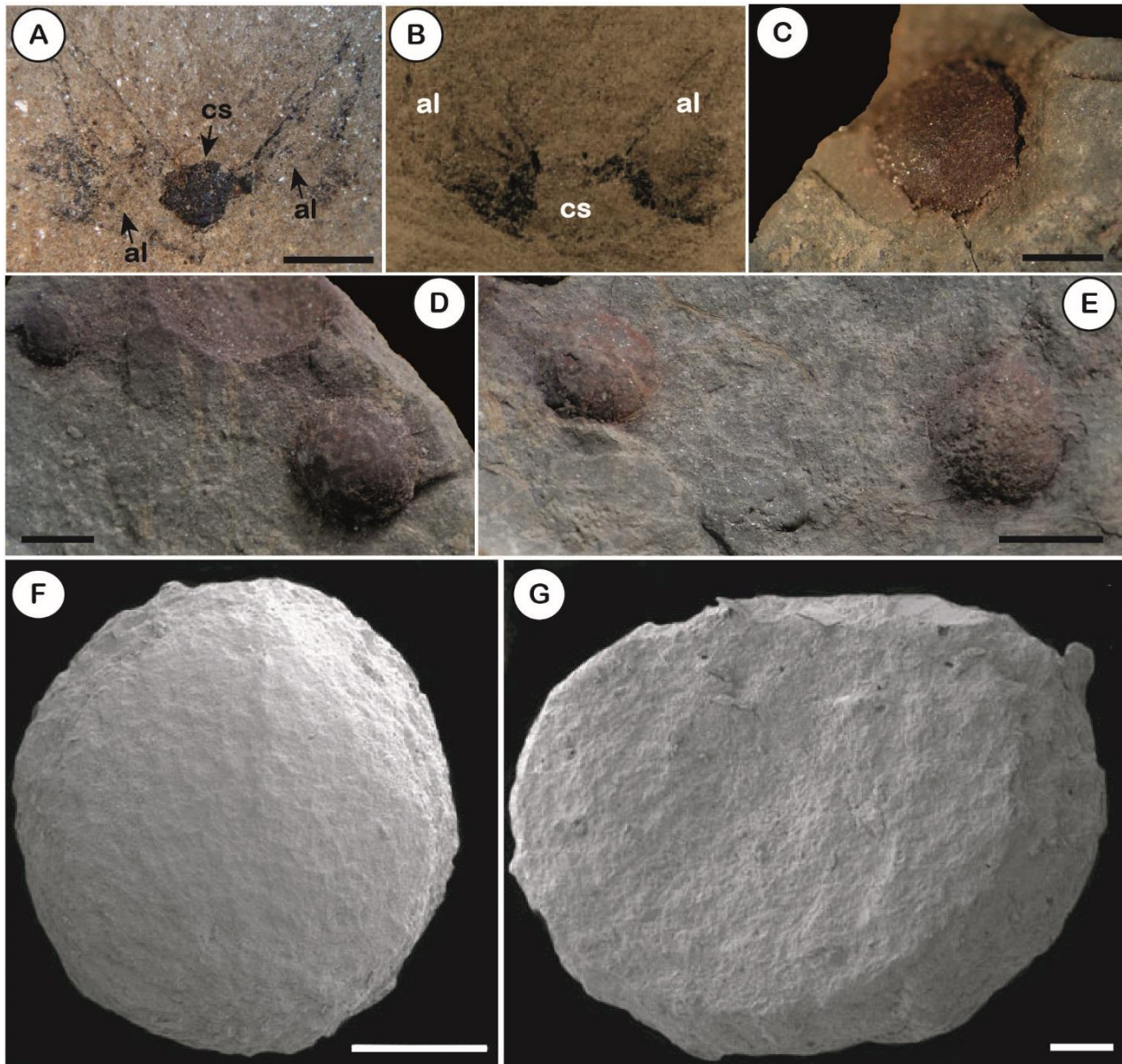


Figure 55. **A–B.** *Carpolithus* sp. 2, espécimen MIC–P831, parte y contraparte, señalando las alas (**al**) que se encuentran dispuestas en un ángulo de 45° con respecto al eje longitudinal del cuerpo (**cs**) de la semilla. **C–G.** *Carpolithus* sp. 3. **D–E.** Espécimen MIC–P862, mostrando dos semillas. **D.** Espécimen MIC–P863, semillas preservadas en moldes de tres dimensiones en el sedimento **F–G.** Imágenes del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de semillas que se pudieron aislar del sedimento, no se pudo apreciar ningún tipo de ornamentación. Escala: **F**=1 mm, **E**= 1.5 mm, **C–D**, **G**=2 mm, **A**=3 mm.

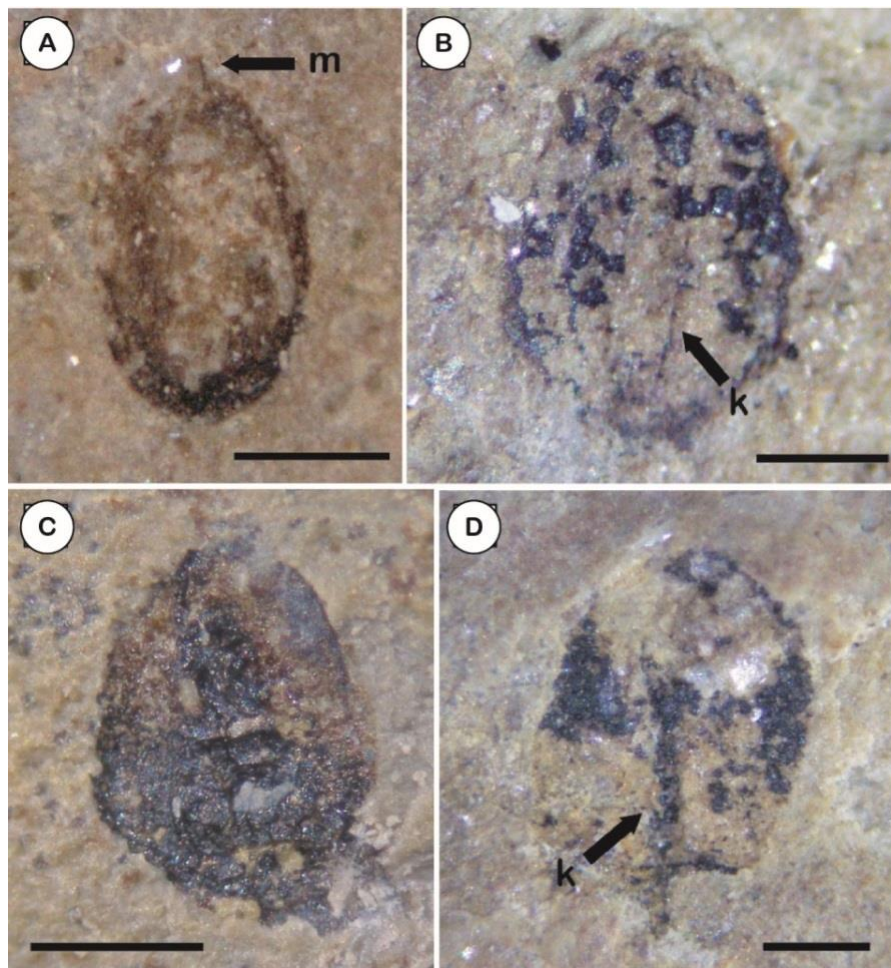


Figura 56. A-D *Carpolithus* sp. 4. **A.** Espécimen MIC-P800, se observa un mucrón (m) en la parte apical de la semilla. **B.** Espécimen MIC-P851, con quilla longitudinal (k). **C.** Espécimen MIC-P820. **D.** Espécimen MIC-P837, mostrando una quilla longitudinal (k). Escala = 0.5 mm.

VI.4. Discusión y Conclusiones

El estudio de estructuras reproductivas fósiles de la Formación La Cantera, ha permitido reconocer una inesperada diversidad de semillas. Los fósiles que se describen en este capítulo (excepto los referidos a *Ephedra canterata*) son presentados por primera vez para la formación y por lo tanto, importantes para completar el estudio paleoflorístico de la región. Se describen cuatro especies diferentes de *Carpolithus* sp. (*Carpolithus* sp.1-

4), nuevos especímenes asignados a *E. canterata* recientemente publicado por Puebla *et al.*, (2017) y algunos ejemplares son incluidos en *Incertae sedis*.

Se resume un primer intento de afinidad botánica precisa del material estudiado. *Carpolithus* sp. 1 podría estar relacionado con Cupressaceae o con las semillas aladas de *Welwitschiaceae*, en base a la comparación de los especímenes estudiados con similares reportados en la literatura, pero su preservación como impresiones o compresiones delgadas excluye una comparación anatómica detallada. Es importante mencionar que no existen evidencias (macro y microflora) de la presencia de Cupressaceae en la Formación La Cantera hasta el momento. Por otro lado, el hallazgo de *E. canterata* y la presencia de abundantes y diversos granos de polen poliplicados confirman la presencia de restos de Gnetales en la Cuenca San Luis. Entre estos granos poliplicados, algunos presentan una apertura longitudinal que probablemente podría describirse mejor como el tipo de polen de *Welwitschia* (Puebla *et al.*, 2017). Esta información nos proporciona más evidencia de este grupo en la cuenca de San Luis, pero no lo suficiente para asegurar una afinidad botánica con certeza para *Carpolithus* sp. 1.

Carpolithus sp. 2 también puede pertenecer a *Welwitschiaceae*, *Cupressaceae*, así como a otras familias que producen semillas aladas, pero como es un solo espécimen y carece de caracteres morfológicos más precisos, no fue posible una asignación más específica.

Carpolithus sp. 3 presenta las mismas dificultades que en el caso de *Carpolithus* sp. 2, la falta de caracteres anatómicos específicos para una afinidad botánica precisa. Más allá de esto, *Carpolithus* sp 3 se comparó con *Carpolithus bullsbrookensis* con una

probable afinidad botánica a varios grupos de plantas, incluyendo Cycadales, Benettiales y otras gimnospermas como Pentoxylales. Además, *Carpolithus* sp 3 se comparó con *Carpolithus (Ginkgoites?) fultoni* que tiene el mismo tipo de preservación y una probable afinidad con *Ginkgo*. En la microflora de la Formación La Cantera, los granos de polen monosulcados de los géneros *Cycadopites* y *Monosulcites* son frecuentes y están relacionados con el grupo de Cycadales / Benettiales / Ginkgoales, pero son difíciles de diferenciar entre sí.

En el caso de *Carpolithus* sp. 4, las semillas son muy pequeñas y la ausencia de caracteres diagnósticos no permiten su asignación con certeza. Sin embargo, se propuso posibles grupos que habrían producido estas semillas. *Carpolithus* sp. 4 podría tener afinidad con las angiospermas y las gimnospermas; basado principalmente en la evidencia fósil de los miembros de ambos grupos en la Formación La Cantera.

Las semillas y frutos cretácicos son generalmente de tamaño pequeño (Tiffney, 1984), como los recuperados de la Formación La Cantera. Varios autores han mostrado una correlación entre hábito, hábitat y tamaño de semilla. Observaron que las plantas efímeras de hábitats abiertos o inestables generalmente producen muchas semillas pequeñas que pueden dispersarse ampliamente, a menudo por mecanismos abióticos (Salisbury, 1942, Harper *et al.*, 1970; Silvertown, 1981; Tiffney, 1984). Las semillas de la Formación La Cantera son pequeñas y probablemente se dispersaron por agentes abióticos, ya que los únicos informes de grupos de insectos registrados en la cuenca, corresponden a insectos acuáticos (Petrulevičius *et al.*, 2010; Arcucci *et al.*, 2014). Además, *Carpolithus* sp. 1 y 2 presentan expansiones alares, y en las plantas modernas este carácter corresponde a la expansión del episperma, indicativo de una

adaptación a la dispersión por el viento (anemocoria) o el agua (hidrocoria) (Dimitri, 1978).

El estudio de las semillas aladas es interesante porque su morfología puede darnos información de su dispersión. En estudios recientes, se ha observado que las semillas pequeñas proporcionan muy poca reserva de nutrientes a las plántulas en germinación, por lo que las plántulas generalmente solo sobreviven en hábitats abiertos y soleados. Sin embargo, la gran cantidad y amplia dispersión de estas semillas aumentan la probabilidad de que algunas plántulas germinen en hábitats adecuados (Tiffney, 1984; Moles *et al.*, 2005a; Sims, 2012).

Los abundantes registros de diferentes restos fósiles relacionados con *Ephedra* en la Formación La Cantera (indicativo de condiciones áridas, incluso áridas) en asociación con abundante polen termófilo (*Classopollis*), rocas sensibles al clima, yeso primario y grietas de desecación frecuentes, sugieren una marcada estacionalidad en el área durante su depositación (Arcucci *et al.*, 2015; Prámparo, 1999b; Puebla *et al.*, 2017; Prámparo *et al.*, 2017). La abundancia de semillas de pequeño tamaño recuperadas de la Formación La Cantera y sus caracteres morfológicos (como presencia de alas) podrían revelar mecanismos de dispersión que refuerzan las condiciones áridas en la cuenca durante el Aptiano.

CAPÍTULO VII:

ANÁLISIS CLADÍSTICO

VII.1. Introducción

VII.2. Antecedentes

VII.2.1. Posición filogenética de Gnetales

VII.2.2. Posición filogenética de las especies de *Ephedra*

VII.2.3. Dificultades en el estudio de los megafósiles de *Ephedra*

VII.2.3.1. Nomenclatura

VII.2.3.2. Morfología

VII.2.4. Aspectos Evolutivos de *Ephedra*

VII.2.5. Análisis Cladístico

VII.3. Metodología

VII.3.1. Elección de caracteres

VII.3.1.2. Codificación y Descripción de los caracteres

VII.4. Resultados

VII.4.1. Relaciones y Posición Filogenética de *E. canterata*

VII.5. Discusión

VII.5.1. Evolución de los estróbilos ovulíferos en *Ephedra*

VII.6. Conclusiones

VII.1. Introducción

El clado de Gnetales actuales comprende tres familias monotípicas: la familia basal Ephedraceae (*Ephedra*) que es hermana del clado que incluye a Gnetaceae (*Gnetum*) y Welwitschiaceae (*Welwitschia*).

En este Capítulo se analizan las hipótesis filogenéticas sobre las relaciones de parentesco que puedan resultar del análisis filogenético preliminar, donde se incluye las únicas dos especies fósiles: *Ephedra canterata* de la Cuenca de San Luis y *E. verticillata* de Cuenca austral, junto a las especies actuales de América del Sur. Si bien incluir fósiles en las filogenias con representantes actuales puede causar algunos inconvenientes metodológicos, ya que los taxones fósiles son de naturaleza fragmentaria y presentan ciertos sesgos tafonómicos, la inclusión de los mismos en un contexto filogenético también permite obtener mayor información de su relaciones filogenéticas y procesos evolutivos (Crane, 1985; 1988; Doyle y Donohue 1992; Nixon *et al.*, 1994, Crane *et al.*, 2004).

VII.2. Antecedentes

VII.2.1. Posición filogenética de Gnetales

Las Gnetales se encuentran entre los clados más estudiados y discutidos sistemáticamente y han estado implicados tanto en la filogenia de las coníferas como en el origen de las plantas con flores (Doyle 1998, Mathews 2009). Sin embargo, ellas son uno de los clados más enigmáticos de los espermatófitos ya que presentan una

combinación única de caracteres morfológicos distintivos tales como doble envoltura de la semilla, elementos de vasos crivados, entre otros (Chamberlain, 1935; Eames, 1952; Friis *et al.*, 2007, 2011; Rothwell *et al.*, 2009; Rothwell y Stockey, 2013).

Durante mucho tiempo la historia evolutiva de las Gnetales fue poco conocida. Crane (1996) hizo una revisión del grupo, pero en ese momento se conocían pocos registros de mega y mesofósiles. Posteriormente, numerosos y diversos fósiles de Gnetales han sido descubiertos en casi todos los continentes, y la gran mayoría provienen de un breve periodo de tiempo en el Cretácico Temprano (Rydin y Hoorn, 2016). Algunos autores proponen sin embargo que el clado es mucho más antiguo y que podría haberse originado en el Pérmico (Wang, 2004).

Los análisis sistemáticos de caracteres morfológicos normalmente colocan a las Gnetales como grupo hermano de las plantas con flores (angiospermas), basándose en características aparentemente similares, como la doble fertilización y los componentes del sistema de conducción, entre otras características (Doyle y Donoghue, 1992, Nixon *et al.*, 1994; Friedman, 1996; Doyle, 1998; Friis *et al.*, 2007; Rothwell *et al.*, 2009). Esta hipótesis fue apoyada por varios estudios filogenéticos de plantas con semillas utilizando datos morfológicos (Crane, 1985; Doyle y Donoghue, 1986; Doyle, 1996). Los estudios moleculares más recientes sin embargo han sugerido una relación más cercana de las Gnetales a las coníferas o han colocado a este orden, en una posición basal entre los grupos de plantas de semillas (Bowe *et al.*, 2000; Chaw *et al.*, 1997, 2000; Rydin *et al.*, 2002). La posición de Gnetales cerca o dentro de las Coniferales sería la más consistente de acuerdo con otros análisis previamente publicados (por ejemplo, Chaw *et al.*, 2000; Wu *et al.*, 2011; Ruhfel *et al.*, 2014). En estudios recientes, han postulado que la posición filogenética de este grupo tendría una mayor resolución,

si se realizaran análisis más amplios de secuencias genómicas y un nuevo examen de la morfología y el desarrollo de los taxones fósiles (Huang *et al.*, 2004).

Con la inclusión de las Gnetales fósiles en los análisis filogenéticos realizados con representantes actuales, la clasificación se modifica y Gnetales forma un clado junto a las angiospermas (Crane, 1985; Doyle y Donoghue, 1986, 1992; Nixon, *et al.*, 1994), denominadas como grupo Antófitas (Doyle y Donoghue, 1987). Esta relación entre angiospermas y Gnetales eventualmente se resolvería utilizando solo datos moleculares, combinando datos de varios genes e identificando de este modo cambios estructurales en los grupos estudiados. Sin embargo, el análisis morfológico seguirá siendo necesario para integrar los fósiles en el árbol de taxones actuales, que resulta esencial para comprender cómo se originaron los grupos actuales y sus estructuras (Doyle, 1998).

Por lo tanto, el origen evolutivo y las relaciones filogenéticas de las Gnetales dentro de las plantas con semillas, sigue siendo un tema de controversia, y los megafósiles con conos ovulíferos preservados son elementos clave para descifrar la evolución temprana del orden y su relación con otras plantas de semillas (Yang *et al.*, 2013).

VII.2.2. Posición filogenética de las especies de *Ephedra*

Los análisis morfológicos y moleculares de las relaciones dentro del orden Gnetales han sido congruentes en la colocación de *Ephedra* como grupo hermano de *Gnetum* y *Welwitschia*, donde *Ephedra* ocupa una posición basal, mientras que *Gnetum* y *Welwitschia* son grupos hermanos más derivados (Friedman, 1996; Doyle, 1998; Huang *et al.*, 2004; Rothwell *et al.*, 2009; Rudall *et al.*, 2011).

Se han realizado varios estudios filogenéticos de las especies de *Ephedra* incluyendo la morfología de algunas partes de la planta (Yang, 2010; Bolinder *et al.*, 2015a y b). Bolinder *et al.* (2015a) realizaron estudios filogenéticos utilizando solo la morfología de los granos de polen de las especies modernas de *Ephedra*. Como resultado, se identificaron dos linajes distintos en base a las diferencias en el pseudosulco: pseudosulco sin ramificar (tipo ancestral) presente en las especies mediterráneas y sudamericanas, y pseudosulco ramificado (tipo derivado) que quizás haya aparecido en el grupo dos veces de forma independiente; una vez en el clado donde se encuentran las especies asiáticas y otra, en el clado donde están todas las especies norteamericanas, excepto *E. pedunculata*.

En base a los resultados de un estudio realizado con datos moleculares (Stewart y Rothwell, 1993; Rydin *et al.*, 2004), que incluyó un modelo de tasas no correlacionadas y una calibración basada en fósiles de *Ephedra*, se revelan que las características compartidas con los fósiles se encuentran en los clados existentes. Estos resultados permitieron suponer que las especies modernas de este género han conservado dichas características reproductivas desde hace cerca de 110 millones de años. Considerando de este modo un origen reciente para las especies modernas, esta deducción implicaría que los fósiles de *Ephedra* del Cretácico, eran miembros de un linaje hermano extinto y que ninguna innovación morfológica caracterizó la segunda diversificación (Rydin *et al.*, 2004).

Recientemente, se ha estimado para el género *Ephedra* una variedad de edades, que van desde los 8 hasta los 32 M.a, utilizando datos de secuencias moleculares ribosomales (rbcL) (Stewart y Rothwell, 1993; Rydin *et al.*, 2004) y de 10 a 14 M.a bajo un estricto reloj molecular (Won y Renner, 2006). De la misma manera se calculan

cerca de 26-38 M.a de antigüedad para el género *Gnetum* (Won y Renner, 2006). Algunos autores sugieren que las semillas fósiles del Cretácico se asemejan a las especies actuales de *Ephedra* y pueden fechar la divergencia del grupo de *Ephedra* en 125 M.a (Yang *et al.*, 2005; Rydin *et al.*, 2006). Estas estimaciones y los recientes descubrimientos paleobotánicos han provocado una amplia discusión sobre la aparición del género moderno de *Ephedra* y sus implicancias (Yang *et al.*, 2005; Rydin *et al.*, 2006; Friis *et al.*, 2009).

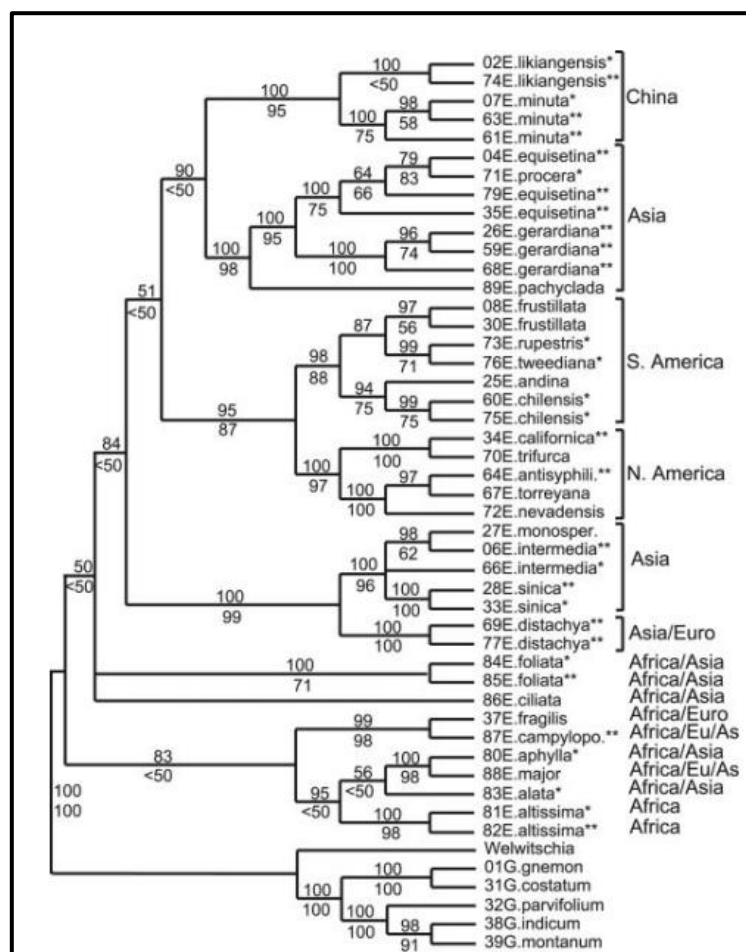


Figura 57. Cladograma de las especies actuales de *Ephedra* basado en un análisis bayesiano de cinco regiones de los genomas nucleares y cloroplastos (18S, 26S, ITS, rbcL, y rps4). En las especies marcadas con * y ** fueron examinadas la superficie interna de la envoltura externa. Tomado de Rydin *et al.*, 2004

VII.2.3. Dificultades en el Estudio de los Megafósiles de *Ephedra*

VII.2.3.1 Nomenclatura

En ocasiones, la obtención de los caracteres en los especímenes fósiles resulta complicado, debido a su naturaleza fragmentaria y al estado de preservación de los mismos (Yang, 2007, Rydin *et al.*, 2006). Además de las dificultades en la observación de los caracteres morfológicos, también se le suma la problemática en la nomenclatura de algunos taxones fósiles (Yang, 2005). Por ejemplo, el caso del género *Ephedrites* que se consideró con afinidad a Gnetales, pero posteriormente se reconoció como un miembro de la familia Loranthaceae (Wu *et al.*, 1986). Por eso mismo, Yang (2007) afirma que es de suma importancia el estudio detallado de las características de las estructuras reproductivas, tales como tipo, número y disposición de las brácteas y número de semillas. Dicho autor afirma que, de esta manera se podrían evitar errores lo aseguraría más adecuada interpretación de los restos fósiles.

VII.2.3.2 Morfología

Las especies americanas de *Ephedra* son monofiléticas y pudieron haberse originado dentro de un clado asiático. Las especies americanas de *Ephedra* comprenden dos grupos bien respaldados: un clado sudamericano y otro norteamericano. La división entre estos clados ocurrió aproximadamente hace 25 millones de años, mucho antes del cierre del Istmo de Panamá (Fig. 58). En general, la historia biogeográfica del género *Ephedra* parece estar dominada por la dispersión a larga distancia, pero se necesitan estudios a mayor escala para probar esta hipótesis (Rydin *et al.*, 2004; Ickert-Bond *et al.*, 2009).

Meyer (1846) fue el primero en proponer un sistema de clasificación para *Ephedra*, en donde dividió el género en dos secciones: *Ephedra* sección *Discostoma* y *Ephedra* sección *Plagiostoma*. Para realizar dicha división se basó principalmente en diferencias morfológicas, como el estróbilo ovulífero, el número de estróbilos por nodo y el tubo micropilar. En la sección *Plagiostoma* el ápice del tubo polínico es oblicuo y se encuentran por nodo de 2 a 4 estróbilos ovulíferos, mientras que en la sección *Dicostoma* (en la cual sólo se encuentran las especies sudamericanas de *E. americana* y *E. tweediana*) el ápice del tubo polínico es truncado y existen de 5 a 6 estróbilos ovulíferos por nodo. El sistema de Meyer (1846) dejó de ser utilizado, ya que ambos tipos de ápices del tubo polínico se han encontrado en la misma especie para *E. tweediana*, según observaciones realizadas por el mismo Meyer (1862) en un trabajo posterior al de esta clasificación (Huang *et al.*, 2005).

Stapf (1889) clasificó el género *Ephedra* en 3 secciones en base a la textura de las brácteas del estróbilo ovulífero. Sección: *Alatae*, *Asarca* y *Pseudobaccatae* (= sección *Ephedra*). En la sección *Alatae* se incluyen seis especies con brácteas membranosas con extensiones en forma de alas (en el estróbilo maduro) que a su vez se dividen en dos "tribus": *Tropidolepides* constituido por tres especies del Viejo Mundo (Europa y Asia) con brácteas maduras endurecidas a lo largo del nervio medio y *Habrolepides* con tres especies del Nuevo Mundo con brácteas maduras endurecidas solamente en el área central del nervio. En la sección *Pseudobaccatae*, las especies tienen brácteas carnosas en el estróbilo ovulífero maduro, y en esta sección se incluye la mayoría de las especies del género, las cuales fueron reconocidas como cuatro "tribus": *Scandentes*, *Pachycladae*, *Leptocladae* y *Antisyphiliticae*, en función del hábito de la planta y de su distribución geográfica. En la tercera y última sección corresponde

a *Asarca*, donde sus representantes poseen características intermedias a las especies que se encuentran en las dos secciones anteriormente descritas. Dichas características corresponden a las brácteas del estróbilo ovulífero de las especies de la sección *Asarca*, que son de aspecto membranoso pero no presentan extensiones alares como en la sección *Alatae*. Solo dos especies del noroeste de los Estados Unidos, *Ephedra californica* Waton y *Ephedra aspera* Engelman ex Watson, fueron incluidas a esta sección.

Otros dos sistemas de clasificación del género *Ephedra*, posteriores al de Stapf (1889), fueron propuestos, años más tardes, por Mussayev (1978) y Freitag y Maier-Stolte (1994). Además de las tres secciones reconocidas por Stapf (1889), Mussayev (1978) reconoció dos secciones más: la sección *Scandentes* y la sección *Monospermae*. Debajo de cada sección, Mussayev (1978) también reconoció subsecciones basadas en la distribución geográfica. Por ejemplo, cada una de sus secciones *Alatae*, *Ephedra* y *Monospermae* se dividió en dos subsecciones, representando las especies del Nuevo Mundo y del Viejo Mundo.

Freitag y Maier-Stolte (1994), propusieron una nueva clasificación para las especies de *Ephedra* del sudoeste de Asia y las regiones adyacentes, donde reconocieron cuatro grupos sin rango formal, el grupo "Alatae" equivalente a la sección *Alatae* de Stapf (1889), el grupo "Sarcocarpae", especies con brácteas ovulíferas carnosas con márgenes hialinos, el grupo "Sarcocarpae", especies con brácteas fusionadas por 1/3-3/5 de su longitud, el grupo "Fragilis", en el cual las especies presentan las brácteas ovulíferas carnosas y casi completamente fusionadas y por último el grupo "Distachyae", donde las brácteas de esta especies son carnosas y se fusionana 1/3-4/5 de su longitud.

A través del tiempo, varios autores han considerado otro tipo de clasificación informal incorporando más caracteres reproductivos y en algunos han sumado caracteres biogeográficos (Yang, 2013). Yang (2011) e Ickert-Bond y Rydin (2011) han reconocido tres grupos morfológicos bien definidos en *Ephedra*, basados en caracteres cuticulares de semillas: el tipo lamelado (por ejemplo, *E. rhytidosperma* Pachomova), el tipo papilado (por ejemplo, *E. equisetina* Bunge) y el tipo liso o tipo estriado reticulado (por ejemplo. *E. sinica* Stapf).

Sin embargo, el sistema de clasificación de *Ephedra* más utilizado es el propuesto por Stapf (1889), quien dividió el género en tres secciones basadas en las características presentes en los conos ovulíferos y la inclusión de "tribus" que son equivalentes a las subsecciones o series modernas tal como se definen en el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter *et al.*, 2000).

VII.2.4. Aspectos Evolutivos de *Ephedra*

La evolución morfológica del género *Ephedra* puede explicarse utilizando la información de los megafósiles, debido a que estos poseen caracteres evolutivamente importantes que permiten la generalización, aunque algunos parámetros importantes necesitan ser reconstruidos y clarificados en esta familia

Yang (2010), realizó un estudio morfométrico proponiendo un modelo evolutivo a partir de la utilización de caracteres de los órganos reproductivos: los estróbilos ovulíferos y polínicos. Sin embargo, en la mayoría de los fósiles, la posición de las brácteas y el número de conos ovulíferos no se puede apreciar exactamente debido al estado de conservación de los mismos, por lo que resulta difícil realizar un análisis

comparativo entre las especies de megafósiles de Asia, Europa, América del Norte y América del Sur. Sumado a esto, los fósiles de semillas provenientes de Europa y América del Norte se encuentran carbonizados y aquellos que proceden de Asia y América del Sur se encuentran como compresiones, resultando difícil establecer comparaciones entre ellos (Yang, 2010). Por otra parte, algunos caracteres macroscópicos variables como el número de hojas por nodo, el estróbilo ovulífero, el grado de fusión de los microsporangióforos, que si bien resultan de valor filogenético, se encuentran sujetos a una considerable variación intraespecífica, por lo tanto pueden comportarse como caracteres homoplásicos para el género (Huang, 2000).

Los estudios comparativos realizados en base a las estructuras femeninas (como estróbilos ovulíferos y semillas) sugieren que *Ephedra* tiene tres características distintas de dispersión en las semillas relacionadas a los tres tipos de brácteas; brácteas membranosas, brácteas coriáceas y brácteas carnosas (Hollander y Wall, 2009). En base a estos estudios se han establecido diferentes hipótesis de dispersión. Una de las hipótesis postula que las especies del Nuevo Mundo se dividieron en clados norteamericanos y sudamericanos, hace aproximadamente 25 M.a (Ickert-Bond *et al.*, 2009). De este modo, los resultados reflejan que el centro de dispersión tuvo lugar entre América Central y América del Sur, antes del cierre del Istmo de Panamá durante el Oligoceno o el Mioceno (Saslis-Lagoudakis *et al.*, 2008). Otra de las hipótesis postula que, por otra parte, la dispersión de las semillas de las especies de *Ephedra* que presentan estróbilos carnosos, pudo haber sido facilitada por animales (endozocoria), y por el contrario, las especies con brácteas ovulíferas membranosas, estarían adaptadas a la dispersión por el viento (anemocoria) (Stapf, 1889). Las especies que presentan este tipo de dispersión suelen habitar en hábitats marginales, como desiertos áridos o

lagos salados, donde hay una reducción de organismos que pueden llevar a cabo la dispersión (Danin, 1996).

Las brácteas de los estróbilos ovulíferos de *E. aspera*, *E. californica*, *E. funerea*, *E. nevadensis* y *E. viridis* de América del Norte, no se consideran totalmente carnosas ni membranosas. En estos taxones con este tipo de estructuras intermedias, a menudo, los estróbilos ovulíferos se acumulan en la base del tallo, y se han observado a roedores como dispersantes de semillas (Ickert-Bond, 2003; Ickert-Bond y Wojciechowski, 2004; Hollander *et al.*, 2009). En base a estos datos Ickert-Bond *et al.*, (2009) han propuesto una hipótesis sobre la rutas de dispersión del género *Ephedra* (Fig. 58).

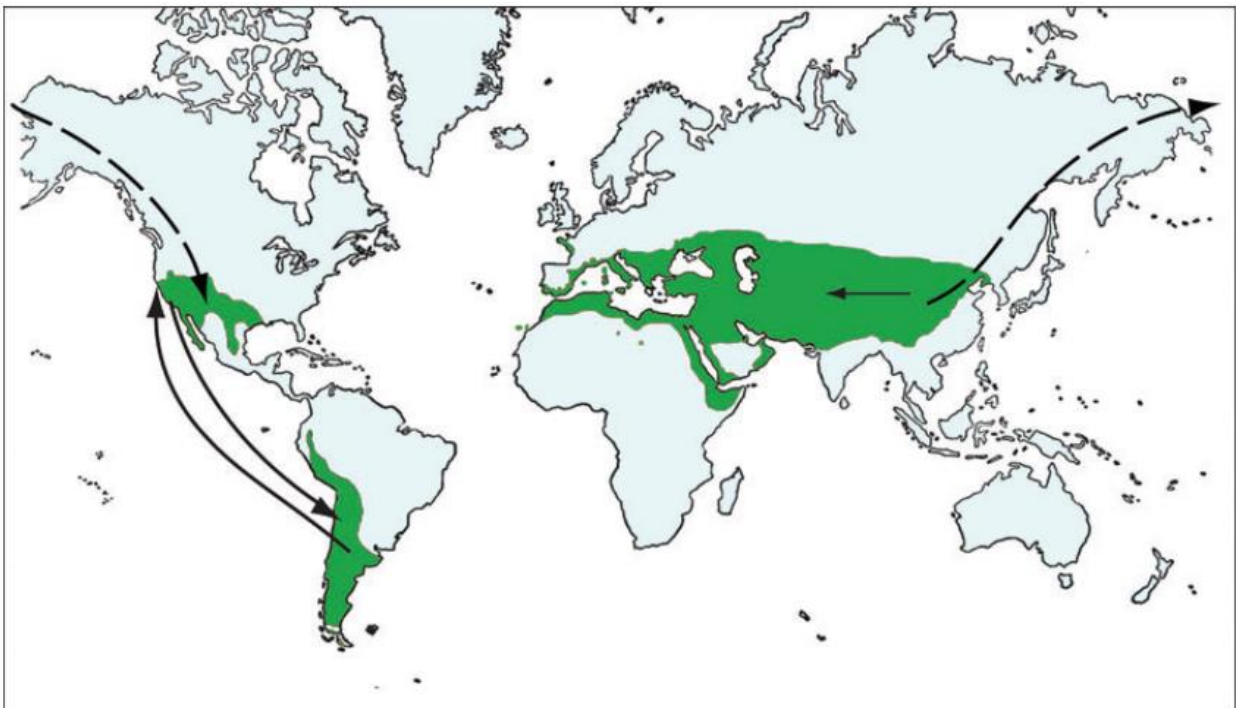


Figura 58. Distribución del género *Ephedra* actual (sombreado verde) e hipótesis de rutas de dispersión intercontinentales (flechas sólidas) e intracontinentales (flechas discontinuas). Tomado de Ickert-Bond, 2009.

VII.2.5. Análisis Cladístico

El cladismo es un método utilizado en la sistemática filogenética basado principalmente en establecer relaciones de parentesco entre organismos, cuyos orígenes son atribuidos al entomólogo Hennig (1965, 1966). Los principios y teorías del cladismo fueron posteriormente reformuladas por Eldredge y Cracraft (1980); Platnick (1979; 1982; 1986).

El postulado básico del cladismo se basa en que solo los grupos monofiléticos, es decir aquellos que incluyen al ancestro en común y a todos sus descendientes, pueden ser considerados como entidades históricas (Hennig, 1966; Platnick, 1982). La base lógica para inferir o determinar la monofilia de un grupo, es el hallazgo o reconocimiento de uno o más caracteres homólogos restringidos a dicho grupo (caracteres derivados o sinapomorfías). Sobre la base de caracteres compartidos, los taxones se ordenan de acuerdo con un patrón jerárquico, representado gráficamente por un cladograma (Hennig, 1966).

Cada cladograma es una hipótesis que postula las relaciones de parentesco entre los taxones considerados en un análisis filogenético (Hennig, 1966). En resumen, los siguientes principios del cladismo serían los siguientes: 1) la jerarquía natural puede ser observada y representada en un diagrama arborescente o cladograma, 2) cada carácter posee un estatus diferente de acuerdo al nivel jerárquico en el que se distribuye, 3) la congruencia de caracteres posibilita distinguir entre homologías (sinapomorfías) y homoplasias; 4) el criterio de parsimonia o simplicidad maximiza la congruencia entre caracteres y 5) las taxones terminales deben constituir grupos monofiléticos (Morrone, 2000).

La incorporación de material fósil en los análisis cladísticos resulta imprescindible para comprender las relaciones filogenéticas y procesos evolutivos de los organismos y nos permite determinar la condición ancestral o derivado de los caracteres que observamos en los representantes actuales, e inclusive observar características ausentes, así de este modo, permiten establecer relaciones filogenéticas (Farjon, 2010). Sin embargo, la inclusión de los taxones fósiles también significa que el análisis presente poco soporte debido a la ausencia o mala preservación de algunas de sus características morfológicas (Yang, 2010).

El análisis filogenético intenta obtener la hipótesis más simple, es decir, aquella que explica la totalidad de los datos con el menor número posible de procesos evolutivos. Esto no implica necesariamente suponer que la evolución deba haber transcurrido a través de los caminos más cortos, pero es una manera de obtener una hipótesis preliminar sobre la que desarrollar trabajos más profundos (Wiley, 1981).

El objetivo principal de este capítulo consistió en la realización de un análisis filogenético incluyendo especies actuales y fósiles provenientes de América del Sur y analizar la posición filogenética del taxón fósil *E. canterata*.

VII.3. Metodología

Para llevar a cabo el análisis filogenético se confeccionó una matriz (Fig. 59) utilizando el programa de Mesquite (Maddison y Maddison, 2011) versión 3.04. Dicha matriz contó con 15 taxones y 28 caracteres morfológicos; de los cuales 23 son binarios y 5 son multiestados. Del total de caracteres codificados, 9 están relacionados con la morfología de las semillas, 7 con el estróbilo ovulífero, 5 con el estróbilo polínico, 3 con

la parte vegetativa y 3 con los granos de polen. Se consideraron como grupos externos a los géneros de Gnetales: *Welwitschia* y a *Gnetum*. Los taxones incluidos en el análisis están representados por once especies actuales de *Ephedra* distribuidas en América del Sur y dos taxones fósiles de *Ephedra* de Argentina; uno es el fósil objeto de nuestro estudio (*E. canterata*) y otro fósil es *Ephedra verticillata* (Grupo Baqueró) (Cladera *et al.*, 2007).

Los caracteres morfológicos que se utilizaron como base de este estudio, se obtuvieron a partir de la observación minuciosa del material fresco, recolectado en la provincia de San Luis, para las tres especies nativas modernas (*E. triandra*, *E. americana* y *E. ochreatea*), del material de los herbarios visitados (*E. frustillata*, *E. breana*, *E. rupestris*, *E. multiflora*, *E. boelckeii*, *E. chilensis*, *E. tweediana*, *Welwitschia mirabilis*) y de Herbarios Digitales (*E. gracilis* y *Gnetum*) que se encuentran disponibles en la Web: Herbario del Instituto Darwinion, Flora del Cono Sur, catálogos de plantas Vasculares (<http://www.darwin.edu.ar>) y Plant Systematics (<http://www.plantsystematics.org/>).

El análisis filogenético se llevó a cabo utilizando el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008). La matriz de datos se analizó utilizando el procedimiento de pesos iguales. El análisis se realizó con una búsqueda de numeración implícita. Para evaluar la robustez de las ramas de los árboles obtenidos se utilizó el soporte de Bremer (Bremer, 1994; Goloboff y Farris, 2001) y re-muestreo de Bootstrap con 100 réplicas. Se calcularon los índices de consistencia y retención.

VII.3.1. Elección de caracteres

La mayoría de los caracteres codificados y las descripciones de los mismos que se utilizaron para el análisis filogenético provienen de la literatura (Nixon *et al.*, 1994; Doyle, 1996; Yang, 2013). Varios de estos caracteres fueron modificados o redefinidos para este análisis. Por otra parte, novedosos caracteres morfológicos provenientes de las estructuras reproductivas y vegetativas, son propuestos en esta Tesis Doctoral.

VII.3.1.2. Codificación y Descripción de los caracteres

0-SUPERFICIE DE LA SEMILLA: Lisa (0), papilada (1), lamelada (2).

Carácter tomado de Yang (2014), en donde se dividió a las 54 especies actuales en tres tipos (lamelada, papilada y lisa) según la micromorfología cuticular de la envoltura externa de la semilla. La mayoría de las especies sudamericanas presentan una micromorfología del tipo S (lisa 0).

1-NÚMERO DE SEMILLA POR ESTRÓBILO: tres (0), dos (1), uno (2).

Carácter tomado de Yang (2014). El mismo autor propone un modelo evolutivo donde la tendencia evolutiva es la reducción del número de óvulos por estróbilo ovulífero.

2-COLORACIÓN DE LA SEMILLA: castaña oscura (0), castañas clara (1).

Carácter tomado de Doyle (1996), utilizado también en Yang (2013), para los taxones fósiles este carácter no se puede valorar.

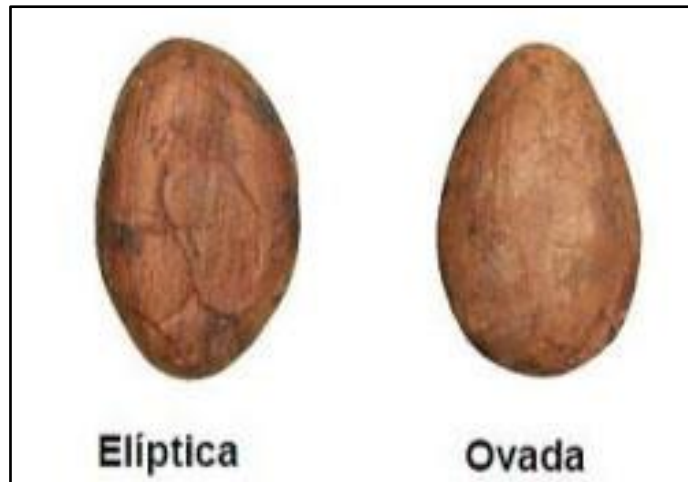
3-ALA DE LA SEMILLA: ausente (0), presente (1).

Carácter que se propone para este análisis, ya que representa un carácter de valor taxonómico y se ha tomado de las claves taxonómicas utilizado para identificar a los géneros actuales. En semillas de *Ephedra* como en *Gnetum* esta característica está

ausente, solo está presente en *Welwitschia*.

4-FORMA DE LA SEMILLA: ovoide (0), elipsoidal (1)

Carácter modificado de Yang (2014), para este análisis se tomó como estado de carácter la forma lanceolada de la semilla, estado que es codificado para las especies norteamericanas y europeas.



5-ÁPICE DE LA SEMILLA: romo (0), acuminado (1).

Carácter tomado de Doyle (1996). En el estado 0 la semilla, presenta un ápice carente de punta, el estado contrario, en el ápice de la semilla se forma una especie de punta en base al contorno de la misma.

6-CARA VENTRAL DE LA SEMILLA: carenada (0), plana (1).

Este carácter se propone en este análisis, ya que presenta valor taxonómico siendo utilizado en las claves taxonómicas para identificar a las especies actuales. En el caso de los grupos externos (*Welwitschia* y *Gnetum*), este carácter no se valoró ya que la disposición de las semillas no permite la diferenciación de la cara ventral y dorsal. En estos casos, el estado del carácter, se informó con un guión en la matriz de datos.

7-SURCOS LONGITUDINALES DE LA SEMILLAS: ausente (0), presente (1).

Carácter tomado de Yang (2013). Los surcos longitudinales se ubican en la cara dorsal de la semilla.

8-CRESTA DORSAL DE LA SEMILLA: presente (0), ausente (1).

Carácter tomado de Yang (2013). En algunas descripciones de las semillas como en Ickert-Bond y Rydin (2011), se describe como cresta dorsal poco clara o visible. Sin embargo en la observación del material se nota la presencia de esta estructura en desarrollo y por lo tanto se consideró como presente.

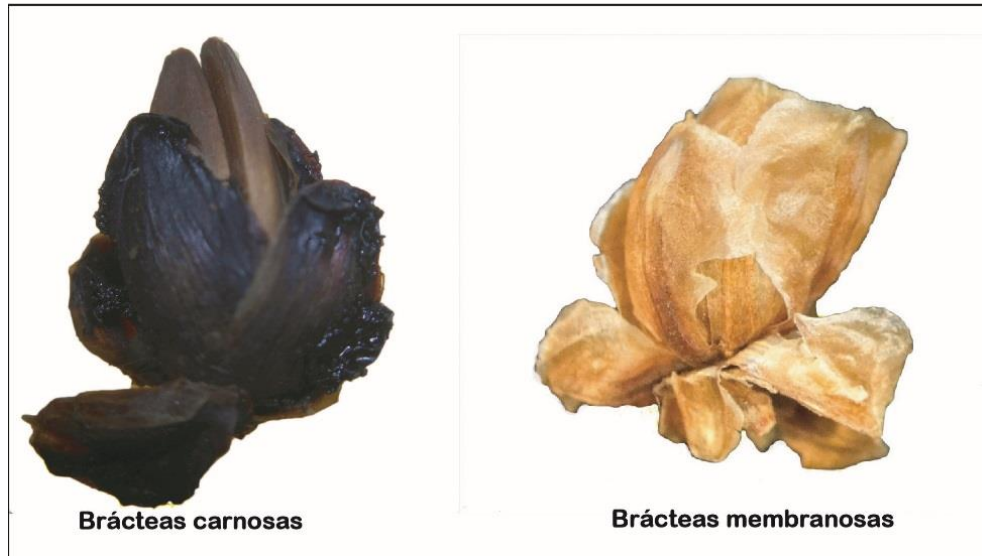


9-INFLORESCENCIA: estrobiliforme (0), espiciforme (1).

Carácter tomado de Hunziker (1995), utilizado en claves dicotómicas para diferenciar los tres géneros de *Gnetum*, *Welwitschia* y *Ephedra*.

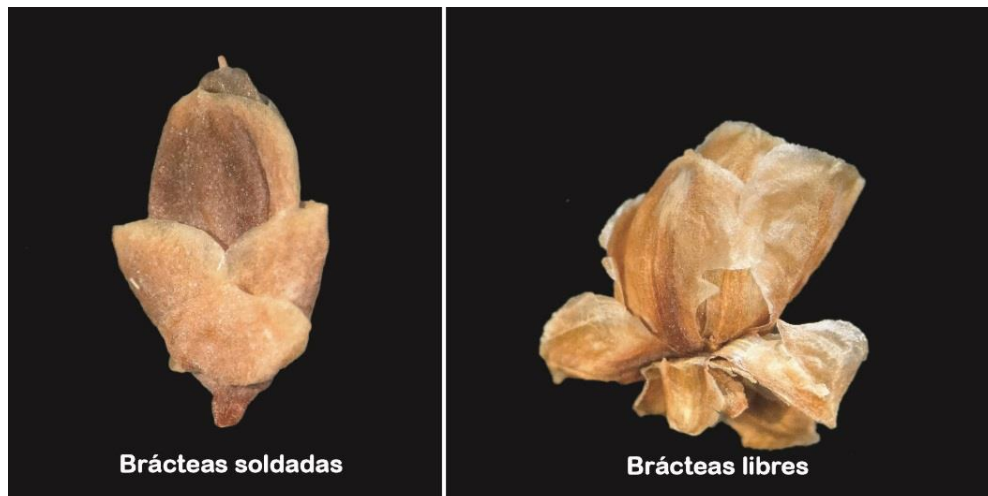
10-NATURALEZA DE LAS BRÁCTEAS: membranosa (0), carnosa (1).

Carácter modificado de Yang (2013). Se suprimió un estado de carácter “coriáceo” ya que esta característica no se encuentra en ningún taxón analizado, solo se encuentra en géneros de norteamericanos y europeos. La presencia de brácteas membranosas se considera un estado de carácter primitivo y el carnoso como derivado.



11-CONEXIÓN DEL ÚLTIMO VERTICILO DEL MEGASPORANGIO: libre (0), menos de un tercio (1), más de un tercio (2).

Carácter propuesto por Yang (2013). El estado de carácter libre se considera primitivo y lo presentan las especies con brácteas de naturaleza membranosa.



12-PEDÚNCULO DEL MEGASPORANGIO: ausente (0), presente (1).

Carácter tomado de Doyle (1996).

13-ÚLTIMOS PARES DE BRÁCTEAS DEL MEGASPORANGIO: no cubre a la semilla (0), cubre a la semilla (1).

Carácter tomado de Hunziker (1995), utilizados en las claves dicotómicas para identificar las especies actuales de *Ephedra*.

14-INSERCIÓN DE LAS BRÁCTEAS DEL MEGASPORANGIO: decusadas y opuestas (0), verticiladas (1)

Carácter tomado de Yang (2013), para los taxones fósiles resulta difícil de identificar este estado, debido a su estado de preservación de los mismos (Yang, 2010).

15-NÚMERO DE VERTICIOS DEL MEGASPORANGIO: 3 o menos (0), 4-5 (1), 6 o más (2). Carácter tomado de Yang (2013).

16- NÚMERO DE VERTICIOS DEL MICOSPORANGIO: 4-6 (0), 6 o más (1)

Carácter modificado de Yang (2013).

17-CONEXIÓN ENTRE LAS BRÁCTEAS DEL MICROSPORANGIO: libres (0), más de un tercio (1).

Carácter tomado de Hunziker (1995), utilizados en las claves dicotómicas para identificar las especies actuales de *Ephedra*. Se usa el mismo criterio para diferenciar la inserción de las brácteas en los estróbilos ovulíferos.

18-NÚMEROS DE SINANDROS: 4 o menos (0), 5 o más (1).

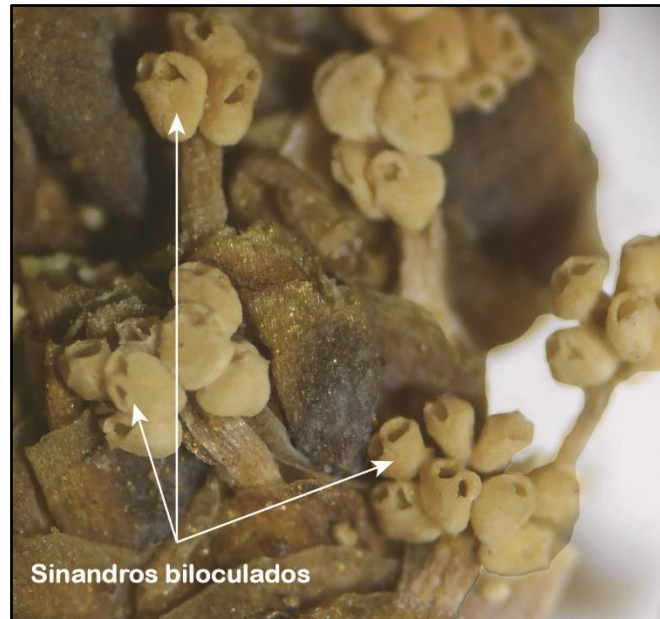
Carácter tomado de Yang (2013). En donde la estructura del sinandro corresponde a la fusión de las anteras, formándose un agregado de estas estructuras. En el caso de los taxones fósiles no se ha podido identificar esta estructura, por lo que no es asignable. Ya que todas las estructuras reproductivas fósiles recuperadas de *E. canterata* y *E. verticillata* son estructuras femeninas.

19-PEDUNCULO DEL MICROSPORANGIO: ausente (0), presente (1).

Carácter tomado de Yang (2013).

20-NÚMERO DE LÓCULOS: más de 2 (0), 2 (1), 1 (2).

Carácter tomado de Hunziker (1995), utilizado en las claves dicotómicas para identificar las especies actuales de *Ephedra*. Los lóculos son cavidades que se encuentra en las anteras fusionadas (sinandros) de los estróbilos polínicos.



21-TIPO DE HOJA: reducidas y escamosas (0), bien desarrolladas (1).

Carácter tomado de Hunziker (1995), utilizados en las claves dicotómicas para identificar las especies actuales de *Ephedra*.

22-FILOTAXIS DE LAS HOJAS: opuesta y decusada (0), ternadas o verticiladas (1).

Carácter tomado de Hunziker (1995) en las claves dicotómicas para identificar las especies actuales de *Ephedra*. La mayoría de las Gnetales presentan filotaxis opuesta y decusadas, como así también la disposición de las brácteas de ambos estróbilos (ovulíferos y polínicos).

23-DISPOSICIÓN DE LAS ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS: dioicas (0), monoicas (1).

Carácter tomado de Hunziker (1995), utilizado en las claves dicotómicas para identificar las especies actuales de *Ephedra*. Este carácter se refiere al hábito de la planta. Una

sola de las especies presenta ambas estructuras reproductivas en un mismo ejemplar (monoico), se trata de la especie *E. rupestris*.

24-PLICAS EN LOS GRANOS DE POLEN: presente (0), ausente (1).

Carácter tomado de Hunziker (1995) en las claves dicotómicas para identificar las especies actuales de *Ephedra*. Se considera la ausencia de esta estructura como un estado derivado, una característica de *Gnetum*, la cual filogenéticamente se considera derivada de *Ephedra* que es el género que presenta estas estructuras en el grano de polen conjuntamente con *Welwitschia*.

25-SULCO: ausente (0), presente (1).

Carácter novedoso propuesto para este análisis para diferenciar los granos de polen. Se considera como estado de carácter derivado a este tipo de apertura que se presenta solamente en *Welwitschia*.

26-ENGROSAMIENTO EN LA REGION POLAR: ausencia (0), presencia (1).

Carácter tomado de Steeves y Barghoorn (1959), utilizado para diferenciar los granos de polen de *Ephedra* en 5 tipos: A, B, C y D. El engrosamiento polar corresponde a la terminación del extremo ecuatorial de aspecto acuminado.

27-NATURALEZA DE LAS PLICAS: rectas (0), onduladas (1).

Carácter tomado de Steeves y Barghoorn (1959), utilizado para diferenciar los granos de polen de *Ephedra* en 4 tipos: A, B, C y D.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
<i>Welwitschia mirabilis</i>	0	0	1	1	1	0	-	0	1	0	0	2	1	1	0	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Gnetum sp.</i>	0	0	0	0	1	1	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	0	1	2	1	0	0	1	0	0	-
<i>Ephedra breana</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ephedra frustillata</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ephedra boelckeii</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ephedra multiflora</i>	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ephedra ochreatea</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Ephedra tweediana</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ephedra chilensis</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ephedra triandra</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	2	0	1	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ephedra rupestris</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Ephedra gracilis</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	2	1	1	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	?	?
<i>Ephedra americana</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	0	2	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ephedra verticillata</i>	?	1	?	0	1	1	?	?	?	0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	0	?	?
<i>Ephedra canterata</i>	1	1	?	0	0	1	?	?	?	0	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	0	?	?

Figura 59. Matriz de caracteres codificados. En amarillo están los caracteres correspondientes a las estructuras reproductivas femeninas, en verde corresponden a las estructuras reproductivas masculinas, en azul corresponden a las estructuras foliares y en lila corresponden a los caracteres de granos de polen.

VII.4. Resultados

El análisis filogenético realizado arrojó como resultado dos árboles más parsimoniosos equivalentes, con una longitud de 57 pasos, (Fig. 60). El árbol de consenso estricto presenta un índice de consistencia (IC) de 0.54 que representa el número mínimo de pasos que un carácter presenta en un determinado cladograma (**s**) dividido por el número mínimo de pasos que el mismo carácter puede presentar en cualquier cladograma (**m**). Su índice de retención (IR) es de 0.67, donde $RI = (g-s) / (g-m)$, siendo **g**, el mayor número de pasos que un carácter puede tener en cualquier cladograma (Kitching *et al.*, 1998). El índice de homoplasia (IH) es de 0.46 el cual se calcula como 1-IC, lo cual estaría indicando un grado moderado de homoplasia.

En el árbol de consenso estricto se observa una politomía donde se incluyen las especies *E. americana*, *E. breana*, *E. verticillata*, *E. ochreatea*, *E. triandra*, *E. multiflora* y *E. boelckeii*. Los valores de soporte de Bremer como así también los valores obtenidos por el re-muestreo de Bootstrap, muestran para la mayoría de las ramas del árbol valores de soporte bajos.

Estos resultados son esperables al tratarse de un estudio de carácter preliminar, teniendo en cuenta la complejidad del modelo evolutivo que presenta el grupo estudiado, como ha sido expuesto anteriormente. Una posible explicación de los bajos valores de soporte pueden deberse a la inclusión de solo dos taxones fósiles en una matriz con mayoría de taxones modernos.

Como resultado principal del análisis se obtiene que el taxón fósil *E. canterata* sería el taxón hermano de la especie actual *E. gracilis*, y estos dos taxones a su vez estarían formando un clado hermano de las demás especies de *Ephedra* modernas junto con la especie fósil *E. verticillata*, que estaría más emparentada filogenéticamente a las especies modernas de *Ephedra*.

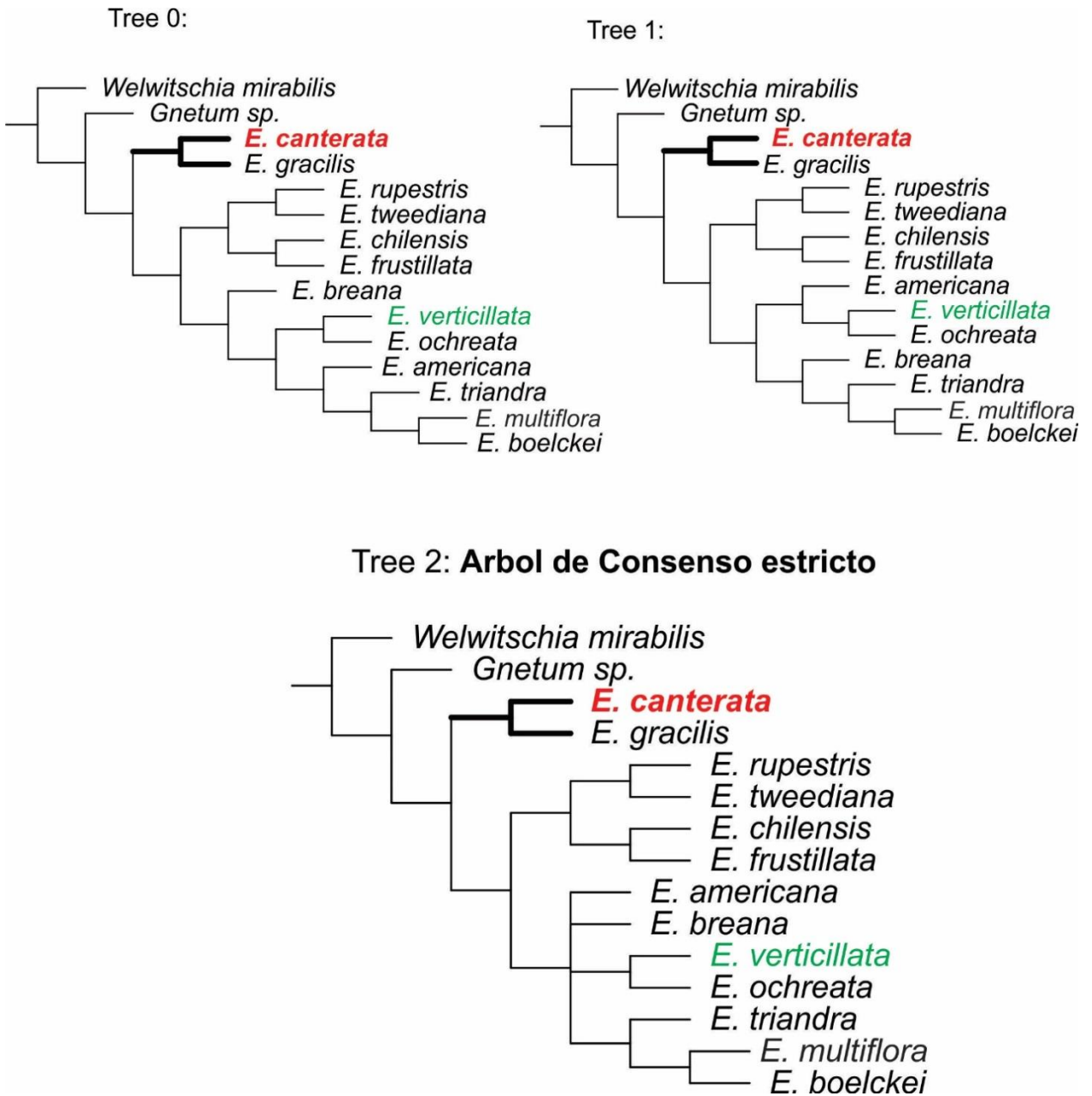


Figura 60. Árboles obtenidos del análisis de pesos iguales. **A-B.** Arboles más parsimoniosos. **C.** El árbol dos, es el árbol de consenso estricto, los taxones coloreados corresponde a los fósiles (rojo: taxón objeto de estudio y en verde el taxón fósil del Grupo Baqueró).

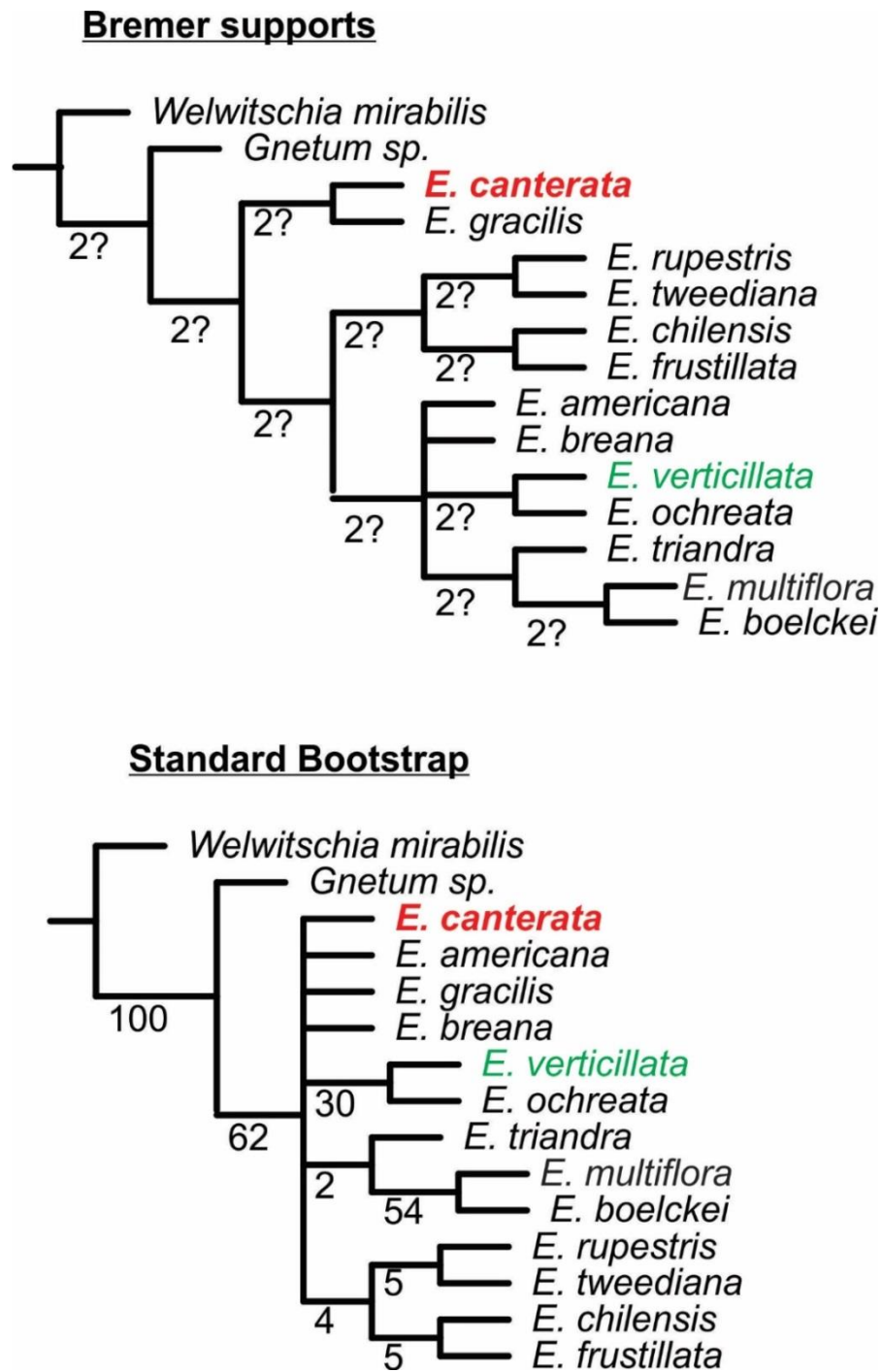


Figura 61. Valores de soporte de Bremer y de remuestreo de Bootstrap para el árbol de consenso estricto obtenido para el análisis de pesos iguales.

Sinapomorfias del Árbol del consenso estricto

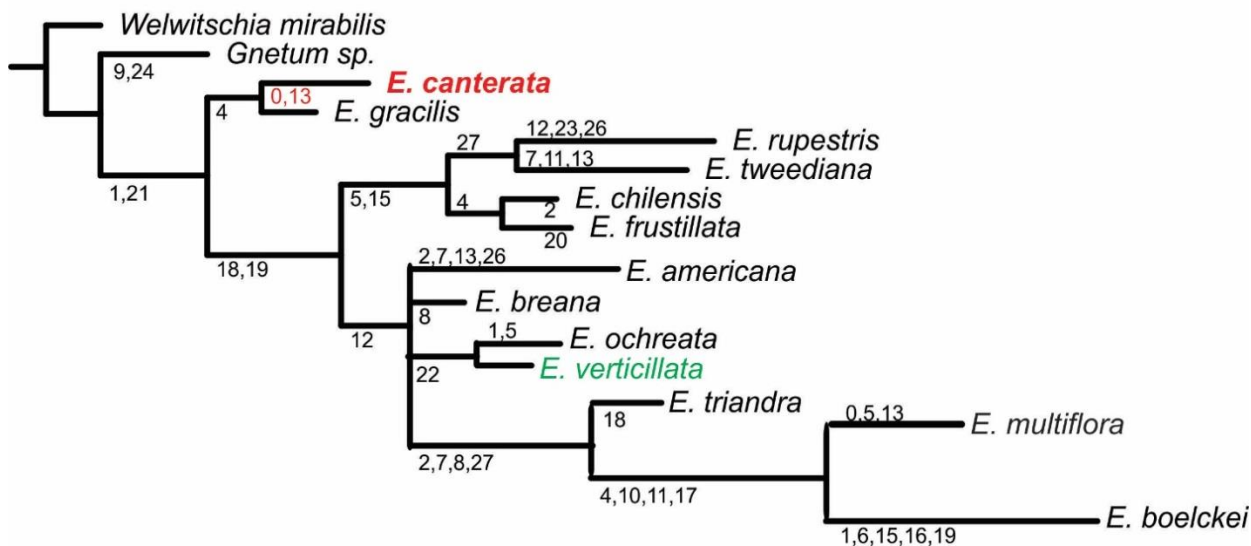


Figura 62. Sinapomorfias del árbol del consenso estricto. En los nodos se encuentran las sinapomorfias que unen a dos o más clados y en las ramas terminales se encuentran las autapomorfias

VII. 4.1. Relaciones y Posición Filogenética de *E. Canterata*

El análisis de las sinapomorfias del cladograma obtenido del árbol de consenso estricto (Fig. 60) muestra la diferenciación de dos clados: por un lado el clado que incluye al taxón en estudio *E. canterata* junto con la especie actual, *E. gracilis* y por el otro lado se agrupa el resto de las especies actuales y el taxón fósil *E. verticillata*. Los dos clados mencionados anteriormente se encuentran agrupados compartiendo las sinapomorfias: número de semillas por estróbilo (1^1) y el tipo de hoja (21^0). A su vez el clado de las especies de *Ephedra* donde no se encuentra *E. canterata*, se dividen en dos clados por las siguientes sinapomorfias (relacionadas a los caracteres del estróbilo masculino): número de sinandros (18^1) y el pedúnculo del estróbilo (19^0). Las especies actuales *E. rupestris*, *E. tweediana*, *E. chilensis* y *E. frustillata* se agrupan compartiendo la

sinapormorfías: ápice de la semilla (5) y número de verticilos del megasporangio (15). El clado hermano del mencionado anteriormente agrupa el resto de las especies actuales y el taxón fósil *E. verticillata*, compartiendo la sinapormorfía: pedúnculo del estróbilo ovulífero (12⁰), que separa de un grupo de especies en donde se encuentra el otro taxón fósil *E. verticillata*, que se agrupa con *E. ochreatea* siendo taxones hermanos y compartiendo la sinapormorfía: filotaxis de las hojas (22¹).

La posición del taxón fósil proveniente de la Formación La Cantera, se analizó en base a las sinapomorfías compartidas como así también en base a la posición filogenética en el árbol de consenso estricto. El análisis muestra que el taxón fósil *E. canterata* es taxón hermano de la especie actual *E. gracilis* compartiendo un ancestro común. Los mismos se asocian por la sinapomorfía forma de la semilla (4⁰). El taxón *E. canterata* presenta dos autapomorfías, superficie de la semilla (0¹) y último par de brácteas del megasporangio (13⁰). Por otra parte *E. canterata* se encuentra ubicado en la parte basal del árbol habiéndose separado más tempranamente que otros miembros del grupo de las Ephedraceae.

VII.5. Discusión

Diferentes autores ya han advertido que las relaciones evolutivas de *Ephedra* son difíciles de resolver, hasta cuando se realizan análisis filogenéticos moleculares de las especies actuales, principalmente porque hay pocos caracteres informativos en los genes (Rydin y Korall, 2009). Una mejor resolución filogenética entre especies vivas y fósiles de *Ephedra* sería importante para desarrollar estudios adicionales sobre tiempos de divergencia, biogeografía y evolución morfológica en una perspectiva histórica y,

posteriormente, también podría proporcionar información importante sobre las relaciones filogenéticas y la evolución en el clado de las planta con semilla (Rydin y Korall, 2009). Actualmente, hay un conocimiento restringido de la filogenia y de la morfología de las especies actuales, por lo que los fósiles han sido difíciles de ubicar dentro del linaje de *Ephedra* (Rydin *et al.*, 2004, 2006; Rydin y Korall, 2009; Bolinder *et al.*, 2016a y b). Sumado a esto, como ya se ha expuesto la edad del género es aún discutida y no es posible de afirmar con certeza si las especies modernas provienen de un linaje antiguo procedente de la diversificación sucedida en el Cretácico Temprano o de una diversificación más joven del Mioceno–Oligoceno (Yang *et al.*, 2005; Rydin *et al.*, 2006; Friis *et al.*, 2009). Esto hace difícil la interpretación de las relaciones filogenéticas de las especies modernas de *Ephedra* en relación a los taxones fósiles (Yang, 2010).

La similitud de los caracteres morfológicos de las estructuras reproductivas de *E. canterata* con las especies modernas, apoya la hipótesis planteada por Rydin *et al.*, (2004). Estos autores, en un análisis filogenético molecular de todas las especies de *Ephedra* y algunas especies fósiles, llegaron a la conclusión que los caracteres reproductivos para este género, se han mantenido desde el Cretácico. A partir de este estudio, los autores concluyen que una segunda diversificación de este género, no implicó necesariamente un cambio en las estructuras reproductivas femeninas. Las características modernas del estróbilo ovulíferos encontrado en el fósil de la Formación La Cantera, apoya esta hipótesis.

El aspecto más notorio del árbol del consenso estricto que incluye a los géneros de Gnetales como grupos externos (*Welwitschia* y *Gnetum*) y a todas las especies de *Ephedra* de América del Sur, e incorpora las dos especies fósiles de *Ephedra*, es la

formación de dos clados principales. Uno de ellos es un grupo monofilético, que incluye a la especie fósil, *E. canterata* con *E. gracilis*, mientras que en el otro se encuentran las demás especies de *Ephedra* incluyendo el otro taxón fósil, *E. verticillata*.

VII. 5.1. Evolución de los estróbilos ovulíferos en *Ephedra*

En base a estudios morfológicos, anatómicos, ontogenéticos y moleculares previos se desarrolló una hipótesis de reducción, donde los estróbilos ovulíferos de las especies modernas de *Ephedra* podrían haber derivado de órganos reproductivos multiaxiales, dispuestos en forma de ciclos de verticilos separados entre sí por una cierta distancia a lo largo del eje vegetativo (Yang, 2013). Estas estructuras provendrían de grupos de plantas homólogas a Cordaitales del Paleozoico Tardío y Pérmico-Triásico y podrían haber evolucionado en una serie de reducciones estructurales, como el acortamiento de los entrenudos de los tallos portadores de las estructuras reproductivas que dieron lugar a conos ovulíferos compactos en *Ephedra* actual (Yang, 2013).

El estróbilo ovulífero de *Ephedra canterata* presenta múltiples pares de brácteas, lo que implica que este fósil comparte características de las especies de *Ephedra* modernas, y esto es de suma importancia, ya que la mayoría de las especies fósiles presentan un solo par de brácteas fértiles. Esto implica que *E. canterata* podría representar un estado de carácter intermedio, que sería útil para ayudar a entender mejor la evolución de esa estructura reproductiva.

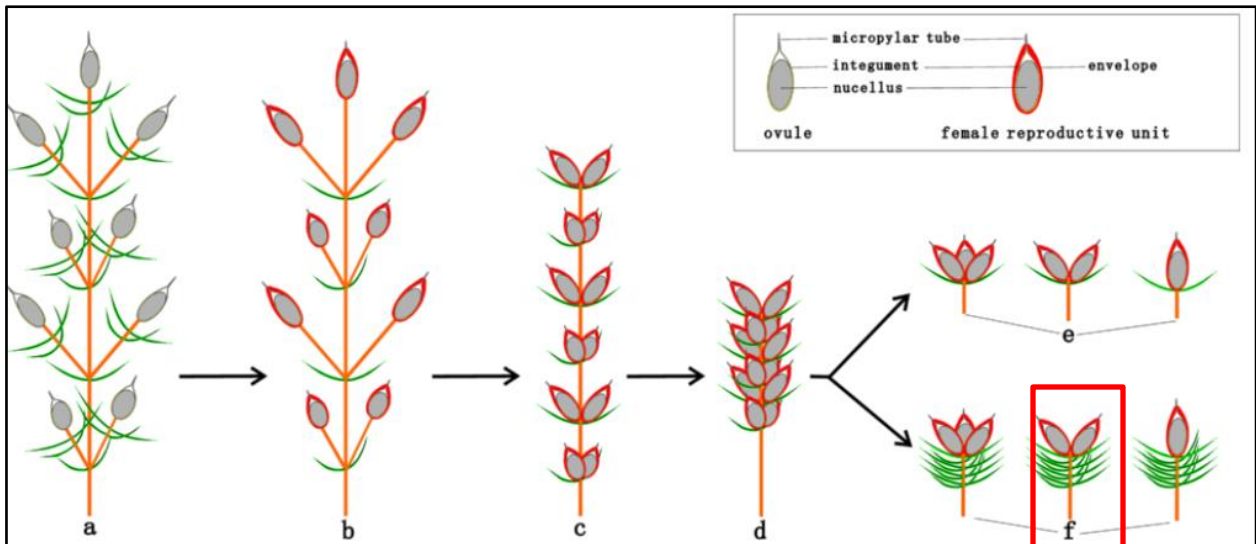


Figura 62: Hipótesis de reducción y esterilización de los conos ovulíferos de Ephedraceae. **a.** Un hipotético órgano fértil arquetípico del linaje de Gnetales. **b** Unidades reproductivas femeninas directamente terminales a los pedúnculos y brácteas de sostén ausentes como en el megafósil *Siphonospermum simplex* Rydin *et al.* **c.** Cono ovulífero con múltiples pares de brácteas fértiles (ejemplo: *Chengia laxispicata*). **d.** Cono ovulífero compacto con múltiples verticilos de brácteas fértiles (ejemplo: *Liaoxia robusta* Rydin *et al.*, **e.** Conos tri, bi y uniovulados reducidos que tienen un solo verticilo o par de brácteas fértiles como megafósiles de *Ephedra carnosus* Yang *et al.*, *E. archaeorhytidosperma* Yang *et al.*, *E. hongtaoi* Wang *et al.* y *Gurvanella exquisita* Sun *et al.*, y *G. dictyopectera* Krassilov. **f.** Conos ovulíferos reducidos y compactos de las especies modernas de *Ephedra* que solo portan la bráctea terminal o el par / espiral de brácteas superiores fértiles y las brácteas inferiores estériles. *Ephedra canterata* se posicionaría en este modelo hipotético como transicional al presentar caracteres que se encuentran en las especies actuales de *Ephedra*. El cono de *E. canterata* presenta las mismas características que esta ilustradas en la imagen (cuadro rojo). Modificada de Yang (2013).

VII.6. Conclusiones

El análisis filogenético realizado en este estudio resulta novedoso debido principalmente a la inclusión de dos taxones fósiles (*E. verticillata* y *E. canterata*) junto las especies actuales de *Ephedra* y las relaciones filogenéticas resultantes a partir del análisis, si bien tiene carácter preliminar, son significativas y aportan nuevas evidencias evolutivas sobre las relaciones filogenéticas de las Ephedraceae de América del Sur.

Este análisis intenta clarificar las relaciones filogenéticas de la especie fósil recuperada de la Formación La Cantera, y su relación con las especies modernas del mismo género y en relación con la otra especie fósil, *E. verticillata* del Grupo Baqueró, de la Cuenca Austral.

El resultado del análisis revela que *Ephedra canterata*, está estrechamente relacionada con la especie actual *E. gracilis*, compartiendo un ancestro en común. Esta especie actual presenta una distribución limitada a la zona precordillerana y es endémica de Chile, lo que representa una cercanía geográfica con la especie fósil registrada en la Argentina. Sin embargo, hay que tener en cuenta que este análisis filogenético puede estar sesgado debido a que la mayoría de los caracteres morfológicos que se codificaron para este análisis corresponden a estróbilos ovulíferos y semillas.

La gran similitud de *E. canterata* con una especie actual, corrobora lo dicho por Rydin *et al.*, (2004, 2006), sobre la presencia de caracteres modernos en las especie fósil. Lo que a su vez sustenta, la teoría de los autores (Rydin *et al.*, 2004, 2006) sobre la existencia de caracteres tanto reproductivos como vegetativos de *Ephedra* modernas en la flora fósil del Cretácico, sugiriendo un origen mesozoico para el grupo *Ephedra*. Esta hipótesis aún debe ser reforzada con nuevos hallazgos de fósiles y profundizar en los métodos de datación molecular. Ya que hasta ahora los estudios moleculares dan por resultado un origen Oligoceno-Mioceno para el grupo de las *Ephedras* actuales.



CAPÍTULO VIII:

CONCLUSIONES GENERALES

VIII.1. Conclusiones

VIII.2. Recomendaciones Finales

En esta Tesis Doctoral se cumplieron todos los objetivos tanto generales como particulares planteados al comienzo del trabajo. Las hipótesis han sido testeadas y se corroboran con las siguientes conclusiones obtenidas:

VIII.1. Conclusiones

- La estructura anatómica de las semillas fósiles recuperadas en la Formación La Cantera, *E. canterata*, como otras características preservadas en los estróbilos ovulíferos, es lo que permitió una mejor comparación con los estróbilos ovulíferos de las especies de *Ephedra* actuales. Una de las características principales y novedosas de las semillas de *E. canterata*, es la superficie de la envoltura externa que es papilada, a diferencia de la mayoría de las especies de *Ephedra* sudamericanas que presentan una superficie lisa. Comparando esta características y otras más, los estróbilos ovulíferos de *E. canterata* son similares a los estróbilos de *E. gracilis*, ya que comparten más caracteres que con las demás especies.
- En el análisis sobre el estudio morfológico de los granos de polen en las especies actuales de *Ephedra*, se pudo observar que, tanto las características morfológicas como morfométricas, se mantienen con un cierto rango de uniformidad en cada especie. Basado en estos resultados, podemos inferir que la gran diversidad en la morfología y tamaños de los granos de polen afín a Gnetales recuperados en la palinoflora fósil de la Formación La Cantera, son producto probablemente de especies o hasta géneros diferentes. Sumado a esto, la presencia de granos de polen poliplicados sulcados, podría indicar además la presencia de *Welwitschia* u otra planta afín, que presenta granos de polen con morfologías similares a este género. Sin embargo, la presencia de numerosos granos de polen en la Formación

La Cantera con plicas que se fusionan en los extremos, sustenta que la afinidad botánica de la mayoría de los granos de polen corresponde al género *Ephedra*.

- El estudio de estructuras reproductivas fósiles de la Formación La Cantera, ha permitido reconocer una inesperada diversidad de semillas. Se analizaron y describieron semillas asignadas a: *Carpolithus* sp. 1, *Carpolithus* sp. 2, *Carpolithus* sp. 3, *Carpolithus* sp. 4 y semillas aisladas correspondientes también a *Ephedra canterata*. Se discutió la posible afinidad botánica de estas semillas: *Carpolithus* sp. 1 con una probable afinidad botánica a Welwitschiaceae o Cupressaceae. *Carpolithus* sp. 2 y *Carpolithus* sp. 3 sin ninguna afinidad botánica asignable y *Carpolithus* sp. 4 con una probable afinidad botánica a angiosperma o gimnosperma.
- El resultado del análisis filogénico revela que *Ephedra canterata*, está estrechamente relacionada con la especie actual *E. gracilis*, compartiendo un ancestro en común. La gran similitud de *E. canterata* con una especie actual, corrobora lo dicho por Rydin *et al* (2004, 2006), sobre la presencia de caracteres modernos en las especies fósiles. Lo que a su vez sustenta, la teoría de los autores (Rydin *et al.*, 2004), sobre la existencia de caracteres tanto reproductivos como vegetativos de *Ephedra* modernas en la flora fósil del Cretácico, sugiriendo un origen mesozoico para el grupo *Ephedra*. Esta hipótesis aún debe ser reforzada con nuevos hallazgos de fósiles y con una profundización con los métodos de datación molecular. Ya que hasta ahora los estudios moleculares dan por resultado un origen Oligoceno-Mioceno para el grupo de las *Ephedra* actuales.

- El origen probado del grupo *Ephedra* en el Oligoceno-Mioceno estaría relacionado directamente con los picos de las expansiones de ambientes áridos como resultados de cambios geológicos y geográficos (Loera *et al.*, 2015). A partir de esto, la gran diversidad de *Ephedra* que se conserva en el registro fósil del cretácico, podría estar también relacionado a la expansión de ambientes áridos, lo que ha sido corroborado por otras evidencias para el Aptiano-Albiano de latitudes medias de Gondwana (Prámparo *et al.*, 2017).
- La abundancia de semillas de pequeño tamaño recuperadas de la Formación La Cantera y sus caracteres morfológicos (como presencia de alas) podrían revelar mecanismos de dispersión (por factores abióticos) que refuerzan las condiciones áridas en la cuenca durante el Aptiano.

VIII.2. Perspectivas Futuras

En este trabajo de tesis, quedan abiertas algunas líneas de investigación:

- Continuar con los estudios comparativos de Gnetales, ya sea de estructuras reproductivas como semillas, cutículas, estróbilos ovulíferos, polínicos y granos de polen, como así también estructuras vegetativas que se recuperen de la Formación La Cantera, como así también en otros sitios de la cuenca de San Luis.
- Ampliar en el análisis filogenético con las especies de *Ephedra* de América del Norte, Europa y Asia.
- Realizar estudios anatómicos con cutículas que se pudieron apreciar en algunas estructuras reproductivas en esta formación.



CAPÍTULO VIII:
BIBLIOGRAFÍA

VII.1. Bibliografía

- Archangelsky, A.** 2000. Estudio sobre semillas neopaleozoicas de Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, 64: 79–115.
- Archangelsky, A.** 1995. *Patagosperma lubeckense*, nueva semilla de gimnosperma del Pérmico Inferior de la provincia de Chubut. Implicancias paleobiológicas. *Ameghiniana*, 32 (4): 351-357.
- Archangelsky, S., y Villar de Seoane, L.** 1996. Estudios palinológicos de la Formación Baqueró (Cretácico), provincia de Santa Cruz, Argentina. VII. *Ameghiniana*, 33 (3): 307-313.
- Archangelsky, S., Barreda, V., Passalía, M.G., Gandolfo, M., Prámparo, M., Romero, E., y Puebla, G.G.** 2009. Early angiosperm diversification: evidence from southern South America. *Cretaceous Research*, 30 (5): 1073-1082.
- Arcucci, A., Puebla, G.G., Codomiú, L., Giordano, G.P. y Prámparo, M.B.,** 2009. A lacustrine biotic assemblage in the early Cretaceous of Central Argentina: La Cantera Formation. *10th Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, Abstract: 111–112. Teruel, España.
- Arcucci, A.B., Prámparo, M.B., Codomiú, L., Giordano, G., Castillo Elías, G., Puebla, G., Mego, N., Gómez, M. y Bustos Escalona, E.** 2015. Biotic assemblages from lower Cretaceous lacustrine systems, San Luis Basin, central western Argentina. *Boletín Geológico y Minero* 126: 109–128.
- Axelrod, D.I., y Raven, P.H.** 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. In *Biogeography and ecology of southern Africa*, 77-130. Springer, Dordrecht.

- Bacigalupo**, N.M. 1998. Flora Patagónica: Introducción, Clave general de las familias. Pteridophyta y Gymnospermae.
- Ballent**, S., Carignano, A.P., Iglesias, A. y Poiré, D.G. 2011. Microfósiles Calcáreos No Marinos y Semillas de la Formación Piedra Clavada (Albiano) en su área Tipo, Provincia de Santa Cruz, Argentina *Ameghiniana*, 48 (4): 541–555.
- Balme**, B.E. 1995. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 87 (2–4): 81–323.
- Barredo**, S. P. 2004. Análisis estructural y tectosedimentario de la subcuenca de Rincón Blanco, Precordillera Occidental, provincia de San Juan. Tesis doctoral de la Universidad de Buenos Aires, 325 p. Inédita
- Batten**, D.J., y Zavattieri, A.M. 1996. Re-examination of seed cuticles from Cretaceous deposits in West Greenland. *Cretaceous Research*, 17 (6): 691–713.
- Bell**, W.A. 1949. Uppermost Cretaceous and Paleocene floras of western Alberta. *Geological Survey of Canada, Bulletin*, (13): 1-231.
- Benedict**, J.C., Smith, S.Y., Collinson, M.E., Leong–Škorničková ,J., Specht, C.D., Fife, J.L., Marone, F., Xiao, X., y Parkinson, D.Y. 2015. Evolutionary significance of seed structure in Alpinioideae (Zingiberaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178 (3): 441–466.
- Benedict**, J.C., Smith, S.Y., Collinson, M.E., Leong–Škorničková, J., Specht, C.D., Marone, F., Xia, X. y Parkinson, D.Y. 2016. Seed morphology and anatomy and its utility in recognizing subfamilies and tribes of Zingiberaceae. *American Journal of Botany*, 102 (11): 1814–1841.
- Bernardes-De-Oliveira**, M.E.C.; Dilcher, D.L.; Mandarim-De-Lacerda, A.F. y Pons, D. R .1999. Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. In: Congresso Brasileiro De

Paleontologia, 16, Crato (CE). Boletim de Resumos. Sociedade Brasileira de Paleontologia: 25-26.

Bernardes-De-Oliveira, M.E.C.; Dilcher, D.L.; Mandarim-De-Lacerda, A.F., Pons, D. y Ricardi-branco, F. 2000. Gnetalean macrofossils of the Crato Member, Santana Formation, Late Aptian-Early Albian, Chapada do Araripe, Brazil. In: International Geological Congress, 30, Rio de Janeiro. Abstracts. Rio de Janeiro: International Union of Geological Sciences and Geological Survey of Brazil, CD ROM.

Bernardes de Oliveira, M.E.C., Dilcher, D., Barreto, A.M.F., Branco, F.R., Mohr, B., y Fernandes, M.C.C. 2003. La Flora del Miembro Crato, Formación Santana, Cretácico Temprano de la Cuenca de Araripe, Noreste del Brasil. In *10 Congreso Geológico Chileno, Concepción. Actas.*, p. s/ns/n.

Biondi, J.1937. Informe Geológico Departamento General Belgrano. Provincia de San Luis. *Informe interno N°0122*. YPF. Buenos Aires, Argentina.

Blume. 1835. Order D. Gnetales. *C.F.P. von Martius, Consp. Regn. Veg.*: 11 p.

Bolinder, K., Norbäck Ivarsson, L., Humphreys, A.M., Ickert-Bond, S.M., Han, F., Hoorn, C., y Rydin, C. 2015a. Pollen morphology of *Ephedra* (Gnetales) and its evolutionary implications. *Grana*, 55(1): 24-51.

Bolinder, K., Niklas, K.J., Rydin, C. 2015b. Aerodynamics and pollen ultrastructure in *Ephedra*. *American Journal of Botany*, 102 (3): 457-470.

Bolinder, K., Humphreys, A.M., Ehrlén, J., Alexandersson, R., Ickert-Bond, S.M., y Rydin, C. 2016a. From near extinction to diversification by means of a shift in Gnetales). *Botanical journal of the Linnean Society*, 180 (4), 461-477.

Bolinder, K., Norbäck Ivarsson, L., Humphreys, A.M., Ickert-Bond, S.M., Han, F.,

- Hoorn, C., y Rydin, C. 2016b. Pollen morphology of *Ephedra* (Gnetales) and its evolutionary implications, *Grana*, 55 (1), 24-51.
- Bonaparte**, J. 1981. Los Fósiles Mesozoicos. En: M. Yrigoyen (Ed.). Geología y recursos naturales de la Provincia de San Luis, Relatorio 8° Congreso Geológico Argentino, 97–99.
- Bolkhovitina**, N. A. 1953. Spores and Pollen characteristic of Cretaceous deposits of central region of the USSR. *Trudy Geologičeskago Instituta Russkoj Akademii Nauk*, 145: 61.
- Bornman**, C.E.J. 1970. *Welwitschia mirabilis*: observations on general habit, seed, seedling, and leaf characteristics. *Madoqua*, 2 (1): 53–66.
- Bowe**, L.M., y Coat, G. 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97 (8): 4092-4097.
- Bremer**, K.R. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10 (3), 295-304.
- Brongniart**. 1822. *Carpolithus*. *Mém. Mus. Hist. Nat.* 8: 319.
- Brown**, C.A. 2008. *Palynological techniques*. C. A. Brown.
- Cabrera**, A.L., y Zardini, E.M. 1978. Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. Acme.
- Cao**, Z., Wu, S. Zhang, P. y Li, J. 1998. Discovery of fossil monocotyledons from Yixian Formation, western Liaoning. *Chinese Science Bulletin*, 43 (3): 230–233.
- Carlquist**, S. 1992. Wood, bark, and pith anatomy of Old World species of *Ephedra* and summary for the genus. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*,

13 (2): 255-295.

Carlquist, S. 1996. Wood and bark anatomy of lianoid Indomalasian and Asiatic species of *Gnetum*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 121 (1): 1-24.

Castillo Elías, C.G. 2011. [Osteología craneana de peces Chondrostei y análisis paleoambiental de la Formación La Cantera en su sección tipo de Sierra del Gigante, Cretácico Temprano, San Luis. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de San Luis. Facultad de Ciencias Físico Matemática y Naturales. Departamento de Geología.]

Castillo–Elías, C.G. 2016. [Aspectos Paleoecológicos y Sedimentológicos de la Formación La Cantera, Sierra del Gigante, Aptiano tardío, Sierras de San Luis. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales. Universidad Nacional de San Luis, 283 p]

Castillo–Elías, G., Prámparo, M.B. and Sánchez, M.L. 2016. El importante rol de las estructuras tipo MISS en la preservación fosilífera en un ambiente continental: Formación La Cantera (Aptiano tardío), Cuenca de San Luis. *11° Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina* (Rio Negro), 158–159.

Castillo Elías, G., Sánchez, M.A., Prámparo, M.B. 2017. Una nueva perspectiva del rift cretácico de Sierras Pampeanas Occidentales, provincia de San Luis: evidencias de la complejidad de las zonas de acomodación en sistemas de rift intracontinentales, Aptiano-Albiano, Argentina. XX Congreso Geológico Argentino, Libro De Actas (formato RAGA). Sesión Técnica 2: Geología estructural y geotectónica, 31-37.

Caveney, S., Charlet, D.A., Freitag, H., Maier-Stolte, M., Starratt, A.N. 2001. New observations on the secondary chemistry of world *Ephedra* (Ephedraceae).

- American Journal of Botany, 88: 1199–1208.
- Césari**, S.N., Marensi, S.A., y Santillana, S.N. 2001. Conifers from the Upper Cretaceous of Cape Lamb, Vega Island, Antarctica. *Cretaceous Research*, 22 (3): 309-319.
- Césari**, S.N., Cúneo, R. y Archangelsky, S. 1998. *Oligocarpia stellata* una nueva especie de helechos con afinidades euroamericanas del Pérmico Inferior de Chubut. *Boletín de la Sociedad Española de Paleontología*, 13: 81-92.
- Chamberlain**, C.J. 1935. The gymnosperms. *The Botanical Review*, 1 (6): 183-209.
- Chaw**, S.M., Zharkikh, A., Sung, H.M., Lau, T.C., y Li, W.H. 1997. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: analysis of nuclear 18S rRNA sequences. *Molecular biology and evolution*, 14 (1): 56-68.
- Chaw**, S.M., Parkinson, C.L., Cheng, Y., Vincent, T.M., Palmer, J.D. 2000. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97 (8): 4086-4091.
- Cladera**, G, Del Fueyo, G., Villar de Seoane, L. y Archangelsky, S. 2007. Early Cretaceous riparian vegetation in Patagonia, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 9 (1): 49–58.
- Cleal**, C.J., y Thomas, B.A. 2010a. Botanical nomenclature and plant fossils. *Taxon*, 59 (1): 261-268.
- Cleal**, C.J., y Thomas, B.A. 2010b. (101–103) Proposals to modify the provisions in the Code for naming plant fossils. *Taxon*, 59 (1): 312-313.
- Coetzee**, J.A. 1993. African flora since the Terminal Jurassic. In P. Goldblatt [ed.], Biological relationships between Africa and South America, 37–61. Yale

- University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Cookson**, I.C. 1956. Pollen grains of the *Ephedra* type in Australian tertiary deposits. *Nature*, 177: 47-48.
- Covas**, G., y Hunziker, J.H. 1995. Flora fanerogámica argentina: 5a Podocarpaceae; 6ª Araucariaceae; 6b Cupressaceae; 7a. Ephedraceae.
- Crane**, P.R. 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 716-793.
- Crane**, P.R., y Hult, C.D. 1988. *Welwitschia* the wonderful: life as a survivor in the desert of southwestern Africa. *Field Mus. Nat. Hist. Bull. (Chicago)*, 59 (2): 22-29.
- Crane**, P.R., y Lidgard, S. 1989. Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science*, 246 (4930): 675-678.
- Crane**, P.R., Pedersen, K.R., Friis, E.M., y Drinnan, A.N. 1993. Early Cretaceous (Early to Middle Albian) platanoid inflorescences associated with *Sapindopsis* leaves from the Potomac Group of Eastern North America. *Systematic Botany* 18: 328–344.
- Crane**, P. R. 1996. The fossil history of the Gnetales. *International Journal of Plant Sciences*, 50–7.
- Crane**, P. R, Herendeen, P. y Friis E. M. 2004. Fossils and plant phylogeny. *American Journal of Botany*, 91:1683–1699.
- Crepet**, W.L. y Nixon, K.C. 1998. Fossil *Clusiaceae* from the Late Cretaceous (Turonian) of New Jersey and implications regarding the history of bee pollination. *American Journal of Botany*, 85: 1122–1133.
- Criado Roque**, P., Momburu, C.A, Moreno, J. 1981. Sedimentitas mesozoicas. In: Geología y Recursos Naturales de la Provincia de San Luis. *Relatorio del VII*

Congreso Geológico Argentino, 79–96.

D'Ambrogio de Argüeso, A. 1986. Manual de técnicas en histología vegetal, Ana D'Ambrogio de Argüeso.

Danin, A. 1996. Adaptations of *Stipagrostis* species to desert dunes. *Journal of Arid Environments*, 34 (3): 297-311.

Del Fueyo, G.M., Villar de Seoane, L., Archangelsky, A., Guler, V., Llorens, M., Archangelsky, S., Gamarro, J. C., Musacchio, E. A., Passalía, M.G., Barreda, V.D. 2007. Biodiversidad de las Paleofloras de Patagonia Austral durante el Cretácico Temprano. *Ameghiniana Publicación Especial*, 11: 101–122.

Descole, H.R., Willink, A., Rossi, H., Antonio, J., y Hayward, K.J. 1948. Genera and species of Argentine animals.

Diéguez, C. 2003. Flora y vegetación durante el Jurásico y el Cretácico. *Monografías del Real Jardín Botánico de Córdoba*, 11, 53-62.

Dilcher, D. 2000. Toward a new synthesis: major evolutionary trends in the angiosperm fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97 (13): 7030–7036.

Dilcher, D.L., Bernardes–De–Oliveira, M.E., Pons, D. y Lott, T.A. 2005. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. *American Journal of Botany*, 92 (8): 1294–1310.

Dimitri, M.J. 1978. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 3ra Edición. Editorial ACME S.A.C.I, Buenos Aires, Argentina.

Doyle, J., Jardiné, S. y Doorenkamp, A. 1982. *Afropollis*, a new genus of early angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous Palynostratigraphy and paleoenvironments of Northern Gondwana. *Bulletin Centre Recherches*

- Exploration-Production Elf-Aquitaine, 6 (1): 39-117.
- Doyle, J.A.**, y Donoghue, M.J. 1986. Relationships of angiosperms and Gnetales: a numerical cladistic analysis. *Spicer, R, A, Thomas, B, A ed (s). Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany. Clarendon Press: Oxford, 177-98.*
- 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 (1 2): 63-95.*
- Doyle, J.A.**, y Donoghue, M.J. 1992. Fossils and seed plant phylogeny reanalyzed. *Brittonia, 44 (2), 89.*
- Doyle, J.A.** 1996. Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales. *International Journal of Plant Sciences, 3–39.*
- Doyle, J.A.** 1998. Molecules, morphology, fossils, and the relationship of angiosperms and Gnetales. *Molecular phylogenetics and evolution, 9 (3): 448-462.*
- Dumort.** 1829. Familia 6 Ephedraceae. *Analyse des Familles des Plantes, 11.*
- Eames, A.J.** 1952. Relationships of Ephedrales. *Phytomorphology, 2: 79-100.*
- Eldredge, N.**, y Cracraft, J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Method and theory in comparative biology, New York.: Columbia Univ. Press. 1239-40.*
- El-Ghazaly, G.**, y Rowley, J.R. 1997. Pollen wall of *Ephedra foliata*. *Palynology, 21 (1): 7-18.*
- Endress, P.K.** 1996. Structure and function of female and bisexual organ complexes in Gnetales. *International Journal of Plant Sciences, 157: S113–S125.*
- Eriksson, O.**, Friis, E. M., y Löfgren, P. 2000. Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the Early Cretaceous to the Late Tertiary. *The American*

- Naturalist*, 156 (1):47–58.
- Farjon**, A. 2010. *A Handbook of the World's Conifers* (2 vols.) (Vol. 1). Brill.
- Feruglio**, E. 1946. La flora liásica del Valle del Rio Genoa (Patagonia). Semina incertae sedis. *Revista de la Sociedad Geológica Argentina*, 1 (3): 209-218.
- Feruglio**, E. 1951. Piante del mesozoico della Patagonia. *Publicación dell'Istituto Geologico della Universita di Torino*, 1, 35-80.
- Flores**, M. 1969. El Bolsón de Las Salinas en la Provincia de San Luis. *Actas de las Cuartas Jornadas Geológicas Argentinas I*: 311–327. Mendoza, Argentina.
- Flores**, M. y Criado Roque, P. 1972. Cuenca de San Luis. *1º Simposio de Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias Córdoba, 567–580.
- Fossa Mancini**, E. 1937. Estado actual de nuestras investigaciones en la Provincia de San Luis *Informe interno YPF*. Buenos Aires.
- Fossa Mancini**, E. 1939. Vestigios de antiguos lagos en la Provincia de San Luis. *Boletín de Información Petrolera* 16:17–42.
- Foster**, A.S. 1972. Venation patterns in the leaves of *Ephedra*. *Journal of the Arnold Arboretum*, 53 (3): 364-385.
- Freitag**, H., y Maier-Stolte, M. 1994. Ephedraceae. *Flora of the Arabian Peninsula and Socotra*, 17: 5-80.
- Frenguelli**, J. 1953. [La flora fósil de la región del Alto Río Chaliá en Santa Cruz (Patagonia). Tesis. Universidad Nacional Eva Perón, Facultad de Ciencias Naturales, Buenos Aires. Unpublished.].
- Friedman**, W.E. 1996. Introduction to biology and evolution of the Gnetales. *International Journal of Plant Sciences*, 157 (S6): S1-S2.
- Friis**, E.M., Pedersen, K.R. y Crane, P.R. 1999. Early angiosperm diversification: the

- diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86: 259-296.
- Friis**, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., Bengtson, S., Donoghue, P.C., Grimm, G.W., y Stampanoni, M. 2007. Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales. *Nature*, 450 (7169): 549.
- Friis**, E.M., Pedersen, K.R. y Crane, P.R. 2009. Early Cretaceous mesofossils from Portugal and eastern North America related to the Bennettitales Erdtmanithecales Gnetales group. *American Journal of Botany*, 96 (1): 252–283.
- Friis**, E.M., Crane, P.R., y Pedersen, K.R. 2011. *Early flowers and angiosperm evolution*. Cambridge University Press.
- Friis**, E.M., Pedersen, K.R. y Crane, P.R. 2014. Welwitschioid diversity in the Early Cretaceous: Evidence from fossil seeds with pollen from Portugal and eastern North America. *Grana*, 53 (3): 175–196.
- Gandolfo**, M.A. y Cúneo, R. 2005. Fossil Nelumbonaceae from the La Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian, Upper Cretaceous), Chubut, Patagonia, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 133: 169–178.
- Gifford**, E.M, y Foster, A.S. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. Third edn. W. H. Freeman and Company, New York.
- Giordano**, G. 2009. [*Peces teleósteos basales (Teleostei) de la Formación La Cantera, Cretácico Inferior, Sierra del Gigante, San Luis, Argentina*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional de San Luis.]
- Giordano**, P.G. 2017. Diversity of Cretaceous continental actinopterygians from Argentina, South America. *Research and Knowledge*, 3 (2): 1–8.

- Göppert**, J.H.R., y Menge, A. 1883. *Die Flora des Bernsteins, und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiärformation und der Gegenwart*. Commissions-verlag von W. Engelmann in Leipzig.
- Goeppert**, H.R., y Berendt, G.C. 1845. *Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt*.–Berlin.
- Goloboff**, P.A. 1998. *Principios básicos de cladística* (No. 574.012). Sociedad Argentina de Botánica.
- Goloboff**, P.A., y Farris, J.S. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*, 17 (1).
- Goloboff**, P.A., Farris, J.S., y Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24 (5): 774-786.
- Gómez**, M.A. 2012. [Estructuras reproductivas fósiles en la asociación paleoflorística de a Formación La Cantera Cretácico Temprano, Cuenca de San Luis. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de San Luis. Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia. Ciencias Físico Matemática y Naturales.]
- Greuter**, W., McNeill, J., Barrie, F., Burdet, H.M., Demoulin, V., Filgueiras, T.S., y Turland, N.J. 2000. In *International code of botanical nomenclature (Saint Louis Code): Sixteenth International Botanical Congress, St Louis, Missouri, USA, July August 1999*. International Association for Plant Taxonomy.
- Guo**, S.X, Sha, J.G, Bian, L.Z, y Qiu, Y.L. 2009. Male spike strobiles with *Gnetum* affinity from the Early Cretaceous in western Liaoning, Northeast China. *Journal of Systematic Evolution*, 47: 93–102.
- Gutiérrez**, P.R., Ganuza, D.G., Morel, E.M., y Arrondo, O.G. 1992. Los géneros *Cordaicarpus* Geinitz, *Cornucarpus* Arber y *Samaropsis* Goeppert (Semillas

- platispérmicas) en el Neopaleozoico argentino. *Ameghiniana*, 29 (1): 49-68.
- Haig, D.**, y Westoby, M. 1989. Selective forces in the emergence of the seed habit. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38 (3): 215–238.
- Harris, T.M.** 1979. *The Yorkshire Jurassic flora*. V. Coniferales. British Museum of Natural History, London.166 p.
- Harper, J.L.**, Lovell, P.H. y Moore, K.G. 1970.The shapes and sizes of seeds. *Annual review of ecology and systematics*, 1 (1): 327–356.
- Heer, O.** 1855. *Flora tertiaria helvetiae* (Vol. 1). J. Wurster.
- Hennig, W.** 1950. Phylogenetic systematics. *Urbana: University of Illinois Press*.
- Hennig, W.** 1965. Phylogenetic systematics. *Annual review of entomology*, 10 (1): 97-116.
- Hennig, W.** 1966. *Phylogenetic Systematics*. Illinois University Press, Urbana.
- Herngreen, G.F.W.** 1980. Cretaceous microfloral provinces. (Abstract). *Berliner Geowissenschaft Abhandlungen*, A 19: 79–82.
- Herngreen, G.F.W.** y Chlonova. A.F. 1981. Cretaceous microfloral provinces. *Pollen and Spores*, 23: 441-555.
- Herngreen, G.F.W.** 1996. Cretaceous palynofloral provinces: a review. *Palynology: principles and applications. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation*, 3: 1157-1188.
- Hesse, M.**, Halbritter, H., Weber, M., Buchner, R., Frosch–Radivo, A., Ulrich, S., y Zetter, R. 2009. *Pollen terminology: an illustrated handbook*. Springer Science & Business Media.
- Hollander, J.L.** y Vander Wall, S.B. 2009. Dispersal syndromes in North American *Ephedra*. *International Journal of Plant Sciences*, 170 (3): 323-330.
- Hollander, J.L.**, Vander Wall, S.B., y Baguley, J.G. 2010. Evolution of seed dispersal in

- North American *Ephedra*. *Evolutionary Ecology*, 24 (2): 333-345.
- Hooker**, J.D. 1862. On *Welwitschia mirabilis*, a new Genus of Gnetaceæ. *Transactions of the Linnean Society of London*, 24 (1): 1–48.
- Hooker**, J.D. 1863. On *Welwitschia*, a new Genus of Gnetaceae. *Transactions of the Linnean Society of London*, 24 (1): 1–48.
- Hoorn**, C., Straathof, J., Abels, H. A., Xu, Y., Utescher, T., y Dupont-Nivet, G. 2012. A late Eocene palynological record of climate change and Tibetan Plateau uplift (Xining Basin, China). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 344: 16-38.
- Huang**, J., 2000. Molecular systematics and evolution of the genus *Ephedra*. Ph.D. dissertation, University of Georgia, Athens, GA.
- Huang**, Q., Yu, L., Petros, A.M., Gunasekera, A., Liu, Z., Xu, N., y Olejniczak, E.T. 2004. Structure of the N-terminal RNA-binding domain of the SARS CoV nucleocapsid protein. *Biochemistry*, 43 (20): 6059-6063.
- Huang**, J.L., Giannasi, D.E, y Price, R.A. 2005. Phylogenetic relationships in *Ephedra* (Ephedraceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol*, 35:48–59.
- Hunicken**, M. y Romero, E. 1981. Improntas de angiospermas de la Formación La Cantera (Cretácico Temprano) de San Luis, República Argentina. 4º *Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*. Córdoba 1980. Resumen en *Paleobotánica Latinoamericana*. Circular Informativa da ALPP, 3:1–18. Sao Paulo, Brasil.
- Hunziker**, J.H. 1995. Los Cariotipos de *Ephedra ochreatea*, *E. rupestris* y *E. viridis*. *Darwiniana*, 33.

- Ickert-Bond**, S.M. 2003a. *Systematics of New World Ephedra L. (Ephedraceae): integrating morphological and molecular data* (Doctoral dissertation, Arizona State University).
- Ickert-Bond**, S.M., Skvarla, J.J., Chissoe, W.F. 2003b. Pollen dimorphism in *Ephedra* L. (Ephedraceae). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 124 (3-4): 325-334.
- Ickert-Bond**, S.M., y Wojciechowski, M.F. 2004. Phylogenetic relationships in *Ephedra* (Gnetales): evidence from nuclear and chloroplast DNA sequence data. *Systematic Botany*, 29 (4): 834-849.
- Ickert-Bond**, S.M., Rydin, C., y Renner, S.S. 2009. A fossil-calibrated relaxed clock for *Ephedra* indicates an Oligocene age for the divergence of Asian and New World clades and Miocene dispersal into South America. *Journal of Systematics and Evolution*, 47 (5), 444-456.
- Ickert-Bond**, S.M., y Rydin, C. 2011. Micromorphology of the seed envelope of *Ephedra* L. (Gnetales) and its relevance for the timing of evolutionary events. *International journal of plant sciences*, 172 (1): 36-48.
- Ickert-Bond**, S.M., y Renner, S.S. 2016. The Gnetales: recent insights on their morphology, reproductive biology, chromosome numbers, biogeography, and divergence times. *Journal of systematics and evolution*, 54 (1): 1-16.
- Iglesias**, A. 2016. New Upper Cretaceous (Campanian) Flora from James Ross Island, Antarctica. *Ameghiniana*, 53 (3): 358–374.
- Jacobson**, K.M., y Lester, E. 2003. A first assessment of genetic variation in *Welwitschia mirabilis* Hook. *Journal of Heredity*, 94 (3): 212-217.
- Jaramillo**, C.A., y Dilcher, D.L. 2001. Middle Paleogene palynology of Central Colombia, South America: a study of pollen and spores from tropical latitudes.

Palaeontographica Abteilung B: 87-213.

Kiesling, R. 1994. *Flora de San Juan, Argentina: Volume I: Pteridofitas, Gimnospermas, Dicotiledonias Dialipétalas (Salicaceas a Leguminosas)*. Vázquez Mazzini Editores. Buenos Aires.

Kitching, I.J., Forey, P.L., Williams, D., Humphries, C. 1998. *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*, (No. 11). Oxford University Press, USA.

Koppelhus, E.B. y Braman, D.R. 2010. Upper Cretaceous palynostratigraphy of the Dry Island area. This article is one of a series of papers published in this Special Issue on the theme *Albertosaurus*. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47 (9), 1145–1158.

Krassilov, V.A. 1982. Early Cretaceous flora of Mongolia. *Palaeontographica Abteilung B*, 1–43.

Krassilov, V.A., y Bugdaeva, E.V. 1982. Achene-like fossils from the Lower Cretaceous of the Lake Baikal area. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 36 (3-4): 279-295.

Krassilov, V.A., Dilcher, D.L., y Douglas, J.G. 1998. New ephedroid plant from the Lower Cretaceous Koonwarra fossil bed, Victoria, Australia. *Alcheringa*, 22 (2): 123-133.

Krassilov, V., y Schrank, E. 2011. New Albian macro-and palynoflora from the Negev (Israel) with description of a new gymnosperm morphotaxon. *Cretaceous Research*, 32 (1), 13-29.

Kubitzki, K. 1990. Ephedraceae. In *Pteridophytes and Gymnosperms*, 379-382. Springer, Berlin, Heidelberg.

Kunzmann, L., Mohr, B.A.R., Wilde, V. y Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2011. A

- putative gnetalean gymnosperm *Cariria orbiculiconiformis* gen. nov. et spec. nov. from the Early Cretaceous of northern Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 165:75–95.
- Kurtz, F.** 1921. *Atlas de plantas fósiles de la República Argentina*. Establecimiento gráfico de T. Palumbo.
- Kvaček, Z., Manchester, S.R. y Schorn, H.E.** 2000. Cones, seeds, and foliage of *Tetraclinis salicornioides* (Cupressaceae) from the Oligocene and Miocene of western North America: a geographic extension of the European Tertiary species. *International Journal of Plant Sciences*, 161 (2): 331–344.
- Leguizamón, R.R.** 1971. Palaeophytologia Kurtziana lii. 6. Revisión de las Semillas Platispérmicas De Bajo De Los Velez (San Luis), Ilustradas En El " Atlas De Plantas Fósiles de La Republica Argentina", (F. Kurtz, 1921). *Ameghiniana*, 8 (3 4): 259-264.
- Leguizamón, R.R.** 1972. Estudio paleobotánico de la Formación Tasa Cuna, Pérmico Inferior de la provincia de Córdoba. *Ameghiniana*, 9 (4): 305-342.
- Lindley, J.** 1830. *An Introduction to the Natural System of Botany*. Longman and Co., London, 374 p.
- Linnaeus, C.V.** 1753. *Species Plantarum*, Tomus 1. Stockholm. VI 560 p.
- Linnaeus, C.** 1767. *Mantissa plantarum*. Impensis Laurentii Salvii, Stockholm, Sweden.
- López-Arbarello A.** 2004. The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar). En: Arratia G. y Tintori A. (eds.), *Mesozoic Fishes 3 Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Pfeil. München, Germany, 597-624.
- Lurgo, C.** 1967. Contribución al conocimiento geológico de Punta Sierra y Sector Sur

- de Sierra El Gigante sita al Norte de la Localidad de Alto Pencoso, San Luis. 117 pp., Fac. Cs. Ex Fis.y Nat UNC.
- Maddison**, W.P., y Maddison, D.R. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. 2011; Version 2.75. See *mesquiteproject.org/mesquite/download/download.html*.
- Maray**, A.V., Fernández-González, D., Valencia-Barrera, R.M., Salegui, A.F., Santos, F., y Latasa, M. 2002. Aerobiología en Castilla y León: estación de León. *Rea* 7: 19–124.
- Mathews**, S. 2009. Phylogenetic relationships among seed plants: persistent questions and the limits of molecular data. *American Journal of Botany*, 96 (1): 228-236.
- Mazzoni**, A. y Hünicken, M. 1984. Ontogenia de los Notonectidos (Insecta, Heteróptera) del Cretácico Temprano de San Luis, Argentina. *Memoria 3º Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 388–393. México.
- Mazzoni**, A. 1985. Notonectidae (Hemiptera, Heteróptera) de la Formación La Cantera (Cretácico Inferior), Provincia de San Luis, Argentina. *Boletín Academia Nacional de Ciencias*, 56: 259 -273. Córdoba.
- McLoughlin**, S. 1996. Early Cretaceous macrofloras of Western Australia. *Records of the Western Australian Museum* 18: 19-65.
- Meyer**, C.A. 1846. *Versuch einer Monographie der gattung Ephedra, durch abbildungen erläutert*. Druckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.
- Moglia**, M.M.; Daguerre, A. 2016. ¿Inspirar Seres Vivos? Una Propuesta Didáctica Integradora Para Introducir A Los Estudiantes En La Investigación En Biología A Través De La Aerobiología. *Kimün. Revista Interdisciplinaria de Formación Docente*, (2): 202–215.

- Mohr**, B.A., y Friis, E.M. 2000. Early angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a preliminary report. *International Journal of Plant Sciences*, 161(S6): S155-S167.
- Mohr**, B.A., y Eklund, H. 2003. Araripia florifera, a magnoliid angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 126 (3-4): 279-292.
- Mohr**, B.A.R. y Bernardes-De-Oliveira, M.E. 2004. *Endressinia brasiliensis* a magnolialean angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *International Journal of Plant Sciences*, 165: 1121–1133.
- Mohr**, B.A.R., Bernardes-de-Oliveira, M.E., Barreto, A.M.F., y Castro-Fernandes, M.C. 2004. Gnetophyte preservation and diversity in the early Cretaceous Crato Formation (Brazil). In *7th International Organisation of Palaeobotany Conference, Bariloche, Argentina, March, 21-26*.
- Moles**, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B. y Westoby, M. 2005a. A brief history of seed size. *Science*, 307 (5709): 576–580.
- Moles**, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Pitman, A.J. y Westoby, M. 2005b. Factors that shape seed mass evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102 (30): 10540-10544.
- Morrone**, J.J. 2000. *Sistemática, biogeografía, evolución*. UNAM.
- Murray**, A. M. 2000. The Palaeozoic, Mesozoic and Early Cenozoic fishes of Africa. *Fish and Fisheries*, 1: 111–145.
- Musacchio**, E.A. y Vallati, P. 2007. Late Cretaceous non marine microfossils of Plottier Formation (Cretaceous) at Zampal, Argentina. Instituto Geológico y Minero de

- España, Madrid. *Cuaderno Geominero*, 8: 273–278.
- Mussayev**, I. 1978. On geography and phylogeny of some representatives of the genus *Ephedra* L. *Bot. Zh. SSSR*, 63: 523-43.
- Niklas**, K. J. 1997. *The evolutionary biology of plants*. University of Chicago Press, London, 431 p.
- Nixon**, K.C., Crepet, W.L., Stevenson, D. y Friss, E.M. 1994. A reevaluation of seed plant phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 81:484–533.
- Osborn**, Jeffrey M.; Taylor, Thomas N.; De Lima, Murilo R. 1993. The ultrastructure of fossil ephedroid pollen with gnetalean affinities from the Lower Cretaceous of Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 77 (3–4):171–184.
- Osborn**, J.M. 2000. Pollen morphology and ultrastructure of gymnospermous anthophytes. *Pollen and spores: Morphology and biology*, 163-185.
- Papú**, O.H. 2002. Nueva microflora de edad maastrichtiana en la localidad de Calmu Co, sur de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 39 (4): 415-426.
- Passalia**, M.G., Prámparo, M.B., Calvo, J. y Heredia, S. 2008. Primer registro de hojas de angiospermas en el Grupo Neuquén (Turoniano tardío–Coniaciano temprano), Lago Barreales, Argentina. *Ameghiniana*, 45: 233–239.
- Pedersen**, K.R., Friis, E.M, Crane, P.R. y Drinnan, A.N. 1994. Reproductive structures of an extinct platanoid from the early Cretaceous (latest Albian) of eastern North America. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 80 (3–4): 291-303.
- Petrulevičius**, J.F., Nel, A., y Sallenave, A. S. 2010. Recent genus *Notonecta* (Insecta:Heteroptera: Notonectidae) in the Lower Cretaceous of San Luis, Argentina: Palaeoecological implications. *Annales de la Société Entomologique*

- de France (n. s.), 46 (1–2): 247–253.
- Platnick, N.I.** 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology*, 28(4), 537-546.
- Platnick, N.I., Shadab, M.U.** 1982. A revision of the American spiders of the genus *Drassyllus* (Araneae, Gnaphosidae). Bulletin of the AMNH; v. 173, article 1.
- Platnick, N.I.** 1986. On justifying cladistics. *Cladistics*, 2 (1): 83-85.
- Pons D, M.E Oliveira-Babinski, M de Lima.** 1992. Les Ephedrales de la Formation Santana, Cretace Inferieur des Basin d'Araripe (Bresil). Fourth International Organization of Palaeobotany Conference, Abstracts, 1992:125.
- Potzger, J.E.** 1952. What can be inferred from pollen profiles of bogs in the New Jersey Pine Barrens. *Bartonia*, 26: 20–27.
- Potzger, J.E.** 1953. Nineteen bogs from southern Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 31(4): 383-401.
- Potzger, J.E., Courtemanche, A.** 1954. Bog and lake studies on the Laurentian Shield in Mont Tremblant Park, Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 32 (5): 549–560.
- Potzger, J.E.; Courtemanche, A.** 1956. A series of bogs across Quebec from the St. Lawrence Valley to James Bay. *Canadian Journal of Botany*, 34 (4): 473–500.
- Prámparo, M.B.** 1988a. Nuevos aportes a la palinología de la Formación La Cantera, Cretácico de la Cuenca de San Luis, en su localidad tipo. *4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. III: 41–50. Mendoza, Argentina.
- Prámparo, M.B.** 1988b. Esporas triletes levigadas y apiculadas de la Formación La Cantera (Cretácico de la Cuenca de San Luis) en su localidad tipo. *4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. III: 51–62. Mendoza.
- Prámparo, M.B.** 1989. [*Palinología estratigráfica del Cretácico de la Cuenca de San*

- Luis. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Río Cuarto, Córdoba, 242 p. Unpublished].
- Prámparo**, M.B. 1990. Palinoestratigraphy of the Lower Cretaceous of the San Luis Basin, Argentina. Its place in the Lower Cretaceous floral provinces pattern. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 181: 255–266.
- Prámparo**, M.B. 1994. Lower Cretaceous palynoflora of the La Cantera Formation, San Luis Basin. Correlation with other Cretaceous palynofloras of Argentina. *Cretaceous Research*, 15: 193–203.
- Prámparo**, M.B. 1999a. Microfitoplancton orgánico del Cretácico Temprano de la Cuenca de San Luis. Parte I: Scenedesmaceae y Chlorococcaceae. Asociación Paleontológica Argentina. *Publicación Especial 6. 10º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (Buenos Aires, Argentina), 39–42.
- Prámparo**, M.B. 1999b. Granos de polen de primitivas angiospermas en el Cretácico Temprano de la Cuenca de San Luis y su distribución en otras cuencas cretácicas de Argentina. *Boletim 5º Simposio sobre o Cretaceo do Brasil* (Brasil), 539–543.
- Prámparo**, M.B., Quattrocchio, M.E., Gandolfo, M.A., Zamaloa, M.C. y Romero, E. 2007. Historia evolutiva de las angiospermas (Cretácico–Paleógeno) en Argentina a través de los registros paleoflorísticos. *Ameghiniana*, Suplemento 50º Aniversario: 157–172.
- Prámparo**, M.B., Vento, B., Narváez, P., Mego, N. y Puebla, G.G. 2017. Cretaceous climatic reconstruction from Argentina based on palynological data. *Boletín Geológico y Minero. En prensa*.
- Price**, R.A. 1996. Systematics of the Gnetales: a review of morphological and molecular

- evidence. *International Journal of Plant Sciences*, 157 (S6): S40-S49.
- Puebla**, G.G. 2004. [*La megafloora de la Formación La Cantera (Cretácico Temprano) Sierra del Gigante, San Luis, Argentina*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de San Luis, San Luis, Unpublished.]
- Puebla**, G.G. 2009. A new angiosperm leaf morphotype from the Early Cretaceous (Late Aptian) of San Luis basin, Argentina. *Ameghiniana*, 46 (3): 557–566.
- Puebla**, G.G. 2010. [*Evolución de las comunidades vegetales basada en el estudio de la flora fósil presente en la Formación de La Cantera, Cretácico temprano, Cuenca de San Luis*. Tesis Doctoral. PROBIOL. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza, 166 p. Unpublished].
- Puebla**, G.G, Mego, N., Prámparo M.B. 2012. Asociación de briófitas de la Formación La Cantera, Aptiano tardío, Cuenca de San Luis, Argentina. *Ameghiniana* 49: 217–229.
- Puebla**, G.G., Iglesias, A., Gómez, M.A., y Prámparo, M.B. 2017. Fossil record of *Ephedra* in the Lower Cretaceous (Aptian), Argentina. *Journal of Plant Research*, 1: 14.
- Punt**, W., Hoen, P.P., Blackmore, S., Nilsson, S., y Le Thomas, A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 143 (1): 1–81.
- Ramírez-Arriaga**, E. 2005. [*Reconstrucción paleoflorística de la Formación Cuayuca con base en análisis palinoestratigráfico e implicaciones paleogeográficas*]. Tesis de doctorado, 231 pp.
- Ramos**, V. 1999. Capítulo 24: Geología Argentina. *ANALES* 29. 715–784. Buenos Aires, Argentina.

- Raven**, P.H., y Axelrod, D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61 (3): 539-673.
- Raven**, P.H., Evert, R.F., y Eichhorn, S.E. 1992. *Biología de las plantas* (Vol. 2). Reverté.
- Rex**, G.M., y Chaloner, W.G. 1983. The experimental formation of plant compression fossils. *Palaeontology*, 26 (2): 231-252.
- Rivarola**, D. y Di Paola, E. 1992a. Secuencias mesozoicas de la Sierra de Las Quijadas. Paleoambientes y Paleoclimas. Provincia de San Luis. República Argentina. 1° Encuentro Sobre Sedimentación Continental Bacias Mesozoicas Brasileiras. *Acta Geológica Leopoldensia*, 15 (36): 143–145. Sao Leopoldo, Brasil.
- Rivarola**, D. y Di Paola, E. 1992b. Secuencia mesozoicas de la Sierra de Las Quijadas. Paleoambientes y paleoclimas. Provincia de San Luis. República Argentina. 1° Encuentro Sobre Sedimentación Continental Bacias Mesozoicas Brasileiras. *Acta Geológica Leopoldensia*, 5 (36):143–145. Sao Leopoldo, Brasil.
- Rivarola**, D. 1994. Stratigraphy and palaeoenvironments analysis of early cretaceous units of Sierra de Las Quijadas. San Luis Province. Argentina. *14° International Congress of Sedimentology*, G: 67–69. Recife, Brasil.
- Rivarola**, D. 1995a. Evolución tectosedimentaria para el Cretácico Temprano de San Luis en Sierra de Las Quijadas. *Taller de Trabajo Evolución Tecto sedimentaria Cuencas de Antepaís* (Ejemplos Andinos) 16 p. San Juan, Argentina.
- Rivarola**, D. 1995b. Controles alo y autocíclicos en la Formación El Jume (Cretácico) de Sierra de Las Quijadas. *Taller sobre Controles en la Sedimentación Aluvial*, Actas 26–27. San Luis, Argentina.
- Rivarola**, D. y Spalletti, L. 2006. Modelo de sedimentación continental para el rift Cretácico de la Argentina central. Ejemplo de la Sierra de las Quijadas, San Luis.

Revista de la Asociación Geológica Argentina, 61: 63–80.

Rothwell, G W., Crepet, W.L., Stockey, R.A. 2009. Is the anthophyte hypothesis alive and well? New evidence from the reproductive structures of Bennettitales. *American Journal of Botany*, 96 (1): 296-322.

Rothwell, G.W., Stockey, R.A., Mapes, G. y Hilton, J. 2011. Structure and relationships of the Jurassic conifer seed cone *Hughmillerites juddii* gen. et comb. nov.: implications for the origin and evolution of Cupressaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 164 (1): 45–59.

Rothwell, G.W., y Stockey, R.A. 2013. Evolution and phylogeny of gnetophytes: Evidence from the anatomically preserved seed cone *Protoephedrites eamesii* gen. et sp. nov. and the seeds of several bennettitalean species. *International Journal of Plant Sciences*, 174 (3): 511-529.

Rudall, P.J., Hilton, J., Vergara-Silva, F., Bateman, R.M. 2011. Recurrent abnormalities in conifer cones and the evolutionary origins of flower-like structures. *Trends in plant science*, 16 (3): 151-159.

Ruhfel, B.R., Gitzendanner, M.A., Soltis, P.S., Soltis, D.E., y Burleigh, J.G. 2014. From algae to angiosperms—inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes. *BMC Evolutionary Biology*, 14 (1): 23.

Rydin, C., Mohr, B. y Friis, E.M. 2003. *Cratonia cotyledon* gen.et sp.nov., A unique Cretaceous Seedling related to *Welwitschia*. *Proceedings; Biological Sciences, Supplement: Biology Letters*, 29–32.

Rydin, C., Pedersen, K.R.,y Friis, E.M. 2004. On the evolutionary history of *Ephedra*: Cretaceous fossils and extant molecules. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101 (47): 16571-16576.

- Rydin, C.** y Friis, E.M. 2005. Pollen germination in *Welwitschia mirabilis* Hook. f.: differences between the polyplicate pollen producing genera of the Gnetales. *Grana*, 44: 137–141.
- Rydin, C.**, Pedersen, K.R., Crane, P.R. y Friis, E.M. 2006a. Former diversity of *Ephedra* (Gnetales): Evidence from Early Cretaceous seeds from Portugal and North America. *Annals of Botany*, 98: 123–140.
- Rydin, C.** Wu, S.Q., y Friis, E.M. 2006b. *Liaoxia* Cao et SQ Wu (Gnetales): ephedroids from the Early Cretaceous Yixian Formation in Liaoning, northeastern China. *Plant Systematics and Evolution*, 262 (3-4): 239-265.
- Rydin, C.**, y Korall, P. 2009. Evolutionary relationships in *Ephedra* (Gnetales), with implications for seed plant phylogeny. *International Journal of Plant Sciences*, 170 (8), 1031-1043.
- Rydin, C.**, Khodabandeh, A., y Endress, P.K. 2010. The female reproductive unit of *Ephedra* (Gnetales): comparative morphology and evolutionary perspectives. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163 (4): 387-430.
- Rydin, C.**, y Hoorn, C. 2016. The Gnetales: past and present. *Grana*, 55 (1): 1-4.
- Salisbury, E.J.** 1942. *The reproductive capacity of plants*. G. Bell and Sons, LTD. London, 235 p.
- Sallenave, A.S.** 2003. [Insectos fósiles de la Formación La Cantera, (Cretácico Temprano) Sierra del Gigante, San Luis, Argentina. Trabajo final de Licenciatura en Ciencias Biológicas; Facultad de Química Bioquímica y Farmacia. Universidad Nacional de San Luis. 68 p.]
- Saslis-Lagoudakis, C.**, Chase, M.W., Robinson, D.N., Russell, S.J., y Klitgaard, B.B. 2008. Phylogenetics of neotropical *Platymiscium* (Leguminosae: Dalbergieae):

- systematics, divergence times, and biogeography inferred from nuclear ribosomal and plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany*, 95 (10): 1270-1286.
- Schimper**, P.W. 1890. *Palaeophytologie*. R. Oldenbourg.
- Silvertown**, J.W. 1981. Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. *The American Naturalist*, 118 (6): 860-864.
- Sims**, H.J. 2012. The evolutionary diversification of seed size: using the past to understand the present. *Evolutio*, 66 (5): 1636–1649.
- Stapf**, O. 1889. *Die Arten der Gattung Ephedra*. KK Hof-und Staatsdruckerei, in Commission bei F. Tempsky.
- Steeves**, M.W, y Barghoorn, E.S. 1959. The pollen of *Ephedra*. *Journal of the Arnold Arboretum*, 40: 221–255.
- Stevenson**, D., y Zanoni, T. 1991. Flora of the Guianas. Series A: phanerogams. Fascicle 9: gymnosperms. 208: Cycadaceae; 208.1: Zamiaceae; 209: Gnetaceae; 210: Pinaceae; 211: Podocarpaceae. *Koenigstein: Koeltz Scientific 42p.-illus., map. ISBN 3874293262 En Icones, Anatomy and morphology, Keys. Geog, 4.*
- Stewart**, W.N., y Rothwell, G.W. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press.
- Stockey**, R.A., Kvacek, J., Hill, R.S., Rothwell, G.W. y Kvacek, Z. 2005. The fossil record of Cupressaceae s. lat. *A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*, 54: 68.
- Stover**, L.E. 1964. Cretaceous ephedroid pollen from West Africa. *Micropaleontology*, 10:145–156.
- Sucerquia**, P.A. 2006. [Gimnospermas eocretáceas da Formacao Crato, Bacia do

- Araripe, -ordeste do Brasil. Dissertacao de Mestrado. Universidade de Sao Paulo. Instituto de Geociencias, 108 pp].
- Sun, G.**, Dilcher, D.L., Zheng, S. y Zhou, Z. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science*, 282 (5394): 1692-1695.
- Tao, J.** y Yang, Y. 2003. *Alloephedra xingxueigen*.et sp. nov., an Early Cretaceous member of Ephedraceae from Dalazi Formation in Yanji Basin, Jilin Province of China. *Acta Paleontológica Sinica*, 42: 208–215.
- Taylor, E.L.** y Taylor, T.N. 2009. Seed ferns from the late Paleozoic and Mesozoic: any angiosperm ancestors lurking there?. *American Journal of Botany*, 96: 237-251.
- Tiffney, B.H.** 1977. Dicotyledonous angiosperm flower from the Upper Cretaceous of Martha's Vineyard, Massachusetts. *Nature*, 265 (5590): 136.
- Tiffney, B.H.** 1984. Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms: evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 551–576.
- Tiffney, B.H.** 2004. Vertebrate dispersal of seed plants through time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 1–29.
- Tekleva, M.V.**, y Krassilov, V.A. 2009. Modern Gnetales and fossil gnetophytes: comparative pollen morphology and ultrastructure. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 156: 130-138.
- Thiergart, F.** 1940. *Die mikropaläontologie als pollenanalyse im dienst der Braunkohlenforschung*. Alexander Doweld.
- Trevisan, L.** 1980. Ultrastructural notes and considerations on *Ephedripites*, *Eucommidites* and *Monosulcites* pollen grains from Lower Cretaceous sediments

- of Southern Tuscany (Italy). Pollen et Spores.
- Vaughan**, J.G. 1970. *The structure and utilization of oil seeds*. Champan and Hall, London, 309 p.
- Volkheimer**, W., y Melendi, D. 1976. Palinomorfos como fósiles guía. Tercera parte: Técnicas de laboratorio palinológico. *Revista minera de Geología y Mineralogía*, 34: 119-130.
- Wang**, Z.Q. 2004. A new Permian gnetalean cone as fossil evidence for supporting current molecular phylogeny. *Annals of botany*, 94 (2): 281-288.
- Wang**, X., y Zheng. S.L. 2010. Whole fossil plants of *Ephedra* and their implications on the morphology, ecology and evolution of Ephedraceae (Gnetales). *Chinese Science Bulletin*, 55: 1511–1519.
- Westoby**, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. y Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33 (1): 125–159.
- Wetschnig**, W., y Depisch, B. 1999. Pollination biology of *Welwitschia mirabilis* Hook. f. (Welwitschiaceae, Gnetopsida). *Phyton-horn-*, 39: 167-184.
- Wiley**, R.H. 1981. Social structure and individual ontogenies: problems of description, mechanism, and evolution. In *Perspectives in ethology*. Springer, Boston, MA. 105-133.
- Wodehouse**, R.P. 1935. *Pollen grains*. Mcgraw-Hill Book Company, Inc; New York; London.
- Won**, H., y Renner, S.S. 2006. Dating dispersal and radiation in the gymnosperm *Gnetum* (Gnetales)—clock calibration when outgroup relationships are uncertain. *Systematic Biology*, 55(4): 610-622.

- Wu** X., He Y., y Mei S. 1986. Discovery of *Ephedrites* from the Lower Jurassic Xiaomeigou Formation, Qinghai. *Acta Palaeobotany and Palynology*, 8: 13–21.
- Wu**, C.S., Wang, Y.N., Hsu, C.Y., Lin, C.P., y Chaw, S.M. 2011. Loss of different inverted repeat copies from the chloroplast genomes of Pinaceae and cupressophytes and influence of heterotachy on the evaluation of gymnosperm phylogeny. *Genome Biology and Evolution*, 3: 1284-1295.
- Wu**, M., Zhang, W., Guo, P. y Zhao, Z. 2014. Identification of seven Zingiberaceous species based on comparative anatomy of microscopic characteristics of seeds. *Chinese Medicine*, 9 (10): 1–7.
- Yang**, Y., Geng, B., Dilcher, D.L., Chen, Z.D. y Lott, T.A. 2005. Morphology and affinities of an early Cretaceous *Ephedra* (Ephedraceae) from China. *American Journal Botany*, 92: 231-241.
- Yang**, Y. 2007. Asymmetrical development of biovulate cones resulting in uniovulate cones in *Ephedra rhytidosperma* (Ephedraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 264 (3-4): 175-182.
- Yang**, Y. 2010. A review on gnetalean megafossils: problems and perspectives. *Taiwania*, 55 (4): 346–354.
- Yang**, Y. 2011. Cuticular Diversity of the Seed Outer Envelope in *Ephedra* (Ephedraceae) with a Discussion on its Systematic Significance. *熱帶亞熱帶植物學報*, 19 (1):1-15.
- Yang**, Y., Lin, L., y Wang, Q. 2013. *Chengia laxispicata* gen. et sp. nov., a new ephedroid plant from the Early Cretaceous Yixian Formation of western Liaoning, Northeast China: evolutionary, taxonomic, and biogeographic implications. *BMC*

evolutionary biology, 13 (1): 72.

Yang, Y. 2013. A numerical analysis of *Ephedra* L. based on reproductive features.

Bangladesh Journal of Plant Taxonomy, 20 (1): 51.

Yrigoyen, M. 1975. La edad Cretácica del Grupo Gigante (San Luis), su relación con

cuencas circunvecinas. 1° Congreso Geológico Argentino de Paleontología y

Bioestratigrafía, 2: 9-56.

Zavada, Michael S. 1984. The relation between pollen exine sculpturing and self

incompatibility mechanisms. *Plant systematics and evolution*, 147 (1): 63–78.



ANEXO

ANEXO I: Medidas de los granos de polen de las especies sudamericanas y dos especies norteamericanas actuales, correspondiente a un preparado obtenido de un solo estróbilo polínico por especie.

Ephedra americana

	Largo del eje mayor (ecuatorial)	Largo del eje menor (polar)	número de plicas	Ancho de las plicas (zona central)
	31 µm	19 µm	8	5 µm
	35 µm	21 µm	12	3 µm
	40 µm	18 µm	12	4 µm
	33 µm	25 µm	14	3 µm
	33 µm	20 µm	10	3 µm
	32 µm	20 µm	12	5 µm
	35 µm	20 µm	10	5 µm
	31 µm	20 µm	10	2 µm
	35 µm	21 µm	12	5.1 µm
	33 µm	19 µm	12	5.6 µm
	39 µm	23 µm	10	3.5 µm
	40 µm	23 µm	10	4.2 µm
	34 µm	20 µm	10	4.2 µm
	46 µm	22 µm	14	5 µm
	35 µm	24 µm	12	4.9 µm
	34 µm	22 µm	10	3.5 µm
	34 µm	21 µm	10	4.7 µm
	31 µm	19 µm	12	5 µm
	35 µm	21 µm	10	3 µm
	33 µm	22 µm	12	4 µm
Totales	699 µm	420 µm	222	82.7 µm
Promedio	34.95 µm	21 µm	11	4.135 µm

Ephedra boelckeii

	Largo del eje mayor (ecuatorial)	Largo del eje menor (polar)	número de plicas	Ancho de las plicas (zona central)
	46.8 µm	20.2 µm	16	2.7 µm
	41 µm	16.8 µm	16	2.9 µm
	43.7 µm	16.4 µm	13	2 µm
	43.2 µm	17.9 µm	12	2 µm
	47.7 µm	17.1 µm	14	2.5 µm
	47 µm	16.6 µm	16	2 µm
	44.3 µm	17.7 µm	12	3.8 µm
	46.2 µm	19.3 µm	14	2.2 µm
	47.5 µm	15.4 µm	14	4 µm
	46.9 µm	20 µm	12	3.1 µm
	41.5 µm	16.9 µm	16	2.1 µm
	43.8 µm	16.5 µm	14	4.9 µm
	43.3 µm	18 µm	12	2.3 µm
	46.7 µm	20.1 µm	14	2.6 µm
	41.5 µm	16.7 µm	14	2.8 µm
	43.6 µm	16.4 µm	12	2 µm
	42.1 µm	17.8 µm	12	2 µm
	47.6 µm	17 µm	14	2.4 µm
	44.2 µm	16.5 µm	14	2 µm
	46.1 µm	17.6 µm	14	3.7 µm
Totales	894.7 µm	350.9 µm	275	54 µm
Promedio	44.73 µm	17.54 µm	13.73	2.7 µm

Ephedra breana

	Largo del eje mayor (ecuatorial)	Largo del eje menor (polar)	numero de plicas	Ancho de las plicas (zona central)
	38.8 µm	21.8 µm	12	4.7 µm
	37 µm	21.5 µm	16	3.8 µm
	36.3 µm	22.5 µm	18	4 µm

	38.2 μm	18.5 μm	15	3.6 μm
	36.5 μm	21.3 μm	14	4.3 μm
	37.8 μm	22.5 μm	12	3.5 μm
	39 μm	20.9 μm	14	4.5 μm
	36 μm	21.9 μm	14	3.5 μm
	38 μm	21.6 μm	14	4.5 μm
	37.1 μm	22 μm	12	3.5 μm
	36.4 μm	18.9 μm	16	5 μm
	36.9 μm	21.4 μm	16	4.8 μm
	38.8 μm	22 μm	18	3.9 μm
	36.6 μm	21.4 μm	15	4.5 μm
	37.9 μm	22 μm	14	3.7 μm
	38 μm	21 μm	12	4.4 μm
	38.8 μm	22 μm	14	3.6 μm
	37.2 μm	21.7 μm	14	4.6 μm
	38.3 μm	22 μm	14	3.6 μm
	36.6 μm	21 μm	14	4.9 μm
Totales	750.2 μm	427.9 μm	288	82.9 μm
Promedio	37.51 μm	21.395 μm	14.4	4.145 μm

Ephedra chilensis

	Largo del eje mayor (ecuatorial)	Largo del eje menor (polar)	número de plicas	Ancho de las plicas (zona central)
	52 μm	20.2 μm	10	5 μm
	46.7 μm	20 μm	12	5.2 μm
	50 μm	20.4 μm	14	6.5 μm
	45.8 μm	19.8 μm	16	4.13 μm
	44.7 μm	18.7 μm	12	4.3 μm
	53.4 μm	19.5 μm	10	4.8 μm
	48.4 μm	15.4 μm	12	5.4 μm
	56.5 μm	17.4 μm	10	3.9 μm
	52.2 μm	21.5 μm	12	3.7 μm
	54.1 μm	18 μm	12	2.8 μm

52.4 µm	22.4 µm	14	2.6 µm	
52 µm	20.3 µm	14	3.3 µm	
46.8 µm	20.5 µm	12	3.4 µm	
50.1 µm	19.9 µm	12	5.1 µm	
45.9 µm	18.6 µm	14	5.3 µm	
44.8 µm	20 µm	12	6.4 µm	
53.5 µm	15.5 µm	14	4.2 µm	
48.1 µm	17.5 µm	12	4.4 µm	
56.6 µm	21.6 µm	10	4.9 µm	
52.3 µm	18.1 µm	14	5.5 µm	
54.2 µm	22.5 µm	12	4 µm	
50.2 µm	20.4 µm	10	3.8 µm	
45.9 µm	20.6 µm	12	2.9 µm	
46 µm	20 µm	12	2.7 µm	
44.9 µm	18.7 µm	14	2.7 µm	
53 µm	20.1 µm	12	3.3 µm	
48.2 µm	15.6 µm	16	3.5 µm	
53 µm	18 µm	11	5.2 µm	
46 µm	21.7 µm	12	5.4 µm	
44.9 µm	18.2 µm	14	6.3 µm	
Totales	1492.6 µm	581.1 µm	373	130.63 µm
Promedio	49.75 µm	19.37 µm	12.43	4.35 µm

Ephedra frustillata

	Largo del eje mayor (ecuatorial)	Largo del eje menor (polar)	numero de plicas	Ancho de las plicas (zona central)
	28 µm	18 µm	14	2 µm
	28.4 µm	17.5 µm	14	2 µm
	42.6 µm	20 µm	14	2 µm
	39.2 µm	20 µm	14	3.1 µm
	39.2 µm	20.9 µm	14	2.2 µm
	34.8 µm	20 µm	14	2.9 µm
	40.3 µm	20.7 µm	14	3.6 µm

45.1 μm	18.7 μm	12	2.7 μm
46 μm	22 μm	12	2 μm
41 μm	18.8 μm	10	4 μm
42 μm	19.6 μm	12	4 μm
29 μm	18 μm	14	2.1 μm
28.6 μm	19 μm	12	2.1 μm
42.5 μm	17.6 μm	12	2.1 μm
39.3 μm	20.1 μm	14	3.2 μm
39.4 μm	20.2 μm	12	3.2 μm
28 μm	18 μm	12	2 μm
28.4 μm	18 μm	14	2 μm
42.5 μm	20.1 μm	14	2 μm
39.5 μm	20.1 μm	12	3.2 μm
39.1 μm	20.1 μm	14	2.1 μm
44.5 μm	20.8 μm	12	2.8 μm
40.1 μm	19.9 μm	12	3.5 μm
45.9 μm	20.6 μm	14	2.6 μm
46 μm	21.9 μm	12	2 μm
40.9 μm	19.7 μm	14	3 μm
30 μm	19.5 μm	14	3 μm
28.5 μm	18 μm	12	2 μm
42.4 μm	18.9 μm	14	2 μm
38.1 μm	17.5 μm	12	2 μm
Totales	1139.3 μm	390	77.4 μm
Promedio	37.97 μm	13	2.58 μm

Ephedra ochreatea

Largo del eje mayor (ecuatorial)	Largo del eje menor (polar)	número de plicas	Ancho de las plicas (zona central)
40 μm	20 μm	12	3 μm
35 μm	19 μm	10	3 μm
36 μm	22 μm	10	2.5 μm

	35 µm	20 µm	10	3 µm
	40 µm	25 µm	10	4 µm
	35 µm	21 µm	12	3.5 µm
	43 µm	16 µm	12	3 µm
	30 µm	20 µm	8	3 µm
	35 µm	19 µm	8	3 µm
	39 µm	22 µm	10	4.5 µm
	37 µm	22 µm	8	3.5 µm
	39 µm	19 µm	8	3 µm
	38 µm	20 µm	10	3.5 µm
	39 µm	17 µm	10	4.9 µm
	41 µm	20 µm	10	3 µm
	43 µm	28 µm	12	2.5 µm
	41 µm	19 µm	10	5 µm
	35 µm	19 µm	8	4.5 µm
	33 µm	20 µm	12	5 µm
	35 µm	20 µm	10	5 µm
	39 µm	17 µm	10	4 µm
	35 µm	20 µm	10	3.5 µm
	41 µm	20 µm	10	4.9 µm
	35 µm	19 µm	8	4.5 µm
Totales	899 µm	484 µm	238	89.3 µm
Promedio	37.433 µm	20.16 µm	9.91	3.72 µm

Ephedra rupestris

Largo del eje mayor (ecuatorial)	Largo del eje menor (polar)	numero de plicas	Ancho de las plicas (zona central)
36.5 µm	25.7 µm	16	2.8 µm
27.5 µm	20 µm	16	2.5 µm
23.7 µm	18.7 µm	16	2.1 µm
28.7 µm	20 µm	16	2.6 µm

37 μm	24.5 μm	18	1.2 μm	
28 μm	19.5 μm	18	2 μm	
24 μm	18.5 μm	18	2.1 μm	
37 μm	23 μm	22	1.6 μm	
25 μm	25 μm	18	2.2 μm	
35 μm	21.5 μm	16	2.3 μm	
26 μm	19 μm	16	2.2 μm	
22 μm	21.5 μm	18	2.1 μm	
27 μm	24 μm	14	2 μm	
36 μm	20 μm	16	1.3 μm	
27 μm	19 μm	18	1.6 μm	
26.5 μm	23.5 μm	22	1.8 μm	
35.5 μm	24.5 μm	20	2.8 μm	
21.5 μm	22 μm	20	2.5 μm	
25.5 μm	20 μm	14	2.5 μm	
23.5 μm	25.5 μm	16	2.2 μm	
Totales	572.9 μm	435.4 μm	348	42.4 μm
Promedio	28.645 μm	21.77 μm	17.4	2.12 μm

Ephedra triandra

Largo del eje mayor (ecuatorial)	Largo del eje menor (polar)	número de plicas	Ancho de las plicas (zona central)
40 μm	26 μm	20	5 μm
30 μm	20 μm	14	4.5 μm
39 μm	23 μm	22	2.8 μm
25 μm	21 μm	22	3.9 μm
40 μm	23 μm	20	4.3 μm
35 μm	26 μm	18	4.1 μm
36 μm	25 μm	22	2.9 μm
37 μm	25 μm	20	4 μm
35 μm	28 μm	18	4.4 μm
42 μm	22 μm	22	4.2 μm
42 μm	38 μm	20	3 μm

	40 μm	20 μm	14	4.1 μm
	28 μm	20 μm	18	4.5 μm
	25 μm	22 μm	18	4.3 μm
	26 μm	21 μm	18	4.2 μm
	40 μm	21 μm	18	3.4 μm
	27 μm	24 μm	20	2.7 μm
	20 μm	24 μm	16	4.2 μm
	42 μm	24 μm	18	3.2 μm
	25 μm	23 μm	16	3.5 μm
	42 μm	22 μm	18	3.1 μm
	20 μm	30 μm	20	3.8 μm
	28 μm	22 μm	14	2.8 μm
Totales	764 μm	550 μm	426	86.9 μm
Promedio	33.21 μm	23.91 μm	18	3.7 μm

Ephedra tweediana

	Largo del eje mayor (ecuatorial)	Largo del eje menor (polar)	número de plicas	Ancho de las plicas (zona central)
	44.6 μm	19.2 μm	16	4.7 μm
	46.3 μm	21.7 μm	12	5.3 μm
	43.9 μm	23.1 μm	12	4 μm
	52.2 μm	21.2 μm	14	3.5 μm
	52.2 μm	18.8 μm	16	3.3 μm
	47.7 μm	20 μm	16	3.5 μm
	49.3 μm	16.5 μm	14	3.3 μm
	46.5 μm	16.5 μm	12	2.8 μm
	45.8 μm	20.3 μm	14	4.9 μm
	49.1 μm	20.3 μm	14	4.4 μm
	48.2 μm	20.7 μm	14	3.7 μm
	44.7 μm	19.3 μm	14	5.2 μm
	46.4 μm	21.8 μm	12	4.8 μm
	44 μm	23 μm	14	5 μm
	52.1 μm	21.2 μm	14	3.9 μm

	52.1 μm	19.9 μm	14	3.6 μm
	44.5 μm	19.1 μm	12	4.6 μm
	46.2 μm	21.6 μm	10	5.2 μm
	43.8 μm	23 μm	12	3.9 μm
	52.1 μm	21.1 μm	14	3.4 μm
	47.6 μm	19.7 μm	14	3.2 μm
	49.1 μm	19.9 μm	14	3.4 μm
	46.4 μm	16.4 μm	14	3.2 μm
	45.7 μm	16.4 μm	10	3.4 μm
	49 μm	20.1 μm	16	2.7 μm
	48.1 μm	20.4 μm	12	4.8 μm
	44.6 μm	20.6 μm	18	4.3 μm
	44.3 μm	19.1 μm	14	3.7 μm
	43.9 μm	21.7 μm	14	5 μm
	52 μm	21.7 μm	14	4.7 μm
Totales	1422.4 μm	604.3 μm	410	121.4 μm
Promedio	47.41 μm	20.143 μm	13.66	4.046 μm

ANEXO II: Medidas de las estructuras reproductivas fósiles de la Formación La Cantera.

FRUs (Unidad Reproductiva Femenina)

Especimen	Medidas	
	Largo	Ancho
MIC-797	4.5 mm	3.27 mm
MIC-P798	4.18 mm	3 mm
MIC-P799	4.52 mm	3.31 mm
MIC-P801	2.44 mm	1.76 mm
MIC-P802	3.83 mm	2.87 mm
MIC-P803	4.45 mm	3.69 mm
MIC-P804	3.32 mm	3.22 mm
MIC-P806	4.32 mm	3.19 mm
MIC-P807	2.52 mm	1.53 mm
MIC-P811	3.84 mm	2.90 mm
MIC-P819	4.75 mm	3.52 mm
MIC-P826	4.13 mm	3.35 mm
MIC-P830	4.35 mm	3.34 mm
MIC-P683	4.24 mm	3.54 mm
MIC-P684	4.03 mm	3.24 mm
MIC-P834	2.21 mm	1.43 mm
MIC-P836	3.33 mm	1.97 mm
MIC-P852	4.63 mm	3.1 mm
Total	65.27 mm	52.07 mm
Promedio	3.63 mm	2.90 mm

FRUs aislados

Especimen	Medidas	
	Largo	Ancho
MIC-P809	3.83 mm	2.87 mm
MIC-P814	2.3 mm	1.86 mm

MIC-P827	4.16 mm	2.51 mm
MIC-P832	3.69 mm	3 mm
MIC-P833	4 mm	3.38 mm
MC-P838	2.12 mm	1.14 mm
MIC-P848	4.92 mm	3.1 mm
MIC-P849	2.5 mm	1 mm
MIC-P850	3.07 mm	2.48 mm
MIC-P855	4.10 mm	3.29 mm
MIC-P856	4.62 mm	2.94 mm
MIC-P858	4.07 mm	2.95 mm
MIC-P859	4.15 mm	3.24 mm
MIC-P860	4.05 mm	3.42 mm
Total	51.13 mm	37.01 mm
Promedio	3.65 mm	2.64 mm

Carpolithus sp. 1

Especimen	Medidas					
	Total		Alas (2)		Cuerpo central	
	Largo	Ancho	Largo	Ancho	Largo	Ancho
MIC-P808	2.55 mm	3.16 mm	2.20 mm-1.94 mm	1.21 mm-1.25 mm	2.22 mm	0.71 mm
MIC-P810	3 mm	2.31 mm	2.90 mm-2.90 mm	0.98 mm-0.96 mm	1.91 mm	0.51 mm
MIC-P818	1.91 mm	2.40 mm	1.79 mm-1.76 mm	0.90 mm-1.1 mm	1.67 mm	0.44 mm
MIC-P817	1.90 mm	1.85 mm	0.90 mm-0.81 mm	0.73 mm-0.70 mm	1.90 mm	0.97 mm
MIC-P812	2.07 mm	2.24 mm	1.69 mm-1.18 mm	0.99 mm-0.52 mm	2.07 mm	0.76 mm
MIC-P813	3.18 mm	3.69 mm	2.79 mm-2.73 mm	1.47 mm-1.58 mm	2.63 mm	0.62 mm
MIC-P815	1.97 mm	3.17 mm	1.40 mm-1.15 mm	1.20 mm-1.31 mm	1.97 mm	0.84 mm
MIC-P816	2.30 mm	3.08 mm	2.19 mm-2.23 mm	1.23 mm-1.13 mm	2.08 mm	0.69 mm
MIC-P821	3.09 mm	2.32 mm	3.04 mm-3.04 mm	1.25 mm-1.07 mm	2.06 mm	0.53 mm

MIC-P822	2.44 mm	1.16 mm	1.26 mm-1.52 mm	1.17 mm-0.97 mm	2.22 mm	1.16 mm
MIC-P823	2.03 mm	2.11 mm	2.08 mm-2.08 mm	0.85 mm-0.93 mm	1.75 mm	0.42 mm
MIC-P824	2.59 mm	2.99 mm	2.47 mm-2.39 mm	1.30 mm-1.02 mm	2.59 mm	0.74 mm
MIC-P825	2.17 mm	1.95 mm	2.14 mm-2.14 mm	0.75 mm-0.72 mm	1.48 mm	0.64 mm
MIC-P828	2.68 mm	4 mm	2.68 mm-2.68 mm	1.66 mm-1.70 mm	2.32 mm	0.94 mm
MIC-P821	3.61 mm	3.96 mm	2.60 mm-3.61 mm	1.86 mm-1.23 mm	2.79 mm	1.20 mm
MIC-P831	2.33 mm	2.63 mm	1.40 mm-1.17 mm	0.90 mm-0.73 mm	2.20 mm	1.23 mm
MIC-P844	1.55 mm	1.89 mm	0.75 mm-1.14 mm	0.68 mm-0.66 mm	1.24 mm	0.62 mm
MIC-P846	1.87 mm	2.29 mm	1 mm-0.75 mm	0.75 mm-0.85 mm	1.87 mm	0.75 mm
MIC-P847	Espécimen roto					
Totales	38.75 mm	47.2 mm	70.5 mm	38.31 mm	34.9 mm	13.76 mm
Promedios	2.15 mm	2.62 mm	1.96 mm	1.04 mm	1.94 mm	0.76 mm

***Carpolithus* sp. 4**

Espécimen	Medidas	
	Largo	Ancho
MIC-P800	1.05 mm	0.7 mm
MIC-P850	1.45 mm	1.58 mm
MIC-P835	1.5 mm	1.11 mm
MIC-P839	1.27 mm	0.82 mm
MIC-P840	1.51 mm	0.96 mm
MIC-P842	2 mm	1.33 mm
MIC-P851	1.25 mm	0.9 mm
MIC-P853	1.34 mm	1.13 mm
MIC-P864	1.65 mm	0.96 mm
MIC-P677	1.13 mm	0.8 mm
Totales	14.15 mm	10.29 mm
Promedios	1.41 mm	1.03 mm