

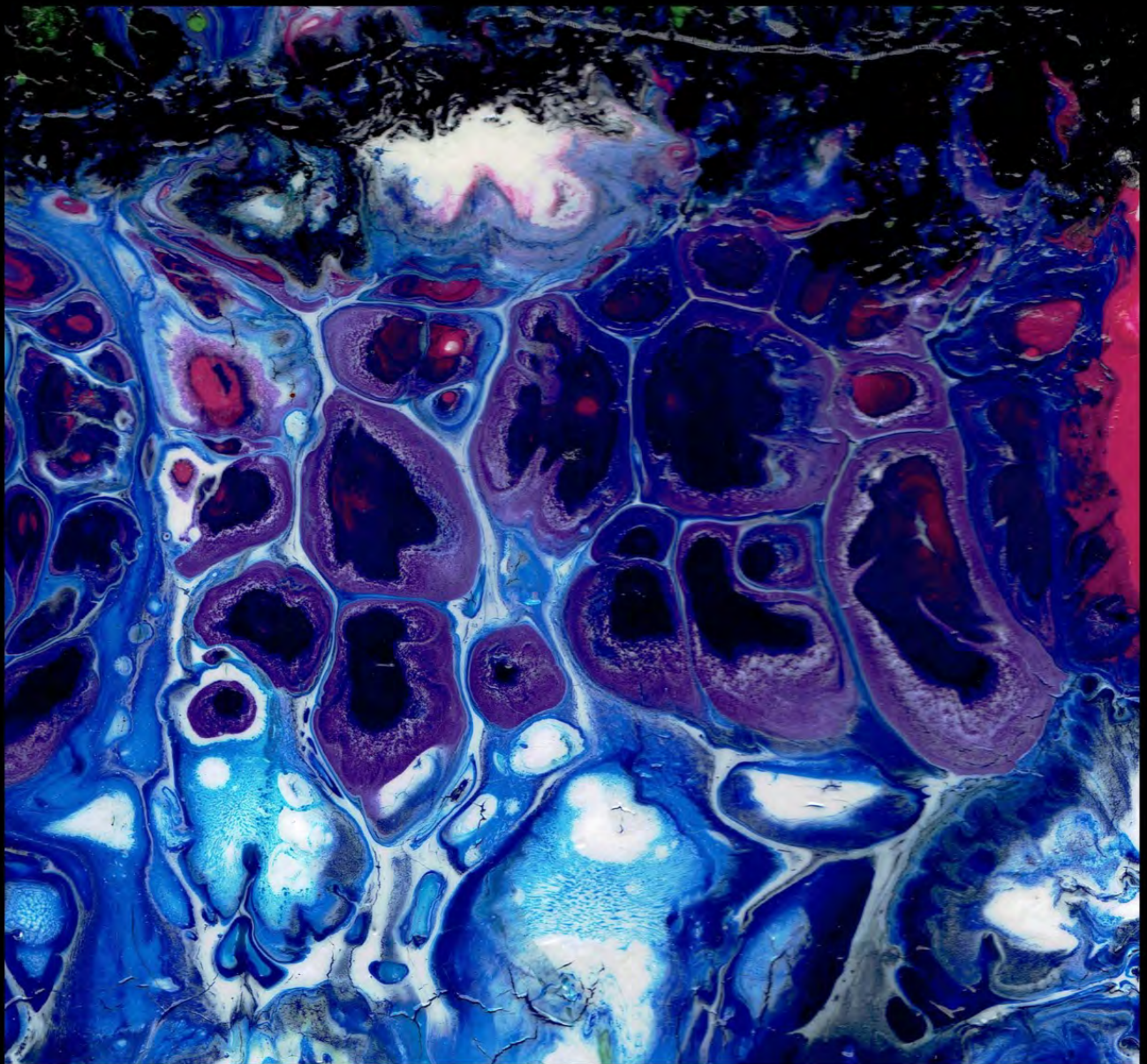
---

Tesis de doctorado

# Actuopaleontología de lianas rioplatenses

Lic. Pablo Alejandro Cabanillas

Director: Alcides Aroldo Sáenz; Co-Director: Julio Alberto Hurrell



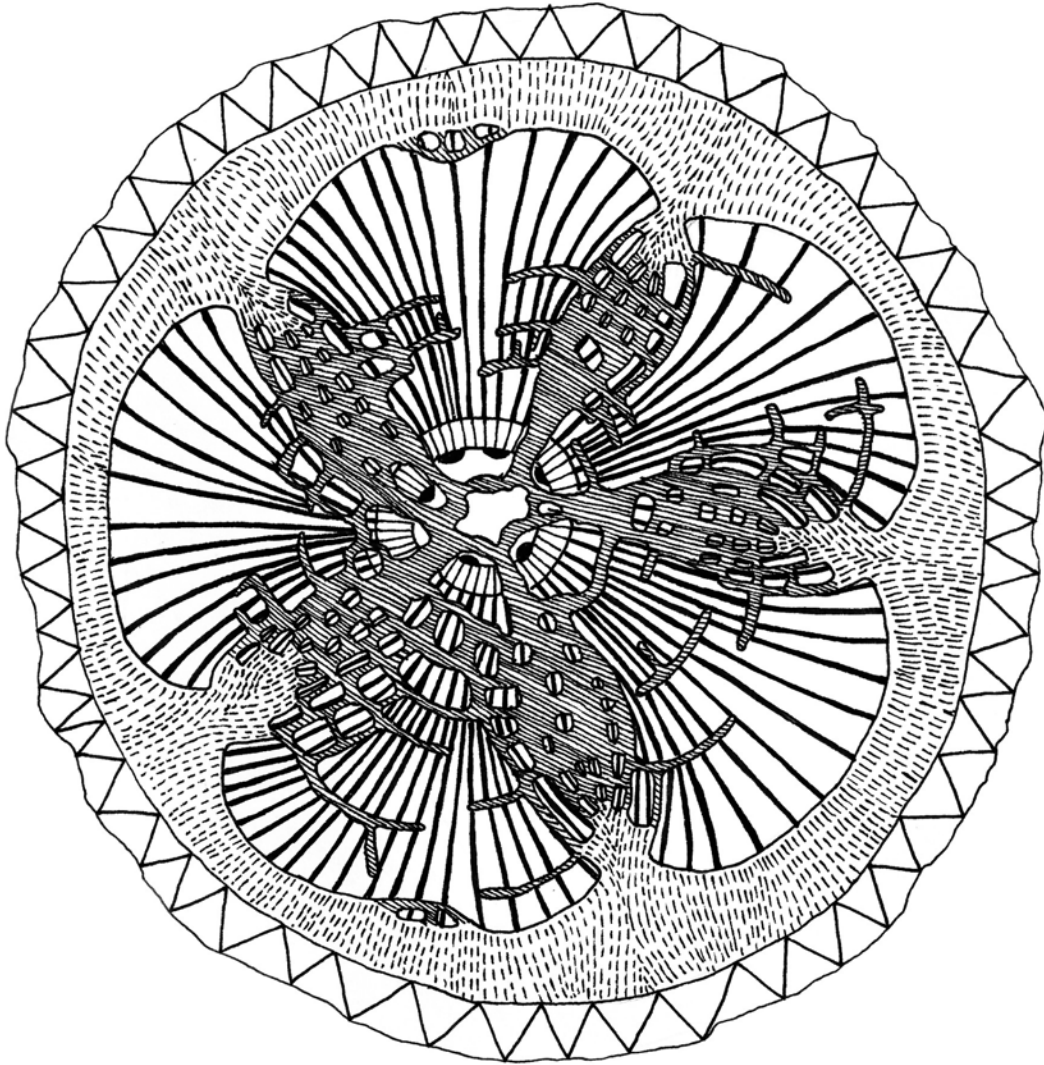
Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 2021.

---



Tesis doctoral

Actuopaleontología de Lianas  
de la Región Rioplatense



Lic. Pablo Alejandro Cabanillas  
Director: Dr. Alcides Aroldo Sáenz; Co-Director: Dr. Julio Alberto Hurrell  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
Universidad Nacional de La Plata  
2022



## **AGRADECIMIENTOS**

Mi primer palabra de profundo y sincero agradecimiento es para mis directores, Alcides Sáenz y Julio Hurrell, a quienes tengo el enorme orgullo de considerar mis maestros. Ellos aguantaron mis desvaríos teóricos y mis retrasos, me transmitieron el amor y la fascinación por las plantas y por la ciencia en general, me guiaron sin coerción. Les debo todo y un poco más.

A mis abuelos que están presentes en esta obra de una forma u otra. Mi (bis)abuela Elena fue la dueña original de la pinza con la hice todos mis preparados. Mi abuelo Juan fue el dueño de muchos de los libros que dan soporte al Marco Teórico. Mi abuela Coca me regaló su lupa geológica de mano con la que hice todas mis observaciones. Atesoro cada uno de esos objetos.

A Daniel Bazzano por todos los años de trabajo juntos, por sus fotos y por su eterna generosidad.

A Stella Rivera por darme un lugar cuando más lo necesitaba y enseñarme tantas lecciones en la anatomía de madera, siempre desde el cariño y el respeto.

A Marcelo Pace por ser un amigo sincero y por confiar en mi trabajo. Aunque él no lo sepa, su amistad me devolvió el ímpetu y el interés en la anatomía de trepadoras.

A Gustavo Delucchi por su apoyo a escondidas y su amistad.

A Emilio Ulibarri por su compañerismo sin límite y su apoyo desinteresado en los trabajos de campo en isla Martín García.

A Elián Guerrero por su amistad, sus constantes observaciones de campo y sus correcciones del Marco teórico.

A mi madre que siempre me apoyó y me instó (en su peculiar estilo) a estudiar, a encarar esta obra y a concluirla y que, por sobre todas las cosas, me enseñó a rehuir de la mediocridad. A mis hermanas por estar siempre ahí.

Mi última palabra es para mi compañera de vida, Munira, por ser mi apoyo incondicional en todo este largo, largo proceso. Relegó miles horas de ocio, propio y compartido, para acompañarme. Sin ella nunca hubiera aguantado.



## RESUMEN

La presente tesis aborda el problema de la reconstrucción del tipo biológico trepador en fósiles desde un marco teórico sistémico y usando como sistema de referencia a las plantas trepadoras actuales (actuopaleontología), con particular énfasis en su anatomía caulinar. Una planta, en tanto sistema, se considera trepadora por su relación permanente con el suelo y su relación con una estructura, viva o inerte, sobre la que prolifera (soporte). Según el mecanismo a través del cual se establece esa relación, se pueden distinguir a las *plantas escandentes* (la relación se produce a través de mecanismos de ascenso especializados, es decir que la planta produce una respuesta diferencial hacia el soporte), y las *plantas apoyantes* (la relación se produce a través de mecanismos de ascenso exclusivamente no especializados, en los que el desarrollo del mecanismo es independiente del soporte). La relación trepadora-soporte es condición necesaria y suficiente para caracterizar a una planta actual como trepadora y por lo tanto es la principal relación a reconstruir en los trabajos de reconstrucción de este tipo biológico. Los sistemas paleobiológicos son inaccesibles a la experiencia sin embargo, la interacción entre los sistemas biológicos y geológicos del pasado produjeron nuevos sistemas con sus respectivos entornos (sistemas tafonómicos) a través de los cuales es posible reconstruirlos. Los sistemas reconstruidos (reconstrucciones fósiles) son hipótesis sobre la biología de los sistemas paleobiológicos, basados en la información paleobiológica y tafonómica obtenida de las entidades tafonómicas y en la extrapolación de la información obtenida de los sistemas biológicos actuales. El nivel de validez de estas hipótesis depende del uso que se haga de dicha información y, en consecuencia, será más robusta cuanto mayor sea su apoyo empírico y teórico. Hasta la fecha, solo 1,3% de las reconstrucciones de trepadoras fósiles alcanzaron niveles altos de validez (basadas exclusivamente en datos del fósil); un 14,1% alcanzaron diversos grados intermedios de validez (basadas en datos del fósil con incorporación de datos del presente); en tanto que el 84,5% solo alcanzaron una baja validación (basadas exclusivamente en datos del presente). El tipo biológico trepador actual presenta patrones característicos en su morfología, anatomía, fisiología, historia de vida y distribución geográfica, que les son característicos y, en algunos casos, exclusivos. El análisis de estas particularidades permitió establecer una serie de sesgos en la producción, preservación e interpretación, entre ellos los criterios de reconstrucción, que podrían explicar la escasa presencia de plantas trepadoras en el registro fósil y su bajo nivel de validez general. Este análisis permitió ajustar los criterios de reconstrucción ya conocidos (como la presencia de raíces adventicias o los índices hidráulicos) y proponer nuevos criterios (como la distribución de las fibras G en los tallos, la distribución de la hojarasca o la determinación de las características mecánicas de un tallo sobre la base de la distribución de lignina deducida de análisis isotópicos). Los rasgos morfo-anatómicos asociados al modo de vida trepador pueden

estar presentes en un órgano y ausentes en otros (por ejemplo, en las estructuras reproductivas). La historia de vida de una trepadora actual implica una secuencia compleja y no lineal de estados ontogenéticos caracterizados por vástagos erectos, epiclinos, descendentes o rastreros. El tipo biológico de una planta no depende de las características de un único segmento, ni de una sola etapa de vida; por lo tanto, las reconstrucciones deben surgir de la congruencia de las características del conjunto de segmentos y etapas.

La mayoría de los estudios anatómicos de trepadoras están centrados en los ecosistemas tropicales y subtropicales, en desmedro de los ecosistemas templados. Como surgió del análisis de los posibles sesgos tafonómicos, las trepadoras templadas presentarían condiciones que favorecen su preservación. De este modo, es razonable considerar que el registro fósil esté enriquecido pero no tengamos las herramientas metodológicas necesarias para reconstruirlas como tales. En este sentido, se estudió la relación entre la anatomía y el tipo biológico de trepadoras templadas actuales y se analizó el posible uso de esa relación en la validación de hipótesis sobre el tipo biológico en plantas fósiles. Para esto fue necesario construir un modelo conceptual anatómico del tipo biológico trepador que permita ajustar el flujo de información actual-fósil para generar reconstrucciones de alta validez; es decir, establecer patrones anatómicos del tallo y en particular del leño actuales que permitan nuevas aproximaciones y reconstrucciones de alta validez por medio del estudio de las interacciones liana-soporte. En este contexto se describe la anatomía caulinar (tejidos primarios y secundarios) y el desarrollo ontogenético de las 18 especies de lianas más comunes de la Ribera Rioplatense: *Ephedra tweediana* (Ephedraceae), *Poikilacanthus glandulosus* (Acanthaceae), *Araujia hortorum* (Apocynaceae), *Aristolochia triangularis* (Aristolochiaceae), *Dolichandra unguis-cati* (Bignoniaceae), *Ipomoea cairica*, *I. indica* (Convolvulaceae), *Canavalia bonariensis* (Fabaceae), *Callaeum psilophyllum*, *Stigmaphyllon bonariense* (Malpighiaceae), *Passiflora caerulea* (Passifloraceae), *Muehlenbeckia sagittifolia* (Polygonaceae), *Clematis bonariensis* (Ranunculaceae), *Serjania meridionalis*, *Urvillea uniloba* (Sapindaceae), *Anchietea pyrifolia* (Violaceae), *Cissus striata* y *C. verticillata* (Vitaceae). El estudio del desarrollo espacial de las variantes cambiales (también llamado crecimiento secundario atípico o anómalo) en relación al nudo. Permitted establecer la influencia de éste en la ontogenia de los tejidos vasculares. La incidencia de los rasgos vasculares propios de las trepadoras (síndrome vascular lianescente) en las especies estudiadas fue notablemente baja en comparación con las trepadoras tropicales y subtropicales. De los 12 rasgos propuestos, la mitad de las especies presentaron menos de 6, sin embargo, la mayoría (16 de 18) presentaron al menos 4 de estos rasgos. Los rasgos más comunes fueron: dimorfismo vascular, xilema secundario diferenciado en interno (juvenil) y externo (adulto), poca cantidad de vasos de gran calibre y parénquima radial de paredes delgadas.



Por último se propone un nuevo método explícito para la generación de hipótesis sobre la ontogenia de tallos con variantes cambiales. Este se basa en el método estratigráfico que consiste en: (1) relevar las relaciones geométricas de los cuerpos de roca; (2) ordenar los diferentes eventos geológicos que los originaron en una secuencia histórica, mediante la aplicación sistemática de una serie de principios; (3) construir un gráfico idealizado de la historia de los cuerpos de roca (columna estratigráfica). Los procesos de construcción de los cuerpos de las plantas son diferentes a los que forman el registro geológico. Para establecer los principios de interpretación explícitos se analizan los procesos de producción y modificación del cuerpo de las plantas: División celular asociada y no asociada a meristemas; Aumento de tamaño, incluido el crecimiento intrusivo; Colapso de células; Diferenciación, incluida la muerte celular programada. Los principios de interpretación estratigráfica (Principios de continuidad lateral, horizontalidad original, superposición, inclusión, relaciones de corte y simultaneidad de eventos) son reelaborados para a la interpretación de ejes vegetales, en especial, tallos con variantes cambiales (Principios de coetaneidad lateral, concentricidad original, acreción, relaciones de corte y simultaneidad de eventos). Por último, se propone un nuevo sistema de representación gráfica de la ontogenia denominada *perfil ontogenético*, orientado a representar los procesos ontogenéticos en lugar de representar series de estados ontogenéticos.

## ABSTRACT

This thesis addresses the problem of climbing biological type fossil reconstruction from a systemic theoretical framework using present-day climbing plants (actuopaleontology) as a reference system, with particular emphasis on their caulinar anatomy. A plant, as a system, is considered a climbing plant because of its permanent relationship with the soil and its relationship with a structure, living or inert, on which it proliferates (support). According to the mechanism through which this relationship is established, *scandent plants* can be distinguished (the relationship occurs through specialized ascent mechanisms, that is, the plant produces a differential response towards the support), and *leaning plants* (the relationship occurs exclusively through non-specialized ascent mechanisms, in which the development of the mechanism is independent of the support). The climber-support relationship is a necessary and sufficient condition to characterize an extant plant as a climbing plant and, therefore, it is the main relationship to rebuild in reconstruction work of this biological type. Paleobiological systems are inaccessible to experience, however, the interaction between biological and geological systems of the past produced new systems with their own environments (taphonomic systems) through which it is possible to reconstruct them. Reconstructed systems (fossil reconstructions) are hypotheses on the biology of paleobiological systems, based on paleobiological and taphonomic information obtained from taphonomic entities and over the extrapolation of information obtained from present-day biological systems. The level of validity of these hypotheses depends on the use of that information and, consequently, it will be more robust the greater its empirical and theoretical support is. To date, only 1.3% of reconstructions of fossil climbers reached high levels of validity (based exclusively on fossil data); 14.1% reached various intermediate degrees of validity (based on fossil data incorporating data from the present); while 84.5% only achieved low validation (based exclusively on present data). The extant climbing biological type presents characteristic and, in some cases, exclusive patterns in its morphology, anatomy, physiology, life history and geographical distribution. The analysis of these particularities will establish a series of biases in production, preservation and interpretation (reconstruction criteria included) which could explain the scarce presence of climbing plants in the fossil record and their general low level of validity. This analysis will adjust the already known reconstruction criteria (such as the presence of adventitious roots or hydraulic indices) and propose new ones (such as the distribution of G fibers in the stems, the distribution of lignin or the determination of the mechanical characteristics of a stem based on lignin distribution deduced from isotopic analyzes). Morpho-anatomical features associated with the climbing biological type may be present in one organ and absent in others (for example, in reproductive structures). The life history of a climber involves a complex, non-linear sequence of ontogenetic stages characterized by erect, epicline, descending, or creeping

shoots. The biological type of a plant does not depend on the characteristics of a single segment, nor on a single life stage; therefore, reconstructions must arise from the convergence of the characteristics of the set of segments and stages.

Most of the anatomical studies of climbers are focused on tropical and subtropical ecosystems, to the detriment of temperate ecosystems. As it emerged from the analysis of possible taphonomic biases, temperate climbers would present conditions that favor their preservation. In this way, it is reasonable to consider that the fossil record is enriched in such climbers but we do not have the necessary methodological tools to reconstruct them as such. In this sense, the relationship between the anatomy and the biological type of extant temperate climbers was studied and the possible use of this relationship in the validation of hypotheses about the biological type in fossil plants was analyzed. It was necessary to build a conceptual anatomical model of the climbing biological type that allows adjusting the present-day to fossil information flow to generate highly valid reconstructions. It means, to establish extant stem anatomical patterns, in particular the vascular tissues, which allow new approaches and highly valid reconstructions through the study of liana-support interactions. In this context, the caulinar anatomy (primary and secondary tissues) and the ontogenetic development of the 18 most common species of lianas of the Ribera Rioplatense are described: *Ephedra tweediana* (Ephedraceae), *Poikilacanthus glandulosus* (Acanthaceae), *Araujia hortorum* (Apocynaceae), *Aristolochia triangularis* (Aristolochiaceae), *Dolichandra unguis-cati* (Bignoniaceae), *Ipomoea cairica*, *I. indica* (Convolvulaceae), *Canavalia bonariensis* (Fabaceae), *Callaeum psilophyllum*, *Stigmaphyllon bonariense* (Malpighiaceae), *Passiflora caerulea* (Passifloraceae), *Muehlenbeckia sagittifolia* (Polygonaceae), *Clematis bonariensis* (Ranunculaceae), *Serjania meridionalis*, *Urvillea uniloba* (Sapindaceae), *Anchietea pyrifolia* (Violaceae), *Cissus striata* y *C. verticillata* (Vitaceae). The study of the spatial development of the cambial variants (also called atypical or anomalous secondary growth) in relation to the node allowed to establish its influence on the ontogeny of vascular tissues. The incidence of vascular traits typical of climbers (vascular lianescent syndrome) in the studied species was remarkably low compared to tropical and subtropical climbers. Half of the species presented less than 6 of the 12 proposed traits, however, the majority (16 of 18 species) presented at least 4 of these traits. The most common features were: vascular dimorphism, internal (juvenile) and external (adult) secondary xylem differentiated, few wide vessels, and thin-walled radial parenchyma.

Finally, a new explicit method is proposed for the generation of hypotheses about the ontogeny of stems with cambial variants. It is based on the stratigraphic method: (1) surveying the geometric relationships of rock bodies; (2) order the different geological events that originated them in a historical sequence, through the systematic application of a series of principles; (3) construct an idealized chart of the history of rock bodies (stratigraphic column).

The construction processes of plant bodies are different from those that form the geological record. In order to establish the explicit principles of interpretation, the production and modification processes of the plant body are analyzed: Cell division associated and not associated with meristems; Increase in size, including intrusive growth; Cell collapse; Differentiation, including programmed cell death. The principles of stratigraphic interpretation (Principles of lateral continuity, original horizontality, superposition, inclusion, cut relationships and simultaneity of events) are reworked for the interpretation of plant axes, especially stems with cambial variants (Principles of lateral coetaneity/coevalness, concentricity original, accretion, cut relationships and simultaneity of events). Finally, a new system of graphic representation of ontogeny called *ontogenetic profile* is proposed, aimed to represent ontogenetic processes instead of representing series of ontogenetic states.

# ÍNDICE

<b>1- PLAN DE LA OBRA</b>	<b>1</b>
<b>2- MARCO TEÓRICO GENERAL: SISTEMAS TREPADORA-SOPORTE</b>	<b>5</b>
Introducción	7
Enfoque sistémico y sistemas biológicos	7
Enfoque sistémico de la anatomía	11
Sistemas de autoconstrucción del vástago	14
Sistemas paleobiológicos y tafonómicos	16
Sistemas trepadora-soporte actuales y pasados	19
Láminas	25
<b>3- DELIMITACIÓN DEL SISTEMA TREPADORA-SOPORTE: TIPO BIOLÓGICO Y CLASIFICACIÓN SISTÉMICA</b>	<b>37</b>
Introducción	39
El tipo biológico "trepador"	40
Distintos tipos de plantas trepadoras	44
Clasificación propuesta	51
Láminas	57
<b>4- TAFONOMÍA DE PLANTAS TREPADORAS</b>	<b>67</b>
Introducción	69
Sesgos de producción	71
Transporte y desarticulación	71
Distribución espacial y geográfica	76
Distribución de la hojarasca	77
Sesgos de preservación	80
Sesgos de interpretación	85
Criterios de reconstrucción	87
Posición de vida	88
Morfología	88
Mecanismos de ascenso	89
Heterofilia	96
Anatomía caulinar	97
Proporciones del vástago	103
Índices hidráulicos	107
Modelos biomecánicos	111
Afinidad taxonómica	115
Consideraciones finales y perspectivas	117
Láminas	125

Apéndice	159
<b>5- ANATOMÍA CAULINAR SISTÉMICA DE LIANAS RIOPLATENSES</b>	<b>261</b>
Introducción	263
Meristemas vasculares: origen y distinción	265
Preprocámbium y procámbium	265
Cámbium fascicular, cámbium interfascicular y cámbium vascular	266
Plantas trepadoras de la Ribera Rioplatense	269
Materiales y Metodología	271
Material estudiado	275
Gimnospermas: Ephedraceae: <i>Ephedra tweediana</i> Fisch. & C.A. Mey. emend. J.H. Hunz.	279
Angiospermas: Acanthaceae: <i>Poikilacanthus glandulosus</i> (Nees) Ariza	293
Angiospermas: Apocynaceae: <i>Araujia hortorum</i> Brot.	309
Angiospermas: Aristolochiaceae: <i>Aristolochia triangularis</i> Cham.	317
Angiospermas: Bignoniaceae: <i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L.G. Lohmann	325
Angiospermas: Convolvulaceae: <i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet	337
Angiospermas: Convolvulaceae: <i>Ipomoea indica</i> (Burm. F.) Merr.	351
Angiospermas: Fabaceae: <i>Canavalia bonariensis</i> Lindl.	361
Angiospermas: Malpighiaceae: <i>Callaeum psilophyllum</i> (A. Juss.) D.M. Jhonson	375
Angiospermas: Malpighiaceae: <i>Stigmaphyllon bonariense</i> (Hook. & Arn.) C.E. Anderson	391
Angiospermas: Passifloraceae: <i>Passiflora caerulea</i> L.	405
Angiospermas: Polygonaceae: <i>Muehlenbechia sagittifolia</i> (Ortega) Meisn.	415
Angiospermas: Ranunculaceae: <i>Clematis bonariensis</i> Juss. Ex DC.	423
Angiospermas: Sapindaceae: <i>Serjania meridionalis</i> Cambess.	431
Angiospermas: Sapindaceae: <i>Urvillea uniloba</i> Radlk.	443
Angiospermas: Violaceae: <i>Anchietea pyrifolia</i> G. Don	455
Angiospermas: Vitaceae: <i>Cissus striata</i> Ruiz & Pav.	465
Angiospermas: Vitaceae: <i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis	475
Discusión y Conclusiones	487
Láminas	515
<b>6- MÉTODO DE REPRESENTACIÓN PARA LA INTERPRETACIÓN ONTOGENÉTICA DE TALLOS CON VARIANTES CAMBIALES</b>	<b>527</b>
Introducción	529
Procesos que modelan el tallo	530
División celular	532
Diferenciación	536
Aumento de tamaño	537

Colapso	538
Interpretación histórica de cuerpos de rocas	538
Interpretación ontogenética de tallos con variantes cambiales	539
Principios anatómicos de interpretación histórica	539
Perfil ontogenético	541
Discusión y conclusiones	542
Láminas	545
<b>7- CONCLUSIONES GENERALES</b>	<b>561</b>
<b>8- BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>567</b>

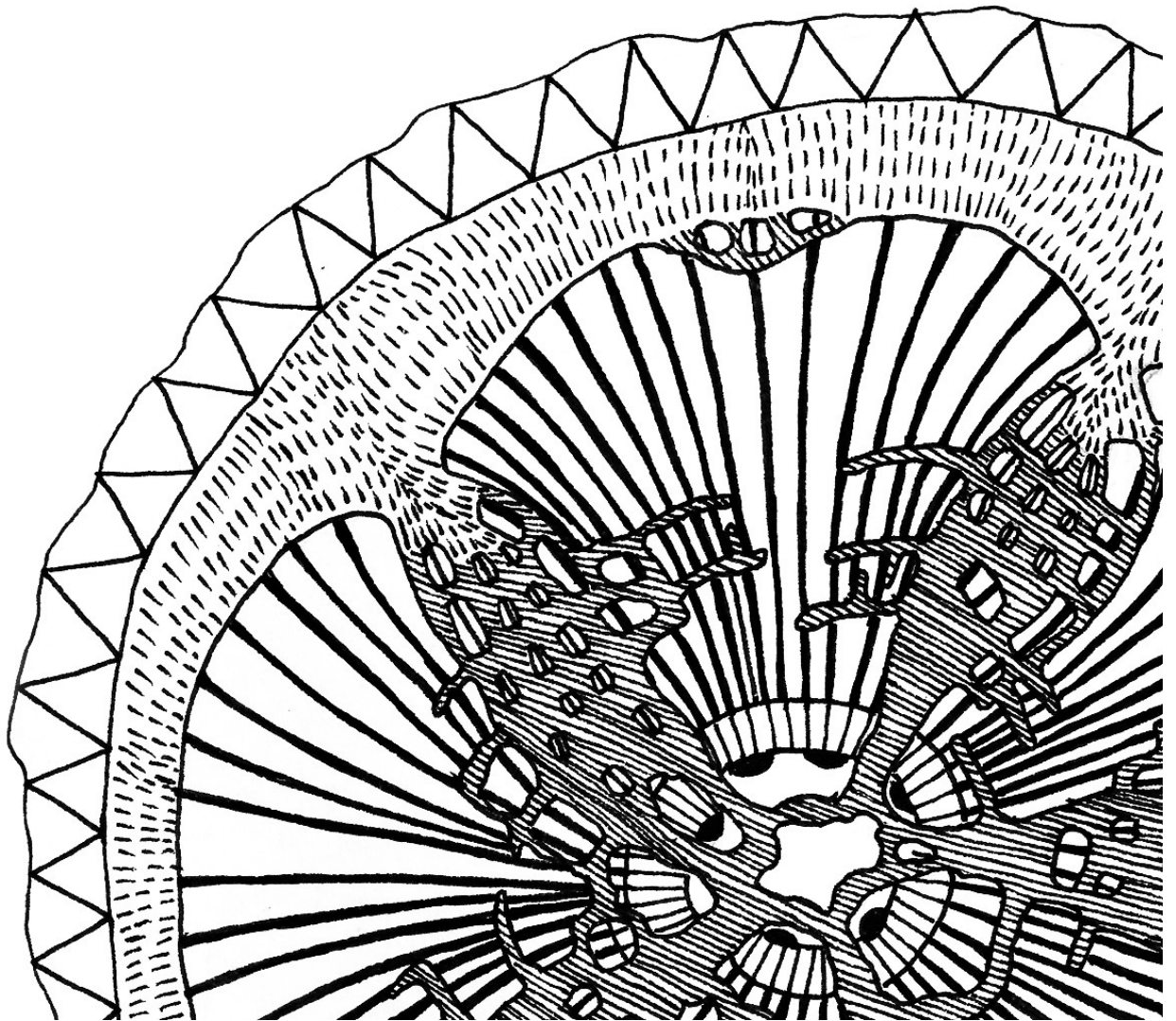




# 1- PLAN DE LA OBRA

*"A diferencia del efecto de una causa, la respuesta a un reto no está predeterminada, no es igual en todos los casos y, por lo tanto, es intrínsecamente imprevisible"*

Ilya Prigogine (*¿Tan solo una ilusión?*, 1983)





La presente tesis tiene por **tema de investigación** a:

*La construcción de hipótesis sobre el tipo biológico trepador de plantas del pasado (reconstrucción fósil).*

En particular, el **problema de investigación** abordado es:

*La reconstrucción del tipo biológico trepador usando como sistema de referencia a las plantas trepadoras actuales (actuopaleontología), con particular énfasis en su anatomía caulinar.*

Para ello, el **objetivo general** propuesto es:

*Construir un modelo conceptual del tipo biológico trepador, con énfasis en los aspectos anatómicos, que permita ajustar el flujo de información actual-fósil para generar reconstrucciones robustas, es decir con amplio apoyo empírico y teórico.*

Cuya **hipótesis de base** es que:

*Las diferentes configuraciones de la estructura del vástago de las lianas actuales, en relación con sus soportes, resultan una referencia válida para generar reconstrucciones fósiles con amplio apoyo empírico y teórico.*

En este marco, los **objetivos específicos** son:

**A.** *Delimitar el sistema ecológico planta trepadora-soporte.*

- 1.** Establecer un marco teórico que permita analizar la información de los sistemas biológicos, paleobiológicos y fósiles de plantas trepadoras y, de este modo, permita la producción de hipótesis sobre el tipo biológico trepador de una planta fósil (CAPÍTULO 2).
- 2.** Analizar las diferentes delimitaciones del tipo biológico trepador y sus subtipos, a fin de construir una clasificación que permita su aplicación a los sistemas biológicos, paleobiológicos y fósiles (tafonómicos) de plantas trepadoras (CAPÍTULO 3).
- 3.** Analizar los patrones actuales asociados a las plantas trepadoras a fin de establecer los sesgos tafonómicos que afectan a su registro fósil de forma diferencial (CAPÍTULO 4).

4. Analizar los criterios de reconstrucción utilizados hasta la fecha y proponer nuevos criterios de reconstrucción en base al estado del conocimiento de las plantas trepadoras actuales (actuopaleontología) con el mayor apoyo empírico y teórico posible (CAPÍTULO 4).

5. Evaluar el nivel validez de las reconstrucciones fósiles del tipo biológico trepador propuestas hasta la fecha, a partir del uso que éstas hacen de los criterios de reconstrucción (CAPÍTULO 4).

**B. Definir los componentes del sistema y establecer relaciones entre ellos.**

6. Describir el desarrollo ontogenético del tallo de las 18 especies de lianas más comunes de la Ribera Rioplatense, atendiendo a la relación entre los procesos externos (posición de las hojas (ortósticas), etapas erecta/epiclina, otros eventos) y los procesos internos (anatómicos) (CAPÍTULO 5).

7. Describir de forma cualitativa los tejidos primarios y secundarios del tallo de las especies en estudio (CAPÍTULO 5).

8. Describir de forma cuali-cuantitativa la anatomía de los tejidos vasculares secundarios del tallo de las especies en estudio (CAPÍTULO 5).

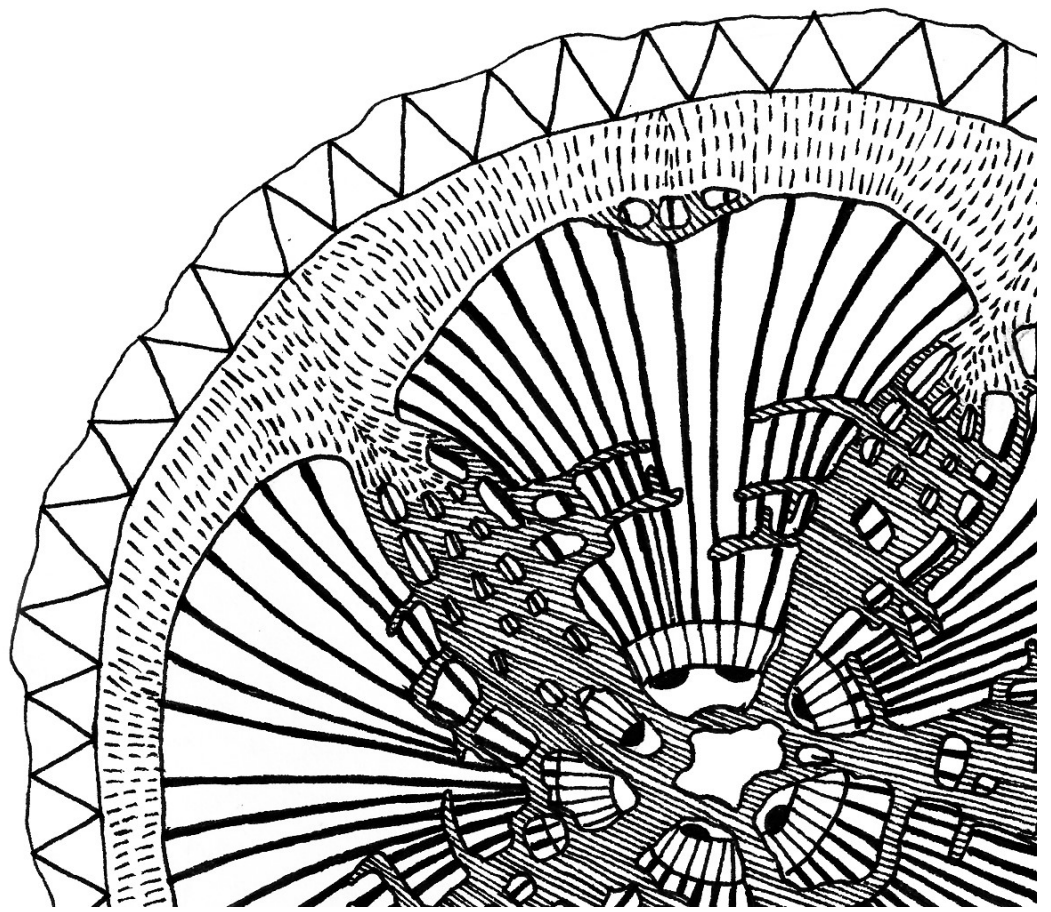
9. Establecer un método de reconstrucción ontogenético explícito para los tallos con variantes cambiales de las plantas trepadoras que sea aplicable a los sistemas biológicos y fósiles (tafonómicos) de plantas trepadoras (CAPÍTULO 6).

## 2- MARCO TEÓRICO GENERAL

### SISTEMAS TREPADORA-SOPORTE

*Ningún experimento u observación son significativos a menos que se hagan e interpreten en un marco teórico explícito.*

Humberto Maturana y Francisco Varela  
(De Máquinas y Seres Vivos. Autopoiesis: de la  
organización de lo vivo, 1994)





## INTRODUCCIÓN

El objetivo general de esta tesis es construir un modelo conceptual del tipo biológico trepador que permita ajustar el flujo de información actual-fósil para generar reconstrucciones con amplios apoyos empírico y teórico. Para cumplir con ese objetivo, lo primero es establecer un marco teórico aplicable a todos los aspectos del problema de investigación delimitado (Hempel, 1978): la reconstrucción del tipo biológico trepador usando como sistema de referencia a las plantas trepadoras actuales, con énfasis en su anatomía caular.

Un modelo es un constructo utilizado en la actividad científica para sintetizar algunos aspectos de un sistema (von Bertalanffy, 1976; Hempel, 1978). Los modelos pueden estar expresados a través de diferentes representaciones y de allí derivan sus denominaciones (Badiou, 1972). En particular, un modelo conceptual es un constructo intelectual expresado en palabras donde el eje de la modelización está puesto en las relaciones cualitativas entre las partes del sistema (Hempel, 1978).

La construcción de un modelo implica la delimitación del sistema a modelar, sus partes y las relaciones entre éstas (Hempel, 1978). Estos aspectos se abordarán en los siguientes capítulos como se explicitó en el plan de la obra. El objetivo del presente capítulo es generar un marco teórico que permita analizar, en conjunto, la información actual y fósil sobre el tipo biológico trepador, con especial foco en la anatomía del tallo con crecimiento secundario.

## ENFOQUE SISTÉMICO Y SISTEMAS BIOLÓGICOS

El enfoque *mecanicista* sostiene que los rasgos de los objetos pueden ser explicados mediante la caracterización físico-química de sus partes (Asimov, 1975; von Bertalanffy, 1976; Bechtel, 2007). En este sentido, el mecanicismo es un enfoque *reduccionista*, dado que un solo factor de un único nivel de organización es la principal explicación de los patrones correspondientes a varios niveles de organización. En las últimas décadas, el mecanicismo ha cobrado gran relevancia en la Biología de la mano de la Genética, con su máximo exponente en la idea de que el nivel de

organización molecular es la principal explicación de los fenómenos biológicos en todas sus escalas (Bechtel, 2007).

En contraposición, el enfoque *organísmico* considera que cada organismo es una unidad, y que todo intento de dividirlo para su estudio conduce a la pérdida de su condición unitaria y, por ende, de las propiedades que lo definen. Las propiedades de cada nivel de organización, en particular el nivel organísmico, no pueden ser explicadas como la suma de las propiedades de sus partes y, por lo tanto, existen ciertas propiedades, denominadas *propiedades emergentes*, que sólo se presentan en un nivel dado y no en los niveles inferiores (von Bertalanffy, 1976).

Si bien las diferencias entre estos enfoques pueden parecer una dicotomía insalvable, es posible considerar que ambos representan los extremos de un continuo cuya complejidad es relevante señalar. El reduccionismo mecanicista es un punto de partida válido, aunque no suficiente, en el estudio de cualquier problema biológico (Bechtel, 2007).

El problema de investigación abordado en esta Tesis contempla aspectos tanto mecanicistas (por ejemplo, la explicación hidráulica del patrón anatómico del xilema) como organísmicos (por ejemplo, la delimitación del tipo biológico trepador), y la interacción entre ambas escalas de trabajo (por ejemplo, la relación entre un conjunto de rasgos anatómicos llamado “síndrome vascular lianescente” y el tipo biológico trepador). En consecuencia ninguno de los dos enfoques satisface el problema de investigación planteado.

La *Teoría General de Sistemas* ha sido propuesta como una solución superadora para la dicotomía mecanicismo vs. organicismo, debido a que no solo permite integrar ambos extremos dentro de un mismo marco teórico, sino que permite abordar problemas que atañen a la interacción entre ambos enfoques (von Bertalanffy, 1976; Fernández López, 2000). El enfoque *sistémico* considera que la naturaleza puede ser estudiada y entendida a través del concepto de *sistema*, un conjunto de elementos en interacción que se comportan como una unidad debido a sus relaciones internas (von Bertalanffy, 1976). Forrester (1968) considera que para que un conjunto de elementos sea considerado un sistema debe producir un fin lógico. Si bien el *finalismo* (o *teleología*) puede ser



un argumento relevante en algunas ramas de las ciencias naturales (como la etología o la antropología), no es necesario para explicar la totalidad de los fenómenos biológicos, por lo cual es lícito prescindir por completo de este tipo de explicaciones (von Bertalanffy, 1976; Wieser, 1977; Maruyama 1980), en especial cuando los organismos estudiados carecen de volición, como las plantas (Hamant & Moulia, 2016).

El concepto de *sistema* no implica ninguna relación de exclusividad entre las partes que lo conforman, es decir, un elemento puede formar parte de más de un sistema. Cada sistema puede estar formado por sistemas de menor orden (si las partes del sistema se consideran a su vez como sistemas) y, a su vez, cada sistema es susceptible de ser considerado una parte integrante de otros sistemas de mayor orden (von Bertalanffy, 1976). Por ejemplo, el parénquima xilemático puede formar parte del sistema de reserva del leño pero al mismo tiempo puede participar del sistema de transporte simplástico de sustancias (Esau, 1993; Romberger et al., 1993). En este punto se hace patente la necesidad de definir un sistema de referencia, en relación al cual se considerarán los diferentes órdenes de integración y complejidad. En la presente Tesis, y en función del problema de investigación planteado, el sistema de referencia es el organismo.

Desde un punto de vista termodinámico, los organismos son sistemas abiertos al intercambio de materia, energía e información con su entorno (Schrödinger, 1947; von Bertalanffy, 1976; Morin, 1983; Prigogine, 1983). Tienen la capacidad de mantener la variación de sus parámetros dentro de ciertos límites, fenómeno denominado *homeostasis*. Asimismo, todos los organismos producen transformaciones materiales en su entorno y en sí mismos y, como consecuencia de esta actividad, los organismos se construyen a sí mismos. Es decir, el producto principal de la actividad del sistema vivo es el sistema mismo. Esta característica se ha denominado *autoorganización* (Morin, 1983; Maturana & Varela, 1994, 2003). Los seres vivos son sistemas homeostáticos únicos, ya que tienen a su propia *organización*, es decir, las relaciones específicas que lo definen como sistema, como la “variable” que mantienen constante. Esta condición particular es denominada *autopoiesis* (del griego *αὐτός*, ‘sí mismo’ y *ποίησις*, ‘producción’, y también, ‘creación’) y es considerada la

condición necesaria y suficiente para definir a los seres vivos, porque establece los límites del sistema que se produce a sí mismo (Varela et al., 1981; Maturana & Varela, 1994, 2003).

Las operaciones que definen a un sistema biológico como tal no se modifican mientras el organismo esté vivo. En otras palabras, si se modifican dichas operaciones, el sistema se desorganiza y pierde su condición de vivo. No obstante, los seres vivos no están restringidos a concretar únicamente las operaciones que lo definen como tal, es decir la autopoiesis, sino que realizan otras operaciones que pueden modificarse, por ejemplo, la función de reproducción (Varela et al., 1981; Maturana & Varela, 1994, 2003).

Cada organismo y su entorno conforman un sistema biológico (von Bertalanffy, 1976; Virgo, 2011). Todo ser vivo modifica las características del mundo que lo rodea, incluidos otros organismos, y en esa interacción define su propio entorno. En este contexto, los organismos están acoplados a las condiciones en que se concreta el sistema biológico mismo, es decir, a su entorno; por lo tanto, este acoplamiento es condición necesaria para la existencia del sistema viviente (Thienemann, 1956; Bateson, 1972; Maturana & Varela, 1994, 2003).

El entorno no es una entidad independiente del organismo (Bateson, 1972; von Bertalanffy, 1976; Margalef, 1991). Si el sistema biológico se desorganiza, es decir que se disipan las relaciones entre el organismo y su entorno, por ejemplo cuando el organismo muere, su entorno desaparece con él. Esto no debe interpretarse de forma que una vez que el organismo muere desaparecen las entidades físicas con las que interactuaba, sino que lo que desaparecen son las relaciones mismas. Al morir el organismo las relaciones que permitían definirlo como un ser vivo se disipan, aunque la materia donde esas relaciones se concretaban, es decir su cuerpo físico, permanece sujeto ahora al decaimiento de su organización. Esto implica que las relaciones establecidas entre el organismo y su entorno son inseparables de la propia existencia de ese sistema biológico. El sistema biológico puede ser reconocido como tal siempre y cuando dichas relaciones se mantengan, es decir que esas relaciones son *condiciones de existencia* del sistema (Bateson, 1972; Maturana & Varela 1994, 2003).

Todo sistema biológico se genera o se modifica en un momento y condiciones particulares, de modo que el entorno del organismo puede disparar cambios en su estructura, aunque no los determina (como sostiene el *determinismo ambiental*, que asume un ambiente independiente del organismo; von Bertalanffy, 1976). Por lo tanto, la estructura material del organismo es inseparable del contexto en que se generó y todo estudio de esas estructuras tiene un basamento ecológico, entendido como las relaciones entre el organismo y su entorno (Thienemann, 1956; Bateson, 1972; Maturana & Varela 1994, 2003; Sattler & Rutishauser, 1997). En este mismo sentido, la interacción entre sistemas biológicos no puede ser concebida como un par (organismo-organismo) sino más bien como una triada (organismo-entorno común-organismo) ya que esta interacción depende de las mutuas relaciones que establezcan entre sí los organismos en la superposición de sus respectivos entornos (Morin, 1983; Margalef, 1991).

En este contexto, la *ontogénesis* resulta ser la secuencia de estados homeostáticos por los que pasa un ser vivo o, lo que es lo mismo, la historia del acoplamiento estructural entre un organismo y su entorno (Maturana & Varela, 1994, 2003). Cada uno de estos estados está condicionado, aunque no determinado, por los estados previos. El paso de un estado a otro puede ser disparado por el estado mismo o bien por un disturbio en su entorno. En este sentido, todo ser vivo es una *entidad histórica* (Thienemann, 1956; Bateson, 1972; Lewontin, 2000).

## **ENFOQUE SISTÉMICO DE LA ANATOMÍA**

La *Morfología* (del griego *μορφο*, 'forma', y *λογος*, 'estudio', 'ciencia') puede ser entendida como el estudio histórico (ontogenético) de las relaciones geométricas del resultado material de las complejas interacciones entre el organismo y su entorno (ecología). Si bien por tradición la morfología se asocia al estudio de la forma externa y la *anatomía* (del griego *ἀνα* 'sobre' y *τομία* 'cortar', en referencia a 'disección') al de forma interna, no existen barreras metodológicas ni epistemológicas que limiten estos campos de estudio. La anatomía es, en última instancia, morfología a través de la disección (Arber, 1950; Sattler & Rutishauser, 1997).

El mutuo ajuste entre organismo y entorno es provisional, está sometido a una constante corrección (*homeostasis*), de modo tal que las estructuras biológicas, en tanto producto de este compromiso, están sometidas también a constante reajuste (Thienemann, 1956; Bateson, 1972; Maturana & Varela, 1994). En sentido estricto, el *estado* de una estructura biológica es un recorte espacio-temporal realizado por el observador. Cada estado es, por definición, un proceso en sí mismo, o parte de un proceso. De lo cual se deriva la conveniencia de que la categorización y denominación de los estados y su descripción geométrica (morfológica) se realice en función de su condición de proceso (Arber, 1950; Sattler & Rutishauser, 1997).

El acoplamiento estructural se mantiene en tanto el organismo sea capaz de obtener información sobre su estado y el de su entorno, gestionar esa información y elaborar con ella una respuesta que preserve este acoplamiento. Esta circulación de información, denominada *regulación*, no requiere centralización alguna, ya que es condición necesaria para la existencia de cualquier organismo (Ashby, 1961; Morin, 1983; Maturana & Varela, 1994). La regulación en las plantas puede producirse por diversos mecanismos, desde pequeños ajustes fisiológicos hasta la modificación y formación de nuevos tejidos, órganos o incluso ejes (Romberger et al., 1993; Barlow et al., 2001). Todo protoplasto (la porción celular que es capaz de controlar estos ajustes) tiene la capacidad de regular su estado por lo que es lícito considerarlo un regulador y los podemos clasificar según la magnitud de los procesos implicados. Por un lado, los *meristemas* son protoplastos especializados en la síntesis y diferenciación de nuevos protoplastos, tejidos y órganos, y cuya acción reguladora se concreta a través de dicha actividad. Por otro lado, los *protoplastos diferenciados*, especializados en funciones hidráulicas, fotosintéticas, mecánicas y/o reproductivas, cuya actividad reguladora se produce a través de ajustes locales tanto en su propio estado como en el de los protoplastos vecinos.

La configuración de los sistemas de regulación depende de cómo es percibida la información de los *disturbios*, es decir de aquello que aleja al organismo de su estado previo. El sistema puede recibir información antes, durante o después de que los disturbios afecten su estado. La respuesta

puede ser, respectivamente, evitar el disturbio, compensar su efecto o bien reparar el daño producido (Ashby, 1961; Morin, 1983).

Si el sistema recibe información de los disturbios de forma directa entonces el ajuste es rápido y los disturbios no llegan a afectar el estado final del sistema (Ashby, 1961). Este tipo de respuesta se produce, por ejemplo, durante la formación de tílides cuando las señales de envejecimiento y estrés mecánico (disturbios) disparan la protrusión del parénquima asociado a los vasos (regulador) dentro de éstos. El protoplasto del parénquima xilemático protruye en el lumen de los vasos a través de las punteaduras y forma allí un saco de membrana, llamado *tilide*, que puede esclerosarse y acumular cristales o sustancias ergásticas (estado final) (Fig. 6A) (Chattaway, 1949; Canny, 1997).

En cambio, si el sistema recibe información sobre el efecto de los disturbios de forma temprana, la respuesta tiende a compensar su efecto e impedir así su propagación (Ashby, 1961). Por ejemplo, la tensión provocada por el crecimiento en grosor sobre el floema secundario (disturbio), es transmitida en forma de señales químicas o mecánicas que disparan la dilatación del parénquima floemático (regulador). El parénquima aumenta de tamaño en sentido tangencial y, en algunos casos, se divide en sentido radial (transmisor), y produce un patrón típico llamado *parénquima de dilatación* (estado final) que compensa el efecto de la tensión (Fig. 6B) (Esau, 1993; Evert, 2006).

Es posible incluso que el sistema reciba información del efecto de los disturbios sobre el estado final, es decir, una vez que el disturbio ha afectado al sistema y en consecuencia actúa corrigiendo el efecto. En este caso, el sistema no es capaz de bloquear la propagación del disturbio y, por lo tanto, no es muy efectivo para mantener el sistema en un estado determinado aunque conduce a estados subóptimos (Ashby, 1961). Por ejemplo, la formación y expansión de burbujas de aire en un vaso, llamado *embolia*, lleva a la interrupción de la columna de agua (disturbio). Esta información es transmitida al parénquima asociado a los vasos embolizados, cuyo genoma (controlador) produce una serie de señales internas (regulador) que inducen al protoplasto (transmisor) a liberar azúcares simples en el lumen del vaso. De este modo, la presión osmótica en

el lumen del vaso aumenta y la columna de agua es recompuesta (estado final) (Fig. 6C) (Lens et al., 2013).

## **SISTEMAS DE AUTOCONSTRUCCIÓN DEL VÁSTAGO**

A lo largo de su vida, una planta desarrolla diferentes meristemas, cada uno produce un conjunto determinado de tejidos y participa de un tipo de crecimiento particular. La acción sostenida y repetida de estos meristemas configura un *sistema de autoconstrucción*, que funciona en paralelo con los otros sistemas (vascular, dérmico, fotosintético, etc.) (Esau, 1993; Romberger et al., 1993; Oborny, 2003).

Los *meristemas* son tejidos especializados en la síntesis y diferenciación de protoplasto (Esau, 1993; Romberger et al., 1993). Este protoplasto resulta tabicado durante la citocinesis, debido a la fusión de las vesículas del fragmoplasto. La fusión de estas vesículas es incompleta, de modo que quedan delimitados canales (plasmodesmos) a través de los cuales el protoplasto forma un conducto que mantiene la conexión biológica entre ambos compartimientos (células). Esta condición de fusión parcial se conserva en las estructuras derivadas del fragmoplasto: laminilla media, membrana celular y pared (McLean et al., 1997; Lachaud et al., 1999; Picket-Heaps et al., 1999; Tilsner et al., 2016; Stankovic & Davies, 2018). A su vez, cada núcleo establece un área de protoplasto sobre la que ejerce control, que por regla general abarca todo el compartimiento, de este modo se constituyen las unidades semiautónomas delimitadas por membranas y paredes celulares que reciben el nombre de *célula* (del latín *cellŭla* ‘celdilla’) (Picket-Heaps et al., 1999; Stankovic & Davies, 2018). El canal del plasmodesmo está compuesto por un cordón de retículo endoplasmático (desmotúbulo) rodeado de una pequeña sección de citoplasma a través de la cual las células vecinas intercambian información en forma de proteínas, hormonas, metabolitos y segmentos cortos de ARN. Sin embargo esta conexión no siempre es funcional, ya que el canal citoplasmático puede resultar estrangulado por depósitos de calosa extracelular que empujan la membrana plasmática contra el desmotúbulo. De este modo, la distribución y estado de los plasmodesmos condicionan la

circulación de información entre células y configuran así subconjuntos del simplasto, aislados de otros subconjuntos, que forman un continuo funcional llamados *campos simplásticos* (del griego *συν-* ‘unión’, y *πλαστός* ‘modelado’, en botánica relativo a la célula) (McLean et al., 1997; Lachaud et al., 1999; Picket-Heaps et al., 1999; Tilsner et al., 2016; Stankovic & Davies, 2018).

La actividad meristemática abarca también la diferenciación del protoplasto y el consiguiente establecimiento de patrones geométricos. La región donde se produce la mayor parte de la síntesis y la tabicación del protoplasto es llamada *meristema propiamente dicho* y las células que lo componen *células iniciales*. Las células derivadas de éstas, que se encuentran en proceso de diferenciación, son llamadas *células madre*. La demarcación de estas dos zonas no es constante en todos los meristemas, ni a lo largo del tiempo en un mismo meristema. Asimismo, la distribución y el estado de los plasmodesmos condicionan la transmisión de señales morfogenéticas y, en consecuencia, el patrón morfológico. Todas estas variaciones están controladas por una compleja red que incluye genes homeóticos, factores de transcripción, receptores de membrana, hormonas, posición de las células y condiciones externas (Arber, 1950; Iqbal & Ghouse, 1990; Sattler & Rutishauser, 1997; Lachaud et al., 1999; Ragni & Grebb, 2018; Stankovic & Davies, 2018).

El simplasto producido por un meristema se diferencia en sectores con características y funciones similares, llamados *tejidos*. Por lo general, los tejidos cumplen roles biológicos mientras su protoplasto está vivo, como el parénquima o el clorénquima, si bien en otros casos existe un rol biológico post-mortem, como las fibras o los elementos de vasos. El protoplasto secreta una red de paredes a medida que crece, de forma tal que la red adopta la forma del protoplasto mismo. Estas redes de paredes participan en el sostén mecánico de los órganos en cuanto son secretadas y/o en el transporte de agua después de la muerte y desorganización del protoplasto a través de un proceso controlado de *muerte celular programada*. Si bien el protoplasto se desorganiza, la actividad metabólica puede continuar gracias a las enzimas depositadas en la pared durante su producción (Romberger et al., 1993; Ragni & Greb, 2018; Stankovic & Davies, 2018).

El sistema vascular mantiene el ajuste con su entorno a través de diversos procesos morfogénéticos, cada uno de los cuales implica una regulación particular: crecimiento regular, duraminización, dilatación del parénquima floemático, respuestas a estrés mecánico, ataques de insectos, incendios, embolismos, entre otras. El floema secundario está compuesto principalmente de protoplasto vivo, por lo tanto dispone de todos los mecanismos de ajuste. Por su parte, los mecanismos de regulación del xilema secundario se ven limitados por la escasez de protoplasto. La reiteración de los procesos morfogénéticos, a través de la acción del cámbium, permite que una buena parte de los ajustes se realicen mediante la síntesis de nuevo protoplasma y su diferenciación y, en menor medida, a través de la rediferenciación de protoplastos preexistentes.

Toda estructura, en tanto producto de la regulación del organismo sobre sí mismo y su entorno, conserva información de la acción del sistema regulador y, por lo tanto, de los disturbios que dispararon la respuesta del sistema. Desde un enfoque mecanicista, muy extendido en la anatomía, se considera que ciertos tejidos o estructuras anatómicas portan una “señal ambiental”. Sin embargo, toda estructura es inseparable de su contexto de producción y, en este sentido, toda morfología es ecológica (Sattler & Rutishauser, 1997).

En resumen, la actividad meristemática puede ser entendida como un proceso escalonado de síntesis, tabicación y diferenciación de protoplasto, donde la variación espacial y temporal en la intensidad de cada operación es controlada por una compleja red de información.

## **SISTEMAS PALEOBIOLÓGICOS Y TAFONÓMICOS**

La Paleoeología (del griego *παλαιος*, ‘antiguo’, *οίκος*, ‘casa’, ‘morada’, y *λογος* ‘estudio’, ‘ciencia’), al igual que otras disciplinas históricas, registra la evidencia de un acontecimiento pasado e intenta reconstruir las condiciones originales. El tipo de datos disponibles y el uso que se haga de éstos definen el nivel de validez que alcanzan dichas reconstrucciones (Lawrence, 1971). La Actuopaleontología (del latín *actuālis*, ‘tiempo presente’; y del griego *παλαιος*, ‘antiguo’, *ὄντος*, ‘ente’, ‘ser’, y *λογος*, ‘estudio’, ‘ciencia’) es una aproximación a la paleoeología que tiene como



objetivo mejorar la comprensión del pasado a través del estudio de los patrones y procesos del presente (Richter, 1928; Schafer, 1959; Kowalewski, 1999). En otras palabras, el estudio de los sistemas biológicos actuales produce información relevante para generar hipótesis sobre los sistemas biológicos del pasado (reconstrucciones paleoecológicas). Sin embargo, esto sólo es viable si existe un marco teórico aplicable tanto a contextos actuales como pretéritos, y a las transiciones entre ambos (Fernández López, 2000).

El *uniformitarismo* metodológico plantea que los principios generales y las relaciones causales de la naturaleza han sido constantes en nuestro planeta (Gould, 1965). Por lo tanto, los procesos y patrones del pasado y los del presente son comparables, aunque esto no implica que sean invariables, por el contrario, los sistemas naturales están sometidos a cambios irreversibles de manera constante, por ejemplo, desde el punto de vista termodinámico (Prigogine, 1983). En su sentido último, el uniformitarismo metodológico debe ser considerado como la aceptación de la validez de la inducción como método para generar conocimiento científico en el contexto particular de la Geología y la Paleontología (Gould, 1965).

Según este postulado, es aceptable asumir que los sistemas biológicos del pasado (*sistemas paleobiológicos*), presentaron las mismas propiedades y cumplieron con los mismos principios que los sistemas biológicos actuales, si bien el modo en que esas propiedades y principios se concretaron puede diferir respecto a los sistemas actuales (Lawrence, 1971; Niklas, 1992). Por lo tanto, es válido asumir que en el pasado existieron plantas trepadoras y su relación con el soporte fue de naturaleza comparable a la actual (Fig. 1: comparar Biósfera del pasado [A] vs. Biósfera del presente [E]).

Los sistemas paleobiológicos por su propia naturaleza pretérita, son inaccesibles a la experiencia y no pueden ser estudiados de forma directa. Sin embargo, la interacción entre los sistemas paleobiológicos y la Geósfera del pasado produjo nuevos sistemas con sus respectivos entornos, denominados *sistemas tafonómicos* (del griego *τάφος*, ‘enterramiento’, y *νόμος*, ‘ley’, ‘norma’). La interacción entre un sistema biológico y uno geológico puede implicar la muerte, el

desprendimiento de partes o restos, y las señales de actividad orgánica (marcas de actividad, sustancias químicas particulares, entre otros), y la consiguiente producción de uno o más sistemas tafonómicos que portan información paleobiológica. En estos casos, se considera que el sistema tafonómico es resultado de la producción *biogénica*. Los sistemas tafonómicos también pueden formarse a partir de otros sistemas tafonómicos preexistentes, en cuyo caso se considera que la producción es *tafogénica* (Fig. 2) (Fernández López, 2000).

Aquellos sistemas tafonómicos que perduraron hasta la actualidad (*fósiles*) son accesibles para la ciencia y son la única fuente de información paleobiológica (Fig. 2) (Fernández López, 2000). Si bien son portadoras de información paleobiológica, las entidades tafonómicas no son entidades paleobiológicas, es decir que no presentan el rasgo distintivo de los seres vivos, la autopoiesis, y en muchos casos ni siquiera están compuestas de materia orgánica (Fernández López, 2000). La información paleobiológica contenida en las entidades tafonómicas es, en su mayoría, morfológica, y a partir de esta se infiere la información ontogenética y ecológica de la entidad paleobiológica (Lawrence 1971; Behrensmeyer et al., 2000).

Sólo algunas entidades paleobiológicas dan lugar a entidades tafonómicas (entidades producidas). Sólo algunas de éstas se preservan (entidades preservadas) y menos aún son las que son encontradas, reconocidas como tales y estudiadas por los científicos (entidades estudiadas) (Fig. 2). De este modo la información paleobiológica tiende a disminuir a través de las diferentes transformaciones por las que pasan las entidades tafonómicas que la contienen. Esas mismas transformaciones son restrictivas e incluso destructivas respecto a la información paleobiológica, pero actúan de forma selectiva. De este modo se produce un nuevo tipo de información relacionada con ese efecto selectivo (*información tafonómica*) que se acumula en las entidades tafonómicas (Fig. 2) (Fernández López, 2000).

El conjunto de estas entidades reconocidas como entidades tafonómicas (entidades estudiadas) y el conocimiento asociado a éstas conforman el *registro fósil*. Este conocimiento incluye, entre otros, las descripciones de estas entidades, los nombres científicos que se le asignan y

las reconstrucciones fósiles. Las *reconstrucciones fósiles* son hipótesis sobre la biología de los sistemas paleobiológicos, basados en la información paleobiológica y tafonómica obtenida de las entidades tafonómicas y en la extrapolación de la información obtenida de los sistemas biológicos actuales. Los sistemas reconstruidos son hipotéticos y, por lo tanto, no tienen entidad física aunque estén asociados a entidades materiales. En tanto hipótesis, el nivel de validez de las reconstrucciones depende del modo en que se utilizan las diferentes fuentes de información (Fernández López, 2000) (para una discusión detallada, ver el Capítulo 4).

Podemos concluir que el *enfoque sistémico* es aplicable tanto a los contextos biológico, paleobiológico y tafonómico, como a las transiciones entre estos. Por lo tanto, es adecuado para abordar el problema de investigación de la presente Tesis.

## **SISTEMAS TREPADORA-SOPORTE ACTUALES Y PASADOS**

Las *plantas trepadoras* se definen como grupo en tanto se consideran como *tipo biológico*. Un *tipo biológico* es una categoría morfo-estructural con correlato ecológico, que se aplica a los organismos con independencia de su posición sistemática. En este sentido, las trepadoras son plantas que (1) carecen de sostén mecánico autónomo en su estado adulto (no se mantienen erguidas por sí mismas); (2) crecen en altura sobre distintos soportes por sus propios medios de expansión vegetativa; y (3) mantienen conexión permanente con el suelo (Fig. 3) (para una discusión detallada, ver el Capítulo 3) (Isnard & Silk, 2009; Angyalossy et al., 2012; Cabanillas & Hurrell, 2012).

Las plantas trepadoras, además de las relaciones que establecen la mayoría de las plantas (con el sustrato, con las diferentes fuentes y calidades de luz, con los gradientes de concentración de agua, con la gravedad, con otras plantas, entre otras), establecen una relación peculiar con el entorno que las define como grupo: la relación *trepadora-soporte* (Fig. 1 y 3). El término *soporte* se aplica a toda estructura, viva o inerte, sobre la que prolifera una planta trepadora (Fig. 4). En sentido estricto, el soporte es el arreglo temporal de las estructuras del entorno de la trepadora sobre

las que ésta prolifera y, por ende, no está prefijado sino definido por la capacidad de la planta de crecer sobre dichas estructuras en un momento dado.

El cuerpo de una trepadora que creció sobre un soporte puede constituir, a su vez, un nuevo soporte para otros ejes trepadores, de otros organismos o incluso del propio individuo (Fig. 4 A y C) y aumentar de este modo las posibilidades de que otros individuos prosperen. Esta retroalimentación positiva (facilitación ecológica) entre vástagos de una misma o diferentes especies trepadoras, puede devenir en una dinámica sucesional en la colonización de los soportes (Putz, 1982; Pinard & Putz, 1992; Stachowicz, 2001; Lorea & Brassiolo, 2007). Si bien la evidencia apoya la idea de que las plantas son sensibles a la posición, forma y orientación relativa de sus partes (propiocepción) dentro de un eje o un segmento (Bastien et al., 2014; Hamant & Mouliat, 2016), no hay pruebas de que este fenómeno se registre a nivel orgánico. La relación trepadora-soporte no se produce a nivel orgánico, es decir individuo-soporte; sino más bien a nivel de cada eje individual, es decir eje-soporte, sin distinción si forman parte del propio organismo o son ajenos al mismo (Fig. 4).

Diversos autores (Penfound, 1966; Stevens, 1987; Schnitzer & Bongers, 2002; Vaughn & Bowling, 2011; Sfair et al., 2015) consideran que las trepadoras son parásitas estructurales de otras plantas, en tanto crecen en altura a expensas del soporte y despliegan sus hojas en buenas condiciones de iluminación, sin producir grandes cantidades de tejidos mecánicos. Los árboles colonizados por gran cantidad de trepadoras presentan menores tasas de crecimiento, fecundidad y supervivencia, respecto de los que crecen libres de las mismas (Garrido-Pérez et al., 2012). A pesar de la dependencia estructural, no hay ninguna prueba de relación fisiológica entre trepadora y soporte, ni evidencia de que las trepadoras obtengan mayor beneficio de un soporte vivo que de uno inerte (Fig. 4 A y B) (Darwin, 1875; Putz, 1982; Isnard & Silk, 2009). Los árboles no presentan estrategias específicas para evitar la proliferación de trepadoras, y éstas no representan un factor relevante en la evolución de las plantas erectas (Garrido-Pérez & Burnham, 2010; Sfair et al., 2015).

Las diferencias en las tasas fisiológicas de los árboles cubiertos de trepadoras y libres de estas,

se ajustan a una situación de competencia ecológica. La ausencia o eliminación de uno de los competidores (trepadora), redundaría en una mayor disponibilidad de recursos (por ejemplo: luz, agua, dióxido de carbono) para el sobreviviente (árbol) y, por lo tanto, sus procesos vitales se aceleran (Dillenburg et al., 1993; Schnitzer et al., 2005).

Las interacciones antagónicas, como el parasitismo y la herbivoría, suelen implicar un alto grado de especialización mutua y esto se refleja en una fuerte señal filogenética. Dado que las lianas y los árboles interactúan de manera antagónica, algunos estudios esperan encontrar una señal filogenética que se condiga con esa especialización. Sin embargo, las lianas estrechamente relacionadas no compartieron conjuntos similares de árboles soportes y viceversa (Sfair et al., 2015).

Los efectos de las trepadoras sobre las plantas soporte no sólo son deletéreos, sino que pueden ser incluso positivos (aporte de hojarasca rica en nutrientes, como nitrógeno y fósforo), y el balance entre estos efectos, neutro. Dichos efectos varían de forma temporal y espacial, dependiendo de las especies que interactúan (Garrido-Pérez et al., 2012; Tang et al., 2012). De lo anterior se desprende que las plantas trepadoras establecen una relación generalista con su soporte.

Las trepadoras presentan estructuras de diversa organografía, que aumentan la fricción contra su soporte y, muchas veces, posibilitan el crecimiento en torno de aquél, denominadas *mecanismos de ascenso* (para una discusión detallada, ver Capítulo 3). Estas estructuras condicionan en gran medida el tipo de relación que establece la planta con su soporte. En virtud de esto, los mecanismos de ascenso se dividen, según su relación con el soporte, en (1) *especializados*, que implican un crecimiento diferencial hacia el soporte, como zarcillos, raíces adventicias de fijación o tallos volubles y, por tanto, establecen una relación estrecha con su soporte (ver Fig. 1 y 2 del Capítulo 3), y (2) *no especializados*, que no implican un crecimiento diferencial y, por lo general, establecen una relación más laxa con su soporte, como espinas, aguijones, verrugas, pelos duros o nudos engrosados (ver Fig. 1 y 2 del Capítulo 3) (Cabanillas & Hurrell, 2012). Los mecanismos especializados implican tropismos o nastias que difieren de las respuestas típicas de los diferentes órganos: las raíces de fijación son fototrópicas negativas (al igual que las raíces normales) pero no

son geotrópicas positivas (Darwin, 1875; Isnard & Silk, 2009); los zarcillos son tigmotrópicos positivos, es decir, crecen hacia el origen del estímulo mecánico (Engelberth, 2003). Las plantas trepadoras con mecanismos de ascenso especializados presentan dos tipos de ejes: por un lado, producen ejes portadores de hojas muy similares a los ejes de árboles; y, por el otro, producen ejes largos o *buscadores*, especializados en la extensión, de entrenudos largos, más delgados, menos foliosos y, por lo común, con las estructuras de fijación bien desarrolladas (Ichihashi et al., 2009).

Los estados ontogenéticos en las plantas se producen en secuencias no preestablecidas (Gatsuk et al., 1980). Esto es particularmente notorio en las plantas trepadoras, cuyos vástagos crecen erectos, epiclinos, rastreros o incluso descendentes, según las calidades y distribuciones de la luz y de las estructuras circundantes (Fig. 3 y 5) (Cremers, 1973, 1974).

La ontogenia de los vástagos de las trepadoras, por lo general, abarca: (1) una primera etapa erecta, que comprende el estado de plántula, si bien puede prolongarse por más tiempo en algunos casos; si bien en ocasiones la plántula puede ser no autosoportada (epiclina); (2) una segunda etapa durante la cual, debido a cambios anatómicos, los ejes se tornan incapaces de sostenerse erguidos por sí mismos y, en caso de disponer de soportes, crecen sobre estos (epiclinos), y en ausencia de soportes crecen rastreros y, por lo común, enraízan en los nudos; o incluso algunas especies crecen como arbustos o como arbolitos; (3) una tercera etapa en que los tallos añosos adquieren porte erecto producto del endurecimiento asociado al aumento del diámetro del eje, sin que se presenten cambios a nivel anatómico (Fig. 3 y 5) (Isnard & Silk, 2009; Cabanillas & Hurrell, 2012).

Las condiciones del sustrato o del soporte cambian a lo largo del tiempo (disturbios) de modo tal que alteran la naturaleza de la relación trepadora-sustrato o trepadora-soporte. Estos disturbios disparan cambios ontogenéticos en los ejes afectados, porque la relación misma cambia (Ashby, 1961). Los ejes epiclinos pueden devenir descendentes cuando un eje trepador no define un nuevo soporte en su entorno, en consecuencia, colapsa bajo su propio peso y el eje deviene descendente. En ocasiones, el soporte se desploma, por ejemplo, la caída de árboles durante tormentas o la pérdida de ramas propia de la especie, y arrastra a la trepadora con él. En estas condiciones, muchas

trepadoras crecen sobre el nuevo sustrato y devienen rastreras de modo secundario (Fig. 4 D). Es común que los ejes rastreros y epiclinos produzcan rebrotes con características similares a las de la plántula, que pueden atravesar los mismos estados ontogenéticos que ésta (Darwin, 1875; Putz, 1982) (Fig. 3 y 5).

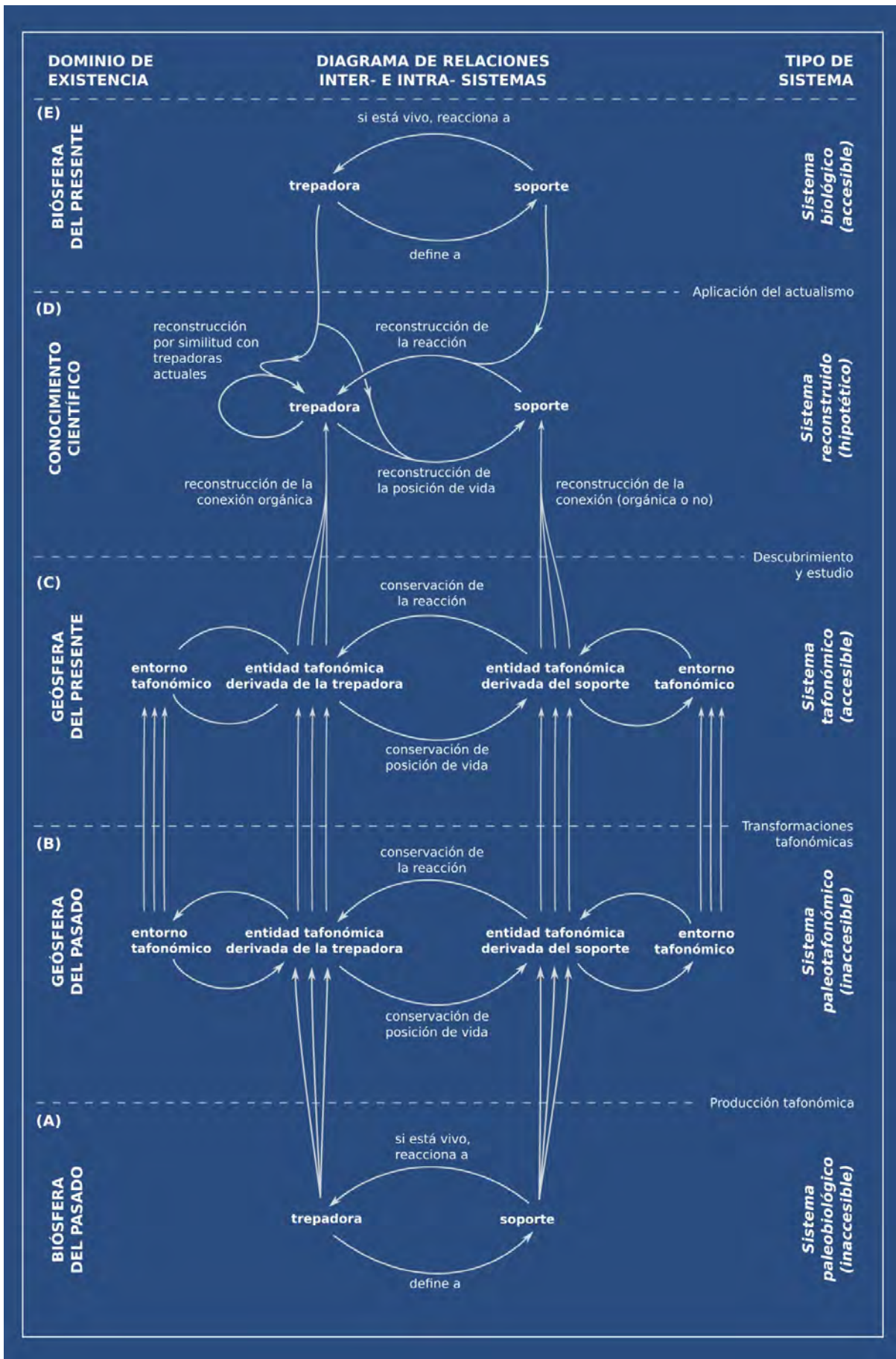
De este modo, según las condiciones en que crezca y las estructuras que desarrolle, es decir, según su propia historia de vida, una planta trepadora puede presentar vástagos erectos, epiclinos, descendentes o rastreros, en secuencias no preestablecidas. La historia de vida de una trepadora y de cualquiera de sus ejes y segmentos puede implicar una secuencia compleja y no lineal de estados ontogenéticos (Darwin, 1875; Cremers, 1973, 1974; Putz, 1982; Cabanillas & Hurrell, 2012) (Fig. 3 y 5).

El proceso de reconstrucción implica varios niveles de trabajo, desde reconstrucción de la conexión orgánica entre las diferentes entidades tafonómicas generadas por los elementos del sistema paleobiológico (planta trepadora, planta soporte), la reconstrucción de la relación entre los elementos del sistema (relación trepadora-soporte) hasta las reconstrucciones de la fisonomía y biomas (Lawrence 1971; Behrensmeyer et al., 2000; Fernández López, 2000) (Fig. 1D).

De lo anterior se desprende que la definición de un soporte como consecuencia de la actividad orgánica de la trepadora es el criterio de delimitación para el tipo biológico trepador y, por lo tanto, es condición necesaria y suficiente para asignar este tipo biológico a un fósil. En este sentido, y en lo que respecta a esta Tesis, es la hipótesis central sobre las entidades tafonómicas (reconstrucción fósil).

*(Página siguiente) Fig. 1.* Relaciones entre los sistemas implicados en la reconstrucción del tipo biológico trepador. El sistema biológico del pasado **(A)** (perteneciente a la Biósfera del pasado) da lugar a sistemas tafonómicos **(B)** (Geósfera del pasado) derivados tanto de la planta trepadora como del soporte. Estos sistemas pasan por los procesos geológicos (transformaciones tafonómicas) y algunos de los sistemas tafonómicos que perduran hasta la actualidad **(C)** (Geósfera del presente) son descubiertos y estudiados por los científicos. La reconstrucción **(D)**, hipótesis sobre los sistemas biológicos del pasado, se basan de modo primario en la información paleobiológica y tafonómica contenida en las entidades tafonómicas. Asimismo para construir estos sistemas hipotéticos los científicos pueden establecer analogías entre los sistemas biológicos actuales **(E)** y los del pasado (actualismo) de modo tal que se pueda utilizar al información biológica como complemento de la paleobiológica y tafonómica.







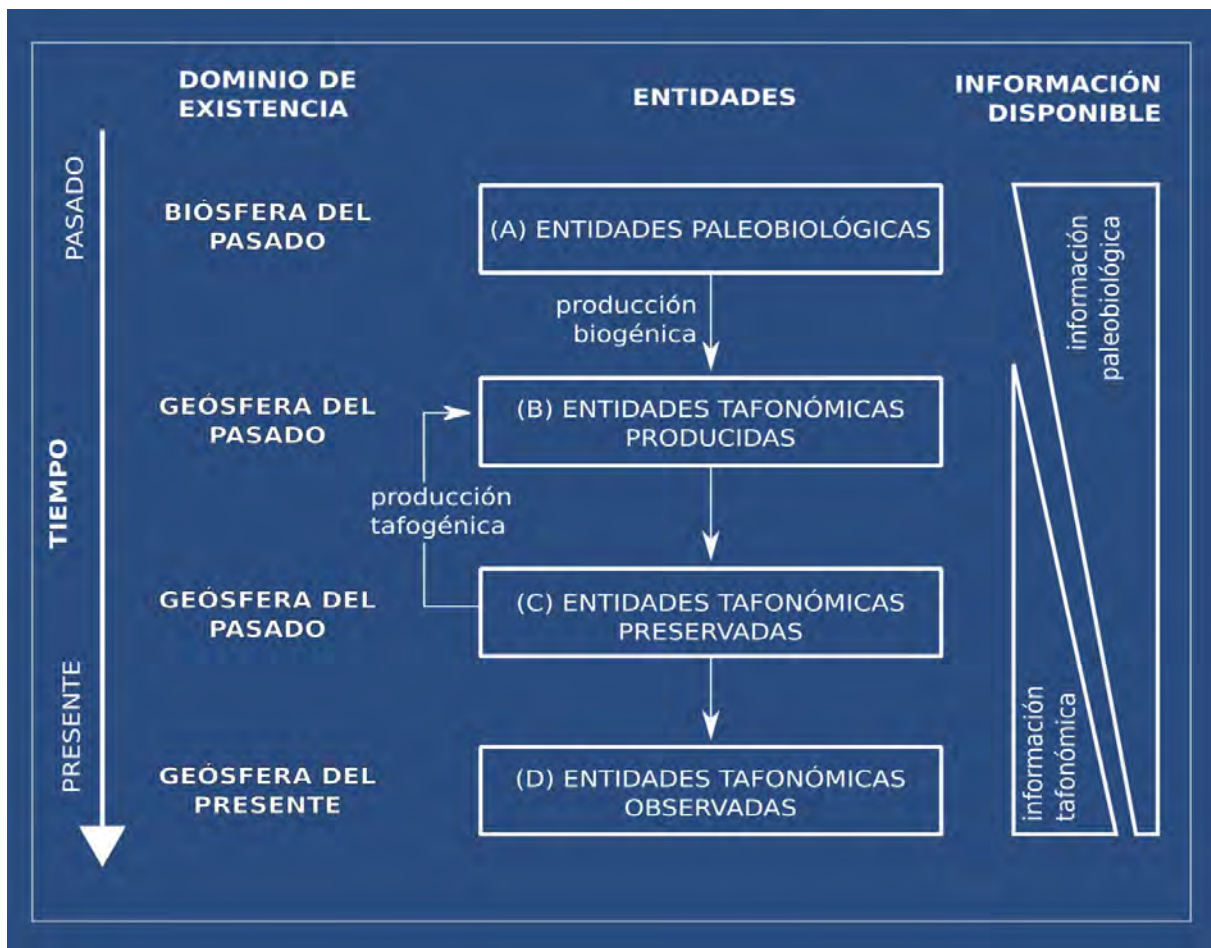
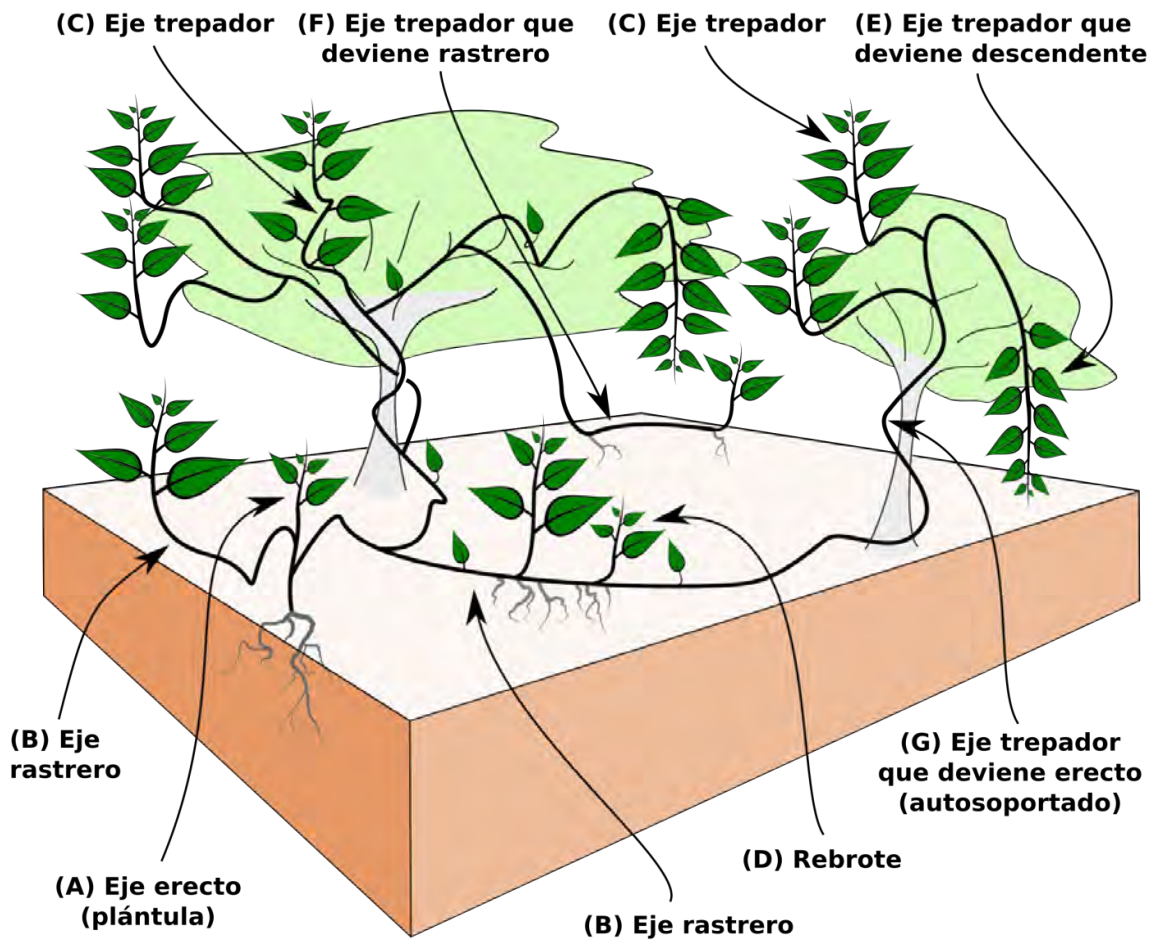


Fig. 2. Relaciones entre las entidades paleobiológicas y tafonómicas. El tiempo avanza de arriba a abajo en el esquema.

En la columna central se representan las relaciones de producción entre las entidades paleobiológicas y las entidades tafonómicas (producción biogénica) y entre las diferentes entidades tafonómicas (producción tafogénica) y su dominio de existencia. Las entidades tafonómicas portan información biológica (A), la cual disminuye a medida que los procesos geológicos actúan de modo diferencial y especifican que sólo una pequeña parte de la información biológica sea incorporada en las entidades tafonómicas [entidades tafonómicas producidas (B)] y una parte aún menor se conserve [entidades tafonómicas preservadas (C)] y sea descubierta por los científicos [entidades tafonómicas observadas (D)]. Asimismo las entidades tafonómicas portan información tafonómica, la cual aumenta a medida que los procesos tafonómicos actúan e incorporan información sobre los estados que atravesó dicha entidad.





**Fig. 3.** Esquema de la diversidad de ejes que abarca el tipo biológico trepador (comparar con la Fig. 5). La plántula produjo un eje erecto (autosportado) **(A)** y varios ejes rastreros **(B)**, algunos de los cuales se tornaron trepadores **(C)** al contactar con árboles y definir así su soporte. Los ejes rastreros producen rebrotes **(D)** con rasgos similares a los de la plántula **(A)**. Los ejes trepadores pueden devenir en ejes descendentes **(E)** si no consiguen definir un soporte en su entorno, si estos ejes crecen hasta el suelo se vuelven rastreros **(F)**. Los ejes trepadores añosos pueden volverse autosportados de manera secundaria **(G)**, esto implica un endurecimiento mecánico del tallo asociado a la acumulación de tejidos.



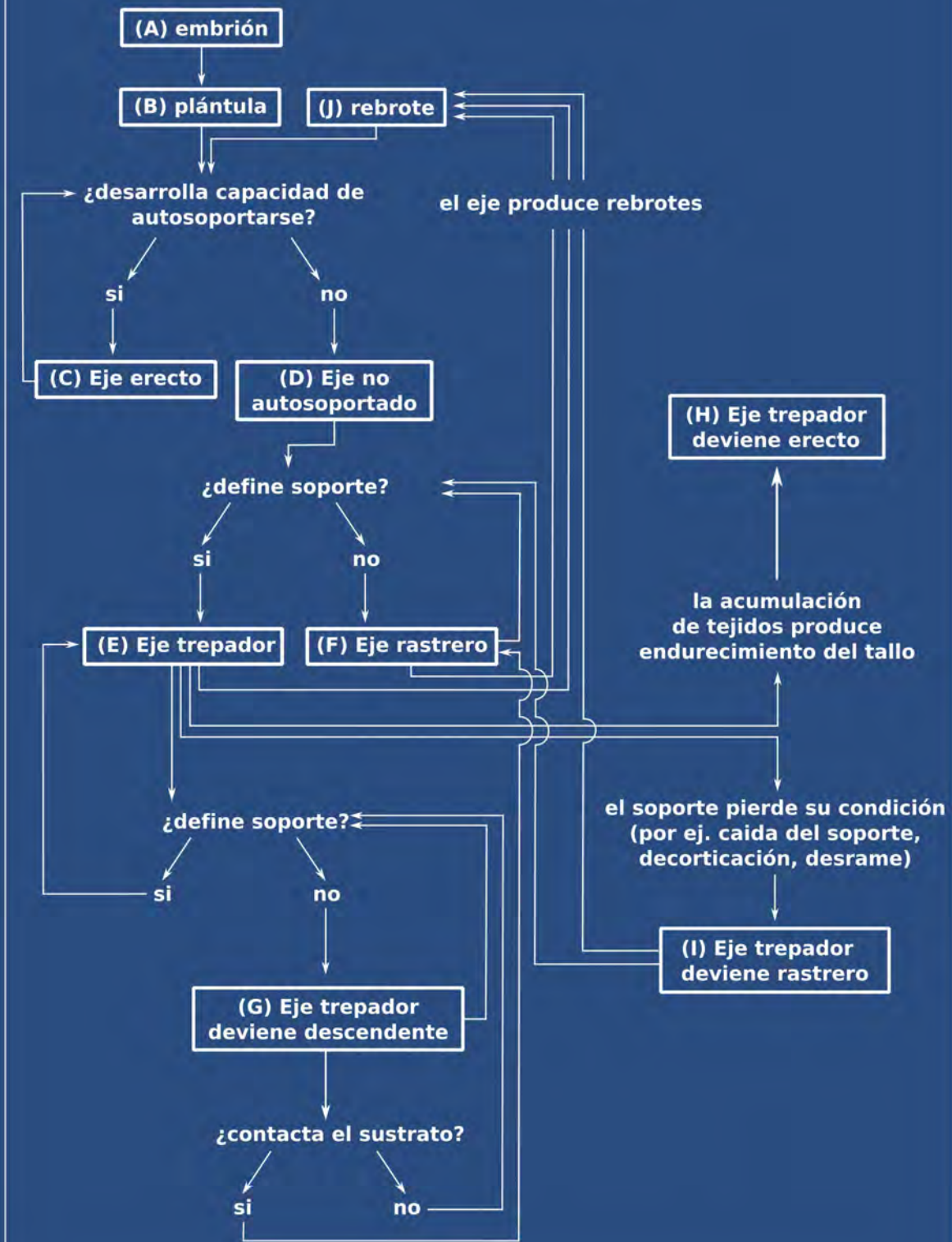


**Fig. 4.** Relación trepadora-soporte: **A.** *Ipomoea alba* L. (Convolvulaceae), vástago voluble herbáceo creciendo en torno del soporte vivo; **B.** *Wisteria sinensis* (Sims) DC. (Fabaceae), vástago voluble leñoso en torno al soporte inerte; **C.** *Callaeum psilophyllum* (A. Juss.) D.M. Johnson (Malpighiaceae), vástago voluble creciendo en torno a otro vástago del mismo individuo; **D.** *Canavalia bonariensis* Lindl. (Fabaceae), vástagos volubles leñosos que devinieron rastreros y de los cuales surgieron nuevos ejes aéreos (Fotos: Daniel Bazzano).

*(Página siguiente)* **Fig. 5.** Diagrama de flujo de la ontogenia del tipo biológico trepador (comparar con la Fig. 3). La historia de vida de una trepadora comienza con el embrión **(A)** que se desarrolla como plántula **(B)** en el suelo. Ésta, por lo general crece erecta, eje autosoportado **(C)**, por un corto periodo y luego pierde su capacidad de auto-soportarse, colapsa bajo su propio peso y da lugar a un eje no auto-soportado **(D)**. La plántula de algunas especies cuando crecen en el sotobosque nunca pierde su capacidad de auto-soportarse y se desarrolla del mismo modo que un árbol o arbusto. Otras especies, en cambio, nunca presentan plántulas autosoportadas. Los ejes no autosoportados proliferan sobre las estructuras de su entorno y crecen en altura sobre ellas, es decir que definen un soporte (ejes trepadores) **(E)**. Si en su proliferación los ejes no autosoportados no contactan con ninguna estructura apropiada para su crecimiento en altura, es decir que no definen un soporte, los ejes se desarrollan rastreros **(F)**. Mientras los ejes trepadores definan nuevos soportes en su entorno permanecen como tales, si no lo consiguen entonces los ejes trepadores devienen descendentes **(G)** por acción de la gravedad, dado que no son capaces de sostenerse por sí mismos. Estos ejes descendentes pueden devenir rastreros **(F)** si contactan con el suelo o trepadores **(E)** si definen un nuevo soporte. El crecimiento en grosor produce acumulación de tejidos que puede derivar en el endurecimiento mecánico del tallo en los ejes trepadores. Este proceso da lugar a tallos trepadores que devienen erectos de manera secundaria **(H)**. Asimismo, si el soporte pierde su condición de soporte (por decorticación o pérdida de ramas del soporte vivo, por colapso de la estructura soporte por vientos o temblores, entre otros), los ejes trepadores devienen rastreros de modo secundario **(I)**. Tanto los ejes trepadores como rastreros pueden producir rebrotes **(J)** que presentan características similares a las de la plántula, y pueden pasar por los mismos estados.



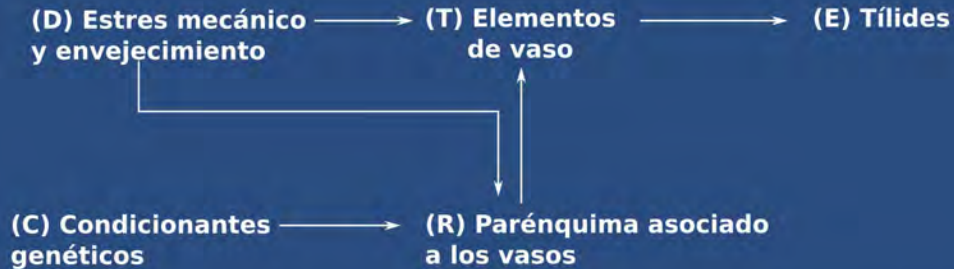
## Sucesión de estados ontogenéticos





## Fig. 1: Regulación en los tejidos vasculares

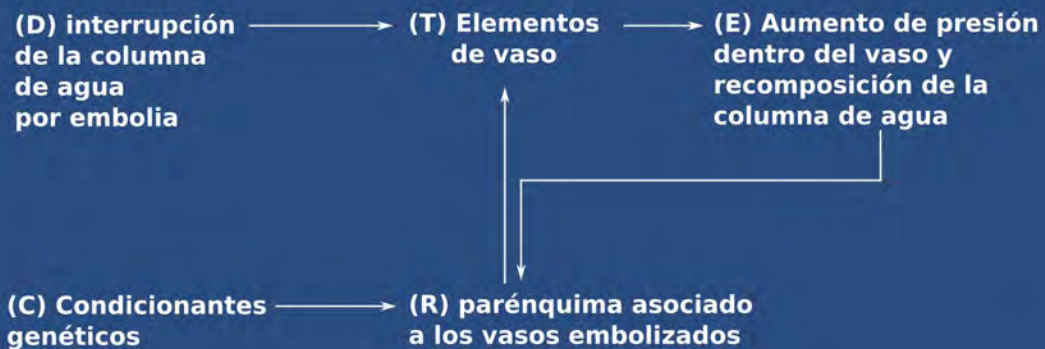
### (A) Regulación en los procesos de tilosis



### (B) Regulación en los procesos de dilatación del floema



### (C) Regulación en la recomposición de la columna de agua



**Figura 6.** Regulación en los tejidos vasculares. **(A)** Regulación en los procesos de tilosis. **(B)** Regulación en los procesos de dilatación del floema. **(C)** Regulación en la recomposición de la columna de agua.



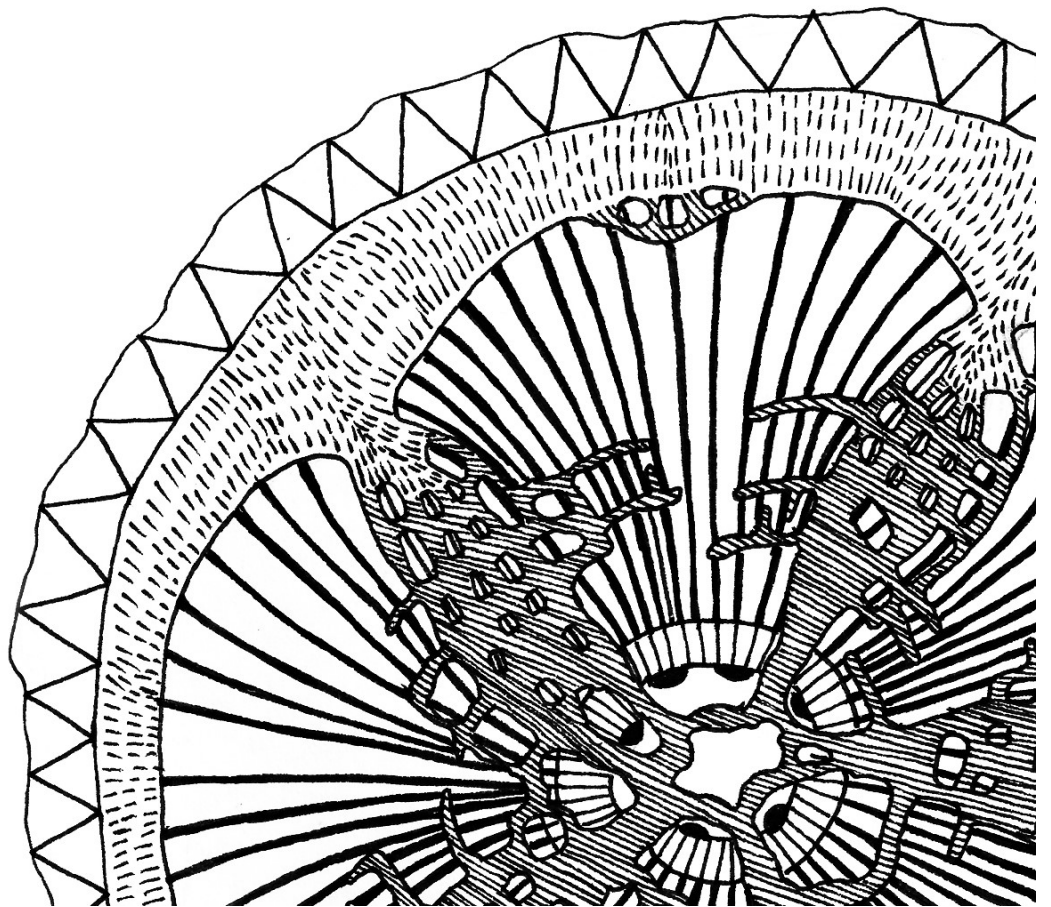
### 3- DELIMITACIÓN DEL SISTEMA TREPADORA-SOPORTE

#### TIPO BIOLÓGICO Y CLASIFICACIÓN SISTÉMICA

*El hombre que piensa yerra, particularmente cuando pregunta por la causa y el efecto: ambos juntos forman un fenómeno indivisible.*

Johann Wolfgang von Goethe

(Máximas y Reflexiones, 1993).



El contenido de este capítulo fue publicado como:

- Cabanillas P. A. & Hurrell J. A. 2012. Plantas trepadoras: tipo biológico y clasificación. *Revista de Ciencias Morfológicas (La Plata)* 14: 1-15.

Se presenta aquí una versión revisada y ajustada al marco teórico de la presente Tesis, y actualizada acorde aportes puntuales:

- Cabanillas, P. A., Borniego, M. L., Saenz, A. A., & Hurrell, J. A. (2014). Entramado caulinar en *Ephedra tweediana* (Ephedraceae): Una nueva estrategia de ascenso en Plantas Trepadoras. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49(1): 29-33.

- Delucchi, G., Keller, H. A., Cabanillas, P. A., Stampella, P. C. & Hurrell, J. A. 2014. *Pueraria montana* var. *lobata* (Leguminosae) en la Argentina: Estado actual de su naturalización. *Biodiversidad* 23(1): 5-14.

- Hurrell, J.A., Cabanillas, P.A. & Delucchi, G. 2011. *Wisteria sinensis* (Leguminosae) adventicia en la Argentina. Primer registro y mecanismos de expansión. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, "Bernardino Rivadavia"* n.s. 13 (2): 125-130.

- Hurrell, J.A., Cabanillas, P.A., Buet Costantino, F. & Delucchi, G. 2012a. Bignoniaceae adventicias en la Argentina. Primera cita de *Podranea ricasoliana* y nuevos registros de *Campsis radicans*. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, "Bernardino Rivadavia"* n.s. 14 (1): 15-22.

- Hurrell, J.A., Cabanillas, P.A., Guerrero, E.L., & Delucchi, G. 2014. Naturalización y etnobotánica de *Vitis labrusca* L. (Vitaceae) en la región rioplatense, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 16(1): 13-18

- Hurrell, J.A., Delucchi, G., & Cabanillas, P. 2012b. Primera cita de *Parthenocissus tricuspidata* y nuevo registro de *P. quinquefolia* (Vitaceae) adventicias en la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie* 14(2): 235-242.

## INTRODUCCIÓN

El modo de vida trepador está representado en grupos muy diversos de plantas vasculares, tanto actuales como fósiles. Por ejemplo: “Pteridófitas” (*Lygodium*); Gnetales (*Gnetum*, *Ephedra*); Gigantopteridales† (*Gigantonoclea guizhouensis*† Gu & Zhi); “Pteridospermas”† [*Dicksonites pluckenettii*† (Schlotheim) Sterzel, *Pseudomariopteris busquetii*† (Zeiller) Danzé-Corsin]. Entre las Angiospermas, la mitad de sus familias incluyen trepadoras, tanto Monocotiledóneas (Araceae: *Philodendron*, *Monstera*; Areaceae: *Calamus*, *Desmoncus*; Dioscoreaceae: *Dioscorea*; Herreriaceae: *Herreria*), como “Dicotiledóneas”, entre las cuales, en especial, se hallan mejor representadas en algunas familias, como Bignoniaceae, Convolvulaceae, Fabaceae (“Leguminosae”), Menispermaceae, Malpighiaceae, Sapindaceae, Vitaceae (Gentry, 1991; Li et al., 1994; Kerp & Krings, 1998; Krings et al., 2001, 2003; Burnham, 2009). Se considera que a lo largo de la historia evolutiva de las plantas vasculares, el tipo biológico trepador habría aparecido muchas veces de modo independiente (Gentry, 1991; Gianoli, 2004).

Algunos géneros actuales comprenden exclusivamente especies trepadoras (*Serjania*, Sapindaceae); otros incluyen trepadoras y herbáceas erectas (*Mikania*, Asteraceae); o bien, trepadoras, arbustos y árboles (*Bauhinia*, Fabaceae); o, inclusive, trepadoras, hierbas, arbustos y árboles (*Solanum*, Solanaceae). Ciertas especies son trepadoras cuando contactan con los soportes, pero si carecen de estos crecen como arbustos, como *Croton pullei* Lanj. (Euphorbiaceae), arbolitos *Manihot* aff. *quinquepartita* Rogers & Appan (Euphorbiaceae), o bien rastreras, como *Ipomoea indica* (Burm. f.) Merr. o *I. bonariensis* Hook. (Convolvulaceae) (Hurrell, 2000).

El interés que despertaron en los naturalistas y botánicos de diferentes procedencias y el carácter fragmentario de los distintos aportes favorecieron la proliferación de términos y acepciones. El objetivo de este capítulo es revisar la terminología disponible sobre este tipo biológico peculiar, y proponer una clasificación de sus diferentes tipos (o subtipos) que sea aplicable a los sistemas biológicos y paleobiológicos. El abordaje sistémico requiere delimitar el

sistema a estudiar (tipo biológico trepador) a través del uso de criterios que reflejen relaciones observables.

Las variaciones puntuales de las categorizaciones se discuten sobre la base de ejemplos particulares de la zona de estudio (Región Rioplatense, Argentina).

## **EL TIPO BIOLÓGICO “TREPADOR”**

Un *tipo biológico*, *forma biológica* o *forma de vida* es una categoría morfo-estructural con correlato ecológico (adaptativo), que se aplica a diversas plantas con independencia de su posición sistemática; así, por ejemplo, hay árboles de diferentes especies de distintos géneros, familias, etcétera. A veces se emplea en igual sentido el término *hábito*, pero este alude al aspecto general o *porte* de la planta, sin precisar sus características. Otras veces se utiliza *biotipo* como sinónimo de tipo biológico, pero hace referencia a un grupo de individuos con un mismo patrimonio genético, como una especie o sus poblaciones (Font Quer, 1993).

El sentido morfo-estructural y ecológico del concepto de tipo biológico queda expresado en los aportes de Raunkiaer (1905, 1907, 1934), quien introdujo como criterio de clasificación la posición de las yemas de renuevo, su grado de protección durante la época desfavorable, que da como resultado las siguientes categorías primarias en su sistema de 1934 (Raunkier, 1934):

- *Fanerófitos*: yemas de renuevo a más de 25 cm del suelo (árboles, arbustos).
- *Caméfitos*: yemas de renuevo a menos de 25 cm del suelo (subarbustos).
- *Hemicriptófitos*: yemas de renuevo casi al ras del suelo (plantas con estolones).
- *Criptófitos*: yemas de renuevo debajo del nivel del suelo o del agua. Incluye las *geófitas* (plantas con órganos subterráneos), *helófitas* (plantas con órganos subterráneos en suelos inundables), e *hidrófitas* (plantas acuáticas).
- *Terófitos*: perduran sólo las semillas en la época adversa (plantas anuales).



En estas categorías primarias las plantas trepadoras y las epifitas se ubicaban en otros tipos biológicos. Por ejemplo, se usaron denominaciones mixtas, aplicando el calificativo *escandente* [sinónimo de trepador; cf. Font Quer (1993)]; por ejemplo: *fanerófitos escandentes* (Duarte et al., 2007; Panareda & Nuet, 1994), *hemicriptófitos escandentes* (Gerasimidis & Korakis, 2009), *terófitos escandentes* (Cabrera & Dawson, 1944).

En forma paralela, Warming (1919, 1923) propuso un sistema de tipos biológicos basado en la forma de nutrición, el ambiente donde crecen y si requieren de un apoyo mecánico externo o no para su crecimiento en altura. En este sistema separa las *plantas autónomas* (las que se mantienen erguidas por sí mismas) de las *plantas trepadoras (clinofitas)*:

- *Plantas alótrofas*: se nutren, al menos en parte, de otros organismos vivos.
- *Plantas autótrofas*:
  - *Hidatófitas*: plantas de ambientes acuáticos.
  - *Aerófitas*: plantas de ambientes terrestres:
    - *Autónomas*:
      - *Ctonofitas*: arraigadas en el suelo.
      - *Epifitoides*: arraigadas sobre otras plantas (epifitas) y sobre rocas (epilíticas).
    - *Clinofitas*: herbáceas o leñosas que requieren un sostén para crecer en altura.

No obstante, hay plantas trepadoras parásitas, como las especies de *Cuscuta* (Cabrera & Dawson, 1944; Múlgura, 1979); y otras son “plantas carnívoras o insectívoras”, como las especies de *Nepenthes* (Dawson, 1965).

El sistema original de Raunkiaer fue modificado y adaptado por Ellenberg & Mueller-Dombois (1966), quienes idearon un esquema muy difundido en ecología hasta la actualidad (Margalef, 1986); en este, incluyen las plantas trepadoras:

- Plantas con sostén mecánico autónomo; es decir, plantas *erectas* (incluye las categorías primarias de Raunkiaer).
- Plantas que crecen apoyadas en otras:
  - Plantas que germinan y se desarrollan sobre otras plantas: *epifitas*.
  - Plantas que arraigan en el suelo: *plantas trepadoras* y *hemiepifitas*.

Las plantas trepadoras carecen de sostén autónomo; sin embargo, en su desarrollo, pasan por una primera etapa erguida, que puede comprender sólo la plántula, o extenderse por más tiempo (ver Fig. 3 del Marco Teórico) (Cremers, 1974).

La mayoría de estas plantas crecen arraigadas al suelo durante todo su ciclo vital (ver Fig. 3A del Marco Teórico) (Martín et al., 2011), pero algunas pueden perder esa conexión y perdurar como epifitas: *Dolichandra unguis-cati* (L.) L.G. Lohmann (Bignoniaceae), *Urera obovata* Benth. (Urticaceae) (Richards, 1952; Obaton, 1960; Hurrell, 2000). Ellenberg & Mueller-Dombois (1966) y Gentry (1985, 1991) consideran *hemiepifitas* a estas plantas, si bien también aplican este término para aquellas que germinan sobre otra planta, o *forofito* (inicialmente epifitas) y sus raíces epigeas descienden hasta arraigar en el suelo, como es el caso de *Ficus luschnathiana* (Miq.) Miq. (Moraceae). Por su parte, Sota, de la (1972) distingue estas dos situaciones con los términos: *hemiepifitos residuales* (cuya condición epifita se debe a la pérdida de la conexión con el suelo); y *hemiepifito de tipo radical* (las cuales establecen una conexión secundaria con el suelo mediante raíces epigeas). Esta segunda acepción del término *hemiepifito* es el más difundido (Margalef, 1986; Font Quer, 1993), por lo cual no se recomienda su utilización para las plantas trepadoras.

Muchas trepadoras desarrollan dos sistemas de vástagos: epiclinos y rastreros (Cremers, 1973, 1974), según contacten o no con los soportes (ver Fig. 3B, C y F del Marco Teórico), como *Ephedra tweediana* Fisch. & C.A. Mey. emend. J.H. Hunz. (Ephedraceae) (Cabanillas et al., 2014), *Wisteria sinensis* (Sims) DC. (Hurrell et al., 2011), *Pueraria montana* (Lour.) Merr. var. *lobata* (Willd.) Maesen & S.M. Almeida ex Sanjappa & Predeep (Fabaceae) (Delucchi et al., 2014); *Podranea*

*ricasoliana* (Tanfani) Sprague, *Campsis radicans* (L.) Bureau (Bignoniaceae) (Hurrell et al., 2012a); *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold & Zucc.) Planch., *P. quinquefolia* (L.) Planch. (Hurrell et al., 2012b), *Vitis labrusca* L. (Vitaceae) (Hurrell et al., 2014).

En ocasiones, las semillas de algunas plantas trepadoras germinan sobre otras plantas (forofito) y sus raíces alcanzan el suelo y arraigan, y a partir de vástagos rastreros crecen nuevos ejes trepadores al contactar con un soporte (ver Fig. 3B del Marco Teórico). De este modo, siguen un “camino en dos direcciones”, descendente y ascendente. Lindman (1914) propuso la designación *rastreras leñosas* para las plantas con tallos epigeos enraizantes, ramificados o no, tanto trepadoras como postradas; pero esa denominación es inespecífica, dado que hay arbustos con ramas rastreras (*Juniperus sabina* L., Cupressaceae) o incluso árboles con troncos postrados (*Espeletia semiglobulata* Cuatrec., Asteraceae) (Farjon, 2005; Hernández, 2005).

De lo anterior, se concluye que las *plantas trepadoras* carecen de un sostén mecánico autónomo en su estado adulto (no se mantienen erguidas por sí mismas), y en su crecimiento se encaraman sobre distintos soportes (otras plantas, por lo general erguidas; o bien, estructuras inertes) (ver Fig. 3C del Marco Teórico), manteniendo la conexión con el suelo de forma permanente o temporaria (a diferencia de las plantas epifitas) y, presentan vástagos rastreros cuando no contactan con soportes (ver Fig. 3B y F del Marco Teórico), que pueden devenir trepadores en presencia de aquellos (a diferencia de las plantas rastreras) (ver Fig. 3C y G del Marco Teórico).

Desde un punto de vista sistémico las clasificaciones deben basarse en relaciones establecidas por los sistemas en cuestión (Fernández López, 2000). En este sentido podemos concluir que se necesitan dos criterios, que reflejan dos relaciones, para delimitar el tipo biológico trepador:

1. La conexión radical permanente con el suelo (relación planta-suelo) (ver Fig. 3A del Marco Teórico), que si bien es una condición necesaria, no es suficiente, dado que muchos otros tipos biológicos la presentan.
2. La proliferación de la planta sobre las estructuras, vivas o inertes, de su entorno (relación trepadora-soporte) (ver Fig. 3B del Marco Teórico). En este sentido el *soporte* es el arreglo

temporal de las estructuras (vivas o inertes) del entorno de la trepadora sobre las que ésta prolifera y, por ende, no está prefijado sino definido por la capacidad de la planta de crecer sobre dichas estructuras en un momento dado. La definición de un soporte en su entorno como parte de la actividad vital de una planta es condición necesaria y suficiente para que sea considerada trepadora.

Una vez definido el concepto de “planta trepadora” es posible considerar una clasificación de tipos (o subtipos) más específicos, que den cuenta de su diversidad.

## **DISTINTOS TIPOS DE PLANTAS TREPADORAS**

Se han propuesto diferentes clasificaciones de tipos biológicos de plantas trepadoras, sobre la base de distintos criterios.

### *1. Criterios morfológicos, estructurales y funcionales*

Desde un punto de vista morfológico, Du Rietz (1931) estableció dos categorías de trepadoras sobre la base de la consistencia de los ejes adultos:

- *Lianas leñosas*: tallos leñosos (*holoxílicos*) de diversos tamaños y tipos de ramificación, como *Aristolochia triangularis* Cham. (Aristolochiaceae) o *Serjania meridionalis* Cambess. (Sapindaceae).
- *Lianas herbáceas*: tallos herbáceos, como *Cardiospermum glandiflorum* Sw. (Sapindaceae) o *Dioscorea sinuata* Vell. (Dioscoreaceae).

“Liana”, es un galicismo empleado como sinónimo de *bejuco* (una voz caribeña) que, en un sentido amplio, refiere a plantas trepadoras, sean leñosas o herbáceas. No obstante, si se atiende al sentido estricto de “bejuco” o “liana”, aluden a los tallos sarmentosos (similares a los vástagos leñosos de *Vitis vinifera* L., Vitaceae) (Font Quer, 1993). Por lo tanto, es preferible aplicar “liana”

sólo a las trepadoras leñosas (Hurrell, 2000), aunque en la literatura aparece la designación “lianas herbáceas” (Obaton, 1960; Deginani, 2001; Oliveira & Amaral, 2005; entre otros).

En referencia a la distinción de Du Rietz (1931), hay arbustos que ocasionalmente presentan hábito *lianoide* (‘similar a una liana o bejuco’), que crecen hasta cierto punto sobre las plantas circundantes como *Rubus ulmifolius* Schott. (Rosaceae), que pueden considerarse transicionales entre plantas erguidas y trepadoras.

En relación al correlato entre los tipos biológicos de plantas erguidas y trepadoras, hay que considerar, además, las trepadoras con base leñosa y tallos siempre herbáceos, equiparables a los subarbustos, como *Herreria montevidensis* Klotzsch ex Griseb. (Herreriaceae).

Tanto Obaton (1960) como Cremers (1973), caracterizan a las “lianas” (trepadoras) por sus ramas con entrenudos alargados y de rápido crecimiento, adaptadas a la búsqueda de la luz sobre las copas de los árboles. Cremers (1973, 1974) aportó a la aproximación morfológica desde el punto de vista del desarrollo, distinguiendo la etapa juvenil de la planta (erguida) y la etapa adulta (trepadora), la orientación de sus ramificaciones, su arquitectura y ritmos de crecimiento. Describió tres modelos arquitecturales exclusivos de las “lianas”:

- Forma juvenil ortótropa, eje trepador monopodial e inflorescencias laterales (*Gouania longipetala* Hemsl., Rhamnaceae).
- Forma juvenil ortótropa, eje trepador formado por simpodios encadenados (*Iodes liberica* Stapf, Icacinaceae).
- Forma juvenil plagiótropa, fijadas a los soportes por raíces adventicias (*Hedera helix* L., Araliaceae).

Algunas trepadoras no se ajustan a ningún modelo arquitectural si no que presentan una combinación de varios, como *Gouania ulmifolia* Hook. & Arn. (Rhamnaceae) (Tourn et al., 1991).

También desde un punto de vista morfológico, Box (1981) clasifica a las trepadoras según la persistencia de su follaje en *perennifolias* y *caducifolias*, atributos que cualifican a las plantas en

general, sean trepadoras o no; pero no hacen referencia directa a su condición de trepadora, o no tienen igual peso que otros caracteres morfológicos como la consistencia de los tallos (leñosos, herbáceos) a la hora de definir subtipos. No obstante, puede ser un criterio útil a la hora de elaborar claves dicotómicas.

En un sentido ecológico-funcional, Richards (1952) consideró que es más importante el tamaño y la altura que alcanza una trepadora que su morfología específica. Distingue entonces las *trepadoras grandes* (principalmente leñosas) de las *pequeñas* (por lo general herbáceas). Grubb et al. (1963), también desde una perspectiva funcional, dividen a las trepadoras en *fotofíticas* y *esciadofíticas*, dado que consideran que la preferencia por la luz o por la sombra es un parámetro ecológicamente más relevante que el tamaño.

Gentry (1985, 1991), basado en aspectos ecológicos y morfológicos, distingue:

- *Lianas*: trepadoras leñosas (*climbers*), con tallos relativamente gruesos, que germinan en el suelo y son capaces de crecer en altura en el interior de las selvas.
- *Enredaderas* (*vines*): trepadoras herbáceas o subleñosas (*clamberers*), con tallos delgados, plantas que germinan en el suelo y, en general, crecen en los sectores disturbados de los bordes de las selvas.

El término *enredadera*, en general, se emplea para plantas trepadoras cuyos tallos se *enredan* sobre un soporte (Font Quer, 1993); no obstante, su uso más generalizado se refiere a plantas de tallos herbáceos, de modo que la anterior distinción de Gentry permite separar las *lianas* (en sentido estricto), con tallos leñosos, de las *enredaderas* (también en sentido estricto), con tallos herbáceos (plantas herbáceas o subarborescentes). Esta distinción se corresponde, respectivamente, con las lianas (en sentido amplio) “leñosas” y “herbáceas” de Du Rietz.

## 2. Criterios basados en los mecanismos de ascenso

Los mecanismos de ascenso corresponden a estructuras morfológicas de diversa organografía que aumentan la fricción de la planta contra el soporte (Hurrell, 2000) y en consecuencia les permiten, o les facilitan, el crecimiento en altura sobre sus soportes (Fig. 1 y 3). La clasificaciones sistémicas se basan en las relaciones que establece el sistema con su entorno (Fernández López, 2000). Los *mecanismos de ascenso* son las estructuras mediante las cuales una trepadora establece relación con su soporte y, por lo tanto, desde el punto de vista sistémico constituyen el criterio más robusto de clasificación de los subtipos de plantas trepadoras.

Sobre la base de tales mecanismos se han ensayado distintas clasificaciones, que se presentan en orden cronológico.

Darwin (1875), basado en los trabajos morfológicos de Palm (1827) y Mohl (1827), clasificó a las trepadoras en:

- *Plantas enredaderas*: las que se enrollan en espiral alrededor de un soporte (volubles), sin ayuda de ningún otro mecanismo, como *Ipomoea alba* L. (Convolvulaceae) (Fig. 1A) o *Araujia sericifera* Brot. (Apocynaceae).
- *Plantas con órganos sensibles*: las que presentan órganos que, al entrar en contacto con un objeto, lo abrazan (haptotropismo). Pueden ser *Plantas con zarcillos*, como *Cayaponia bonariensis* (Mill.) Mart.Crov. (Cucurbitaceae) o *Urvillea uniloba* Radlk. (Sapindaceae) (Fig. 2C); o bien *Plantas de hojas trepadoras* (órganos cuya estructura morfológica no está modificada), como los pecíolos prensiles de *Tropaeolum pentaphyllum* Lam. (Tropaeolaceae) y *Clematis montevidensis* Spreng. (Ranunculaceae).
- *Plantas con ganchos*: las que ascienden únicamente por medio de “ganchos” (cualquier estructura de ápice acuminado), como los agujones en *Smilax campestris* Griseb. (Smilacaceae) (Fig. 2A) o *Bougainvillea spectabilis* Willd. (Nyctaginaceae) (Fig. 2F Cap. 4) o las espinas en *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Cannabaceae).

- *Plantas con raíces trepadoras*: las que trepan gracias a raíces epigeas de fijación como *Monstera deliciosa* Liebm. (Araceae).

Schenck (1892) incorpora a la propuesta de Darwin (1875) la categoría *semitrepadoras* (*Spreiklimmer*) para las trepadoras sin raíces epigeas, ni zarcillos, ni estructuras volubles, que trepan sólo por medio de ramas divaricadas, con espinas (como mecanismo de anclaje) o sin ellas. Es un grupo heterogéneo que incluye tanto trepadoras sin órganos específicos, como otras con órganos muy especializados, como las prolongaciones foliares armadas de los ratanes (Arecaceae). Este grupo abarca a las *plantas con ganchos* de Darwin y otras trepadoras sin estructuras punzantes como *Justicia tweediana* (Nees) Griseb. (Acanthaceae).

Fitting (1923, 1949) modificó el sistema de Darwin (1875) en dos aspectos: 1) excluyó de las *plantas con raíces trepadoras* a aquellas cuyas raíces crecen en torno al soporte pero no se adhieren mediante pegamentos; 2) dividió a las *plantas con órganos sensibles* de Darwin en *plantas con zarcillos* y *trepadoras sin órganos especiales*. Esta última, incluye a aquellas plantas que trepan gracias a órganos capaces de abrazar soportes y cuya estructura morfológica no está modificada (como las raíces epigeas de *Vanilla*, Orchidaceae o los pecíolos prensiles de *Clematis bonariensis*, Ranunculaceae).

Obaton (1960) combinó los tipos biológicos de Raunkiaer (1934), los aportes morfológicos y ecológicos de Lebrun (1937), y los mecanismos de ascenso, y dividió a las plantas trepadoras en:

- *Fanerofitos lianescentes herbáceos* (“fanerofitos”, por la ubicación de sus yemas de renuevo; “lianescentes”, en el sentido de “trepador”; “herbáceos” por la consistencia de los ejes).
- *Fanerofitos lianescentes leñosos*:
  - *Lianas subleñosas*: tallos hasta de 3 cm de diámetro. Pueden ser *microfanerófitos* (tallos de 2-8 m de longitud) y *mesofanerófitos* (tallos de 6-30 m de longitud). Según el mecanismo de ascenso:



- *Lianas sarmentosas.*
- *Lianas con zarcillos.*
- *Lianas volubles.*
- *Lianas leñosas:* tallos de más de 3 cm de diámetro. Son *megafanerófitos*, ya que sus tallos miden, al menos, 30 m de longitud. Según el mecanismo de ascenso:
  - *Lianas sarmentosas con ramas no irritables.*
  - *Lianas sarmentosas con ramas irritables.*
  - *Lianas enganchadoras (grappinantes) con espinas.*
  - *Lianas enganchadoras (grappinantes) con aguijones.*
  - *Lianas con zarcillos.*
  - *Lianas volubles.*
  - *Lianas epifitas.*

Menninger (1970), por su parte, propuso los siguientes tipos:

- *Apoyantes (leaners):* no tienen la capacidad de asirse a soporte alguno. Se expanden por un proceso de “arqueo” (*arching*): desde cada punto de apoyo la planta produce nuevos ejes, generalmente florales, que se curvan hacia arriba y hacia afuera. De este modo, crecen sobre otras plantas, como *Rosa banksiae* W. T. Aiton (Rosaceae).
- *Punzantes (thorn clingers):* trepan mediante estructuras punzantes de fijación de distintos tipos, con diferentes niveles de efectividad:
  - *Aguijones caulinares:* modificaciones epidérmicas débiles que, en general, se sujetan al follaje.
  - *Aguijones robustos:* aguijones fuertes que sostienen la planta.
  - *Espinas recurvadas:* espinas espitulares que presentan durante toda su vida, aunque algunas sólo se desarrollan si las plantas son muy grandes, evitando desplomarse por su propio peso.

- *Estructuras armadas*: hojas que rematan en prolongaciones armadas (en las palmeras trepadoras estas estructuras llevan el nombre de *cirros*, por ejemplo en *Desmoncus*, subfamilia Arecoideae); hojas con vainas y pecíolos espinosos; espinas que son folíolos modificados; o, incluso, ejes áfilos espinosos (como las inflorescencias modificadas llamadas *flagelos* en las palmeras trepadoras, muy común en el género *Calamus*, subfamilia Calamoideae). Es la estrategia más efectiva entre las punzantes.
- *Zigzagueantes (weavers)*: tallos que ondulan entrelazándose con los soportes, crecen alternativamente hacia la oscuridad y hacia la luz, como *Podranea ricasoliana* (Fig. 3D).
- *Agarrantes (graspers)*: implica alguna modificación estructural del cuerpo de la planta que le permite sujetarse a un soporte y sostenerse.
  - *Enroscantes*: plantas que se enroscan alrededor de los soportes mediante órganos cuya morfología no está modificada, es la “normal”. Algunas de estas plantas se enroscan por movimientos de circunnutación (son volubles); el sentido de la espira depende de cada especie. Mientras otras se enroscan gracias a tejidos tigmosensibles, poseen pecíolos (como *Clematis montevicensis*) o nervios medios sensitivos (como las diferentes especies de *Nepenthes*, Nepenthaceae).
  - *Adherentes*: se adhieren a los soportes mediante discos adhesivos por vacío (zarcillos que rematan en discos adhesivos *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold & Zucc.) Planch., Vitaceae (Fig. 2D) o por pegamento (raíces adventicias en los nudos que secretan pegamento como *Hedera helix*, Fig. 1C).
  - *Colgantes*: presentan zarcillos que se enroscan a los soportes. Pueden ser de origen caulinar (ejes terminales como en *Cissus verticillata* (L.) Nicolson & C.E. Jarvis, Vitaceae; ramas laterales como en *Passiflora caerulea* L., Passifloraceae) o foliar: base de la hoja de *Smilax campestris*, Fig. 2A); folíolos terminales como en *Bignonia callistegioides* Cham., Bignoniaceae; entre otros.

■ *Enganchadoras*: presentan ganchos, agudos o romos, que crecen rodeando soportes delgados. Pueden ser de diverso origen: zarcillos uncinados como en *Dolichandra unguis-cati* (Fig. 1D, E); hojas que pierden la lámina y el pecíolo se curva y endurece como en *Solanum laxum* Spreng., Solanaceae; entre otros.

● *Radicantes*: plantas con raíces epigeas en los nudos, que crecen en torno a las irregularidades del soporte (como las grietas de la corteza) y en ocasiones llegan a rodearlo por completo como *Campsis radicans* L. (Bignoniaceae).

Putz (1982), respecto de la clasificación de Darwin: 1) dividió a las plantas enredaderas (volubles) en *plantas con eje principal voluble* (la mayor parte del sostén se debe al eje principal que se enrosca en torno al soporte) y *plantas con ramas volubles* (la mayor parte del sostén se debe a las ramas foliosas, como *Anthodon panamense* A.C. Sm., Celastraceae); 2) creó la categoría *trepadoras radicales y por zarcillos adhesivos* para aquellas plantas que se adhieren mediante secreciones glandulares o al crecer en grietas del soporte; y 3) creó la categoría *plantas que se extienden y trepadoras por enganche* para aquellas que se apoyan sobre los soportes pero no se adhieren a ellos.

Putz & Chai (1987) dividieron a las plantas volubles según el crecimiento determinado o indeterminado de sus ejes principales. En el primer caso, el eje principal se enrolla en el soporte y deja de crecer cuando se desarrollan las hojas. Estos ejes fijados al soporte proveen una base firme para el crecimiento de un eje lateral que adquiere dominancia, y una posición terminal. En cambio, en el segundo caso, el eje principal es de crecimiento indeterminado y no es reemplazado.

Hegarty & Clifford (1990), de modo similar a Putz (1982), separaron las plantas volubles en aquellas que se enroscan por los ápices caulinares y las que se enroscan con sus órganos laterales (ramas, pecíolos, peciólulos).

Sitte (1994) excluyó, al igual que Schenck (1892), a las plantas que trepan por medio de órganos cuya estructura morfológica no está modificada.

En la Argentina, Hurrell (2000), dividió a las plantas trepadoras considerando aspectos morfo-ecológicos como los mecanismos de ascenso (Fig. 4):

- *Plantas escandentes*: con mecanismos de ascenso más o menos especializados (tallos volubles, zarcillos, raíces adherentes, entre otros). Incluye:
  - *Lianas*: escandentes con ejes leñosos.
  - *Enredaderas*: escandentes con ejes herbáceos, que comprende:
    - *Plantas herbáceas*: anuales o perennes.
    - *Plantas subarborescentes*: con base leñosa y tallos herbáceos.
- *Plantas apoyantes*: cuyo mecanismo de ascenso se basa únicamente en vástagos que no se mantienen erguidos por sí mismos, y crecen apoyados sobre el soporte. Comprende plantas herbáceas anuales o perennes, subarborescentes y leñosas.

El término “escandente”, que en sentido amplio es sinónimo de “trepador”, se aplica aquí para designar a aquellas plantas que presentan mecanismos de ascenso relativamente especializados; en este sentido, se trata de trepadoras *propriadamente dichas*. Mientras que las plantas *apoyantes*, carecen de estructuras específicas pero poseen vástagos que se apoyan en los soportes (Menninger, 1970; Font Quer, 1993).

La distinción entre *lianas* y *enredaderas*, con tallos leñosos y herbáceos respectivamente, concuerda, en parte, con lo expresado por Gentry (1985).

En las plantas escandentes, es posible diferenciar categorías más específicas de acuerdo con los mecanismos de ascenso que presenten.

Las clasificaciones más difundidas de plantas trepadoras se basan en sus mecanismos de ascenso y la mayoría de ellas establece una categoría de trepadora en correspondencia con cada mecanismo. Muchas especies presentan un único mecanismo de ascenso; pero otras tienen varios mecanismos, como *Dolichandra unguis-cati*, con zarcillos foliares uncinados en los tallos verdes, y

raíces adventicias de fijación en los leñosos (Fig. 1D, E). De este modo, debería ser incluida, a la vez, en dos categorías de igual rango (Tabla 1).

## CLASIFICACIÓN PROPUESTA

Las clasificaciones resultan de analizar y sintetizar los datos disponibles, pero algunos de los principios de clasificación son exclusivamente de naturaleza lógica y, por lo tanto, independientes del objeto de estudio y de la problemática planteada. Las clasificaciones sistémicas pretenden establecer clases conceptuales vinculadas por una o más relaciones que denotan relaciones observadas en los objetos de estudio. Por lo tanto son más robustas metodológicamente que las clasificaciones meramente lógicas (Fernández López, 2000). Este aspecto es de particular relevancia en el estudio de los tipos biológicos, porque hacen foco en el correlato ecológico de los rasgos utilizados para clasificar.

El ajuste propuesto al sistema clasificatorio de las plantas trepadoras requiere, en primer lugar, una definición precisa. Como se señaló antes, las *plantas trepadoras* son aquellas que establecen dos relaciones que las definen: con el suelo y con el soporte (ver Fig. 3 del Marco Teórico). El soporte es el arreglo temporal de las estructuras (vivas o inertes) del entorno de la trepadora sobre las que ésta prolifera y, por ende, no está prefijado sino definido por la capacidad de la planta de crecer sobre dichas estructuras en un momento dado. La definición de un soporte en su entorno como parte de la actividad vital de una planta es condición necesaria y suficiente para que un individuo sea considerado trepador. La conexión permanente con el suelo a través de raíces es condición necesaria pero no suficiente.

En segundo lugar, los tipos (o subtipos) de plantas trepadoras se basan en los *mecanismos de ascenso* que, a los fines de su clasificación, se dividen en:

- *Especializados*: las estructuras establecen una estrecha relación con el soporte al que abrazan, envuelven y/o se adhieren por diferentes vías.

En algunos casos todo el vástago se enrosca alrededor del soporte (vástagos volubles: *Tragia volubilis* L., Euphorbiaceae) o bien lo hace alguna parte especializada (zarcillos: *Cissus striata* Ruiz & Pav., Vitaceae; pecíolos volubles: *Tropaeolum pentaphyllum*). Otras, en cambio, se adhieren mecánicamente mediante órganos como zarcillos uncinados (*Dolichandra unguis-cati*, Fig. 1D) o discos adhesivos (*Parthenocissus tricuspidata*) (Fig. 2D). O bien lo hacen mediante sustancias químicas segregadas por la planta (raíces adherentes, *Ficus pumila* L., Moraceae).

En otros casos no es el eje de manera individual el que establece la relación, si no que el mecanismo de ascenso es resultado del desarrollo de un conjunto de varios ejes.

En *Ephedra tweediana* (Ephedraceae) los tallos epiclinos verdes son flexuosos y de modo individual podrían considerarse “apoyantes”. Estos ejes crecen casi verticales sosteniéndose unos con otros, de modo que conforman un entramado de ramas que envuelven a los soportes (Fig. 3A, B). Por medio de la especialización de estos vástagos epiclinos, la planta prolifera sobre su soporte y en ese sentido debe considerarse una estrategia de ascenso especializada (Fig. 3C) (Cabanillas et al., 2014).

A diferencia de los tallos volubles que, de forma individual, se enroscan al soporte (Fig. 1A, B) (Darwin, 1875), los tallos jóvenes de *E. tweediana* sólo se encaraman al soporte en forma conjunta, como resultado de su propio desarrollo (Cabanillas et al., 2014). *Podranea ricasoliana* (Bignoniaceae), presenta una estrategia de ascenso similar, considerada poco común y denominada “entrelazado” o “entretejido” (Menninger, 1970; Hurrell et al., 2012a). Los ejes trepadores de *P. ricasoliana* crecen alternativamente hacia la luz y hacia la sombra, de modo que cada uno de ellos se entrelaza con el soporte (Fig. 3D) y en ocasiones forma una red de ejes propios entrelazados entre sí (Fig. 3E). “Entrelazar”, según el diccionario de la Real Academia Española, significa ‘enlazar algo con otra cosa’ (para este caso, con el soporte). En cambio, los ejes de *E. tweediana* conforman una matriz de ejes entramados en torno al soporte: no hay entrelazado con el soporte, sino un *entramado caulinar* que se origina a partir del patrón de ramificación de la propia trepadora alrededor del soporte. “Entramado”, según el mismo diccionario, significa ‘conjunto de tiras de

material flexible que se cruzan entre sí”, y resulta adecuado para describir el caso descrito. El hecho de que los tallos se “cruzan entre sí” permite distinguir claramente esta estrategia de ascenso de la de *P. ricasoliana*, cuyos ejes se entrelazan con los soportes (Cabanillas et al., 2014).

- *No especializados*: las estructuras no abrazan ni se adhieren a los soportes, sino que aumentan la fricción de la planta contra la superficie del sostén, evitando que se deslice y caiga por su propio peso. Como mecanismos pasivos de ascenso también se pueden mencionar la disposición opuesta de las hojas [*Mikania cordifolia* (L. f.) Willd., Asteraceae]; nudos engrosados [*Callaeum psilophyllum* (A. Juss.) D.M. Johnson, Malpighiaceae] (Fig. 1B); espinas [*Celtis iguanea* (Jacq.) Sarg., Cannabaceae]; aguijones (*Byttneria urticifolia* K. Schum., Malvaceae); pelos rígidos (*Melica sarmentosa* Nees, Poaceae); extremos de los tallos recurvados a modo de ganchos (*Ephedra tweediana*, Ephedraceae) (Fig. 2B).

De este modo, de acuerdo con la presencia o ausencia de mecanismos especializados de ascenso, las trepadoras se dividen en las siguientes categorías:

- *Plantas escandentes*: presentan algún mecanismo especializado de ascenso.
- *Plantas apoyantes*: no presentan ningún mecanismo especializado de ascenso.

Ambos tipos pueden presentar, asimismo, diversos mecanismos no especializados.

Según la consistencia de sus tallos adultos pueden ser leñosas o herbáceas. Las plantas escandentes de tallos leñosos se denominan *lianas*, mientras las de tallos herbáceos reciben el nombre de *enredaderas* (Hurrell, 2000) (Fig. 4).

**(Página siguiente) Fig. 1:** Mecanismos de ascenso. **A:** *Ipomoea alba* (Convolvulaceae), vástagos volubles herbáceos y verrugas. **B:** *Callaeum psilophyllum* (Malpighiaceae), vástagos volubles leñosos y entrenudos engrosados. **C:** *Hedera helix* (Araliaceae), raíces adventicias de fijación. **D, E:** *Dolichandra unguis-cati* (Bignoniaceae), zarcillos foliares uncinados (**D**) y raíces adventicias de fijación (**E**) (Fotos: Daniel Bazzano).





A



B



C



D

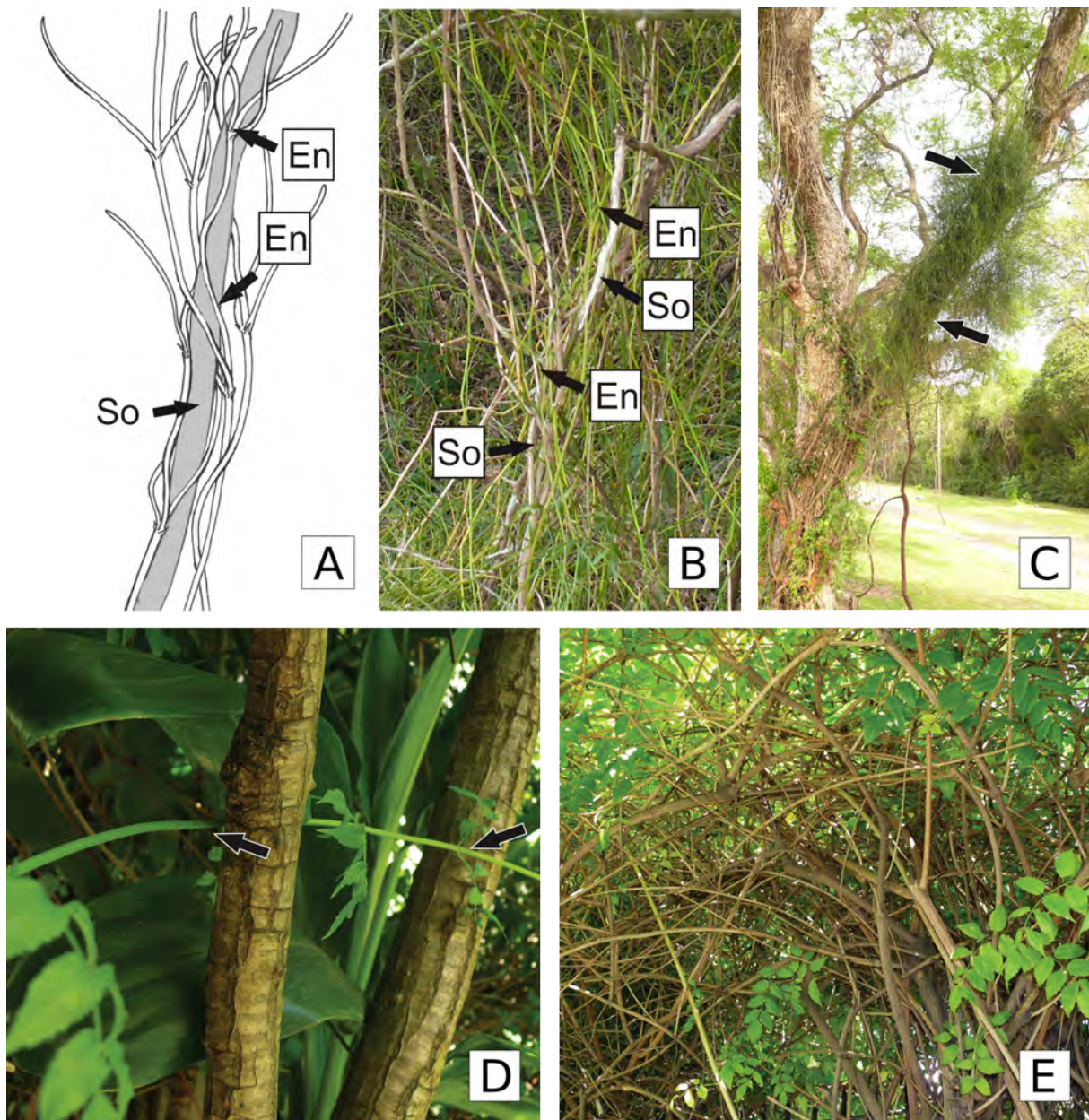


E

**(Página siguiente) Fig. 2:** Mecanismos de ascenso. **A:** *Smilax campestris* (Smilacaceae), zarcillos foliares y aguijones. **B:** *Ephedra tweediana* (Ephedraceae), Extremos de los ejes verdes recurvados a modo de ganchos. **C:** *Urvillea uniloba* (Sapindaceae), zarcillos derivados de la inflorescencia. **D:** *Parthenocissus tricuspidata* (Vitaceae), zarcillos caulinares con discos adhesivos (Fotos A, C y D: Daniel Bazzano; Foto B: Pablo Cabanillas).

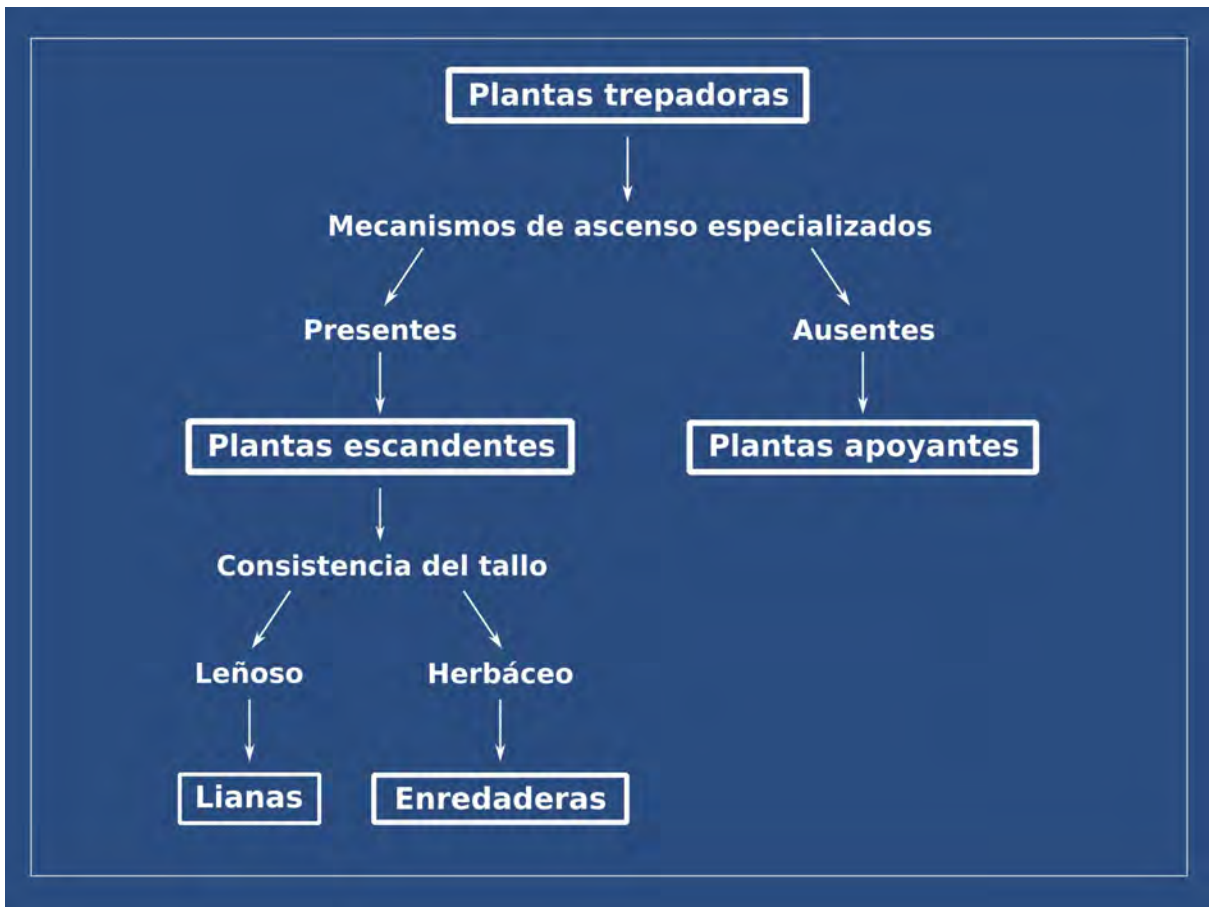






**Fig. 3:** Mecanismos de ascenso. **A, B, C:** *Ephedra tweediana* (Ephedraceae), esquema (**A**) y foto (**B**) del entramado caulinar (*En*) de en torno a su soporte (*So*). **C:** Ejes entramados (flechas) en torno a una rama gruesa de un árbol. **D, E:** *Podranea ricasoliana* (Bignoniaceae), ejes trepadores zigzagueantes (flechas) entrelazados con ramas de arbusto erecto (**D**) y aspecto de los ejes entrelazados entre sí formando una red (**E**) (Fotos: Daniel Bazzano; Esquema: Pablo Cabanillas).





**Fig. 4:** Clasificación propuesta (modificado de Hurrell, 2000).

**(Página siguiente) Tabla 1:** Comparación de las principales clasificaciones basadas en mecanismos de ascenso. Para mayor detalle de cada ejemplo y categoría ver el texto.



## Comparación de las principales clasificaciones basadas en mecanismos de ascenso

Ejemplos	Darwin (1875)	Schenck (1892)	Fitting (1923)	Fitting (1949)	Menninger (1970)	Putz (1982)	Sitte (1994)	Hurrell (2000)
<i>Podranea ricasoliana</i>	[sin categorización]	Semitrepadoras	[sin categorización]	[sin categorización]	Zigzagueantes	Plantas que se expanden y trepadoras por enganche	[sin categorización]	Plantas escandentes
<i>Ipomoea alba</i>	Plantas enredaderas	Plantas que se enroscan	Plantas volubles	Plantas volubles	Enroscantes	Plantas volubles	Plantas volubles	Plantas escandentes
<i>Anthodon panamense</i>	Plantas enredaderas	Plantas que se enroscan	Plantas volubles	Plantas volubles	Enroscantes	Plantas con ramas volubles	Plantas volubles	Plantas escandentes
<i>Clematis montevidensis</i>	Plantas de hojas trepadoras	[sin categorización]	[sin categorización]	Trepadoras sin órganos especiales	Enroscantes	[sin categorización]	[sin categorización]	Plantas escandentes
<i>Urvillea uniloba</i>	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	[sin categorización]	Trepadoras por zarcillos	Trepadoras zarcillosas	Plantas escandentes
<i>Parthenocissus tricuspidata</i>	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	Adherentes	Trepadoras radicales y trepadoras por zarcillos adhesivos	Trepadoras zarcillosas	Plantas escandentes
<i>Dolichandra unguis-cati</i>	Plantas con zarcillos. Plantas con raíces trepadoras	Plantas con zarcillos. Plantas con raíces trepadoras	Plantas con zarcillos. Trepadoras radicales	Plantas con zarcillos. Trepadoras radicales	Enganchadoras. Radicantes	Trepadoras radicales y trepadoras por zarcillos adhesivos	Trepadoras zarcillosas. Trepadoras radicales	Plantas escandentes
<i>Bougainvillea spectabilis</i>	Plantas con ganchos	Semitrepadoras	Trepadoras por enganche	Trepadoras por enganche	Punzantes	Plantas que se expanden y trepadoras por enganche	Trepadoras desparramadas	Plantas apoyantes
<i>Combretum grandiflorum</i>	Plantas con ganchos	Semitrepadoras	Trepadoras por enganche	Trepadoras por enganche	Enganchadoras	Plantas que se expanden y trepadoras por enganche	Trepadoras desparramadas	Plantas apoyantes
<i>Justicia tweediana</i>	[sin categorización]	Semitrepadoras	[sin categorización]	[sin categorización]	Apoyantes	Plantas que se expanden y trepadoras por enganche	[sin categorización]	Plantas apoyantes
<i>Hedera helix</i>	Plantas con raíces trepadoras	Plantas con raíces trepadoras	Trepadoras radicales	Trepadoras radicales	Adherentes	Trepadoras radicales y trepadoras por zarcillos adhesivos	Trepadoras radicales	Plantas escandentes
<i>Vanilla sp.</i>	Plantas con raíces trepadoras	Plantas con raíces trepadoras	Trepadoras radicales	Trepadoras sin órganos especiales	Radicantes	Trepadoras radicales y trepadoras por zarcillos adhesivos	Trepadoras radicales	Plantas escandentes

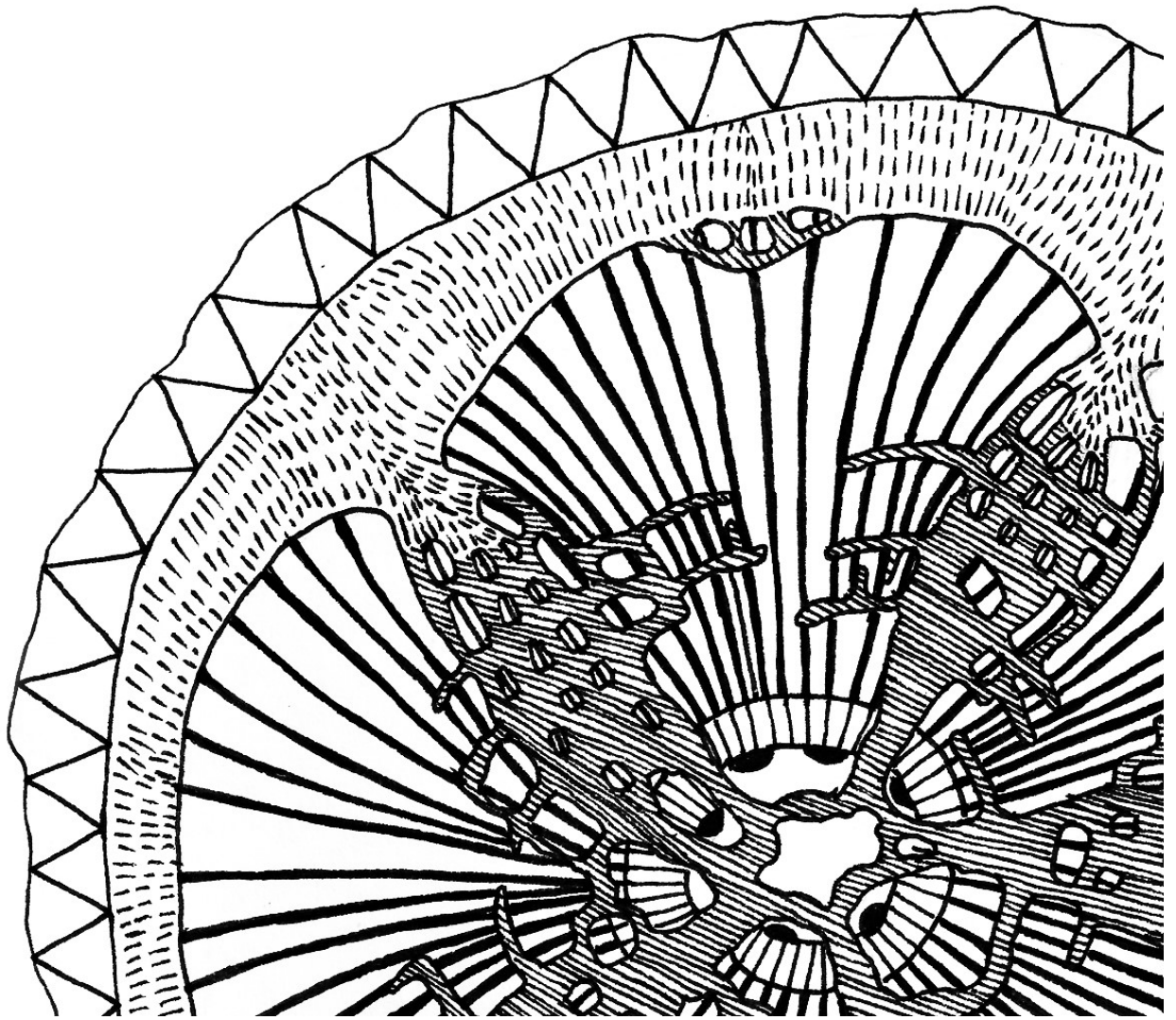


## 4- TAFONOMÍA DE PLANTAS TREPADORAS

*There are rocks, which still remain,  
there is time, which has passed and can never be recovered.  
All the rest is semantic confusion.*

Derek V. Ager

(The stratigraphic code and what it implies, 1984)





## INTRODUCCIÓN

La *tafonomía* (del griego *τάφος*, 'enterramiento', y *νόμος*, 'ley', 'norma') estudia los procesos de transferencia de información desde la biósfera a la geósfera pasadas (*bioestratinomia*: del griego *βίος*, 'vida', del latín *stratum*, 'lecho' y del griego *νόμος*, 'norma'), hasta la geósfera actual y el uso de esa información en la concepción de sistemas reconstruidos (*fósil diagénesis*: del griego *δια*, 'a través de', y *γένεσις*, 'origen') (ver Fig. 1 del Marco teórico) (Lawrence, 1971; Ager, 1984). La información paleobiológica se encuentra contenida en entidades materiales denominados *tafones* o *entidades tafonómicas*, que forman un sistema con su entorno geológico. Cuando una de estas entidades pasa por procesos diagenéticos y es reconocida por la ciencia recibe el nombre de *fósil*. A medida que una entidad tafonómica es producida o modificada pierde parte de la información paleobiológica que contenía. Esas mismas alteraciones son a su vez fuente de una nueva clase de información, la *información tafonómica*. Si bien esta es de una naturaleza diferente a la paleobiológica, guardan una relación de origen, es decir, en los procesos que condicionan su producción/destrucción. De este modo, es posible generar hipótesis acerca de la información paleobiológica destruida a partir de la información tafonómica preservada (ver Fig. 2 del Marco teórico) (Behrensmeyer et al., 2000; Fernández López, 2000).

Un sistema reconstruido es una hipótesis sobre la biología de un organismo del pasado y, como tal, su nivel de validez depende del apoyo empírico y teórico que la sustente. Este apoyo depende del tipo de información disponible y del modo en que se la utilice para soportar la hipótesis (Lawrence, 1971) (ver Fig. 1 del Marco teórico). La reconstrucción del tipo biológico de una planta fósil es una hipótesis sobre su autoecología, que además constituye la base para el estudio de niveles sinicológicos (DiMichele & Gastaldo, 2008).

Como se señaló en el Capítulo 2 (Marco teórico general) la definición de un soporte como consecuencia de la actividad orgánica de la trepadora es el criterio de delimitación para el tipo biológico trepador y, por lo tanto, es condición necesaria y suficiente para asignar este tipo biológico a un fósil. En este sentido, y en lo que respecta a esta Tesis, es la hipótesis central sobre las entidades

tafonomías (reconstrucción fósil). La naturaleza de la relación trepadora-soporte condiciona el manejo de la información biológica, paleobiológica y tafonomía y la construcción de hipótesis paleobiológicas (reconstrucciones fósiles).

El objetivo de este capítulo es realizar un análisis teórico del flujo de información desde los sistemas trepadora-soporte del pasado hasta los sistemas trepadora-soporte reconstruidos y sus principales factores condicionantes (Fig. 5; ver Fig. 1 del Marco teórico).

Este análisis se realizó a través de una revisión bibliográfica de los diferentes aspectos de la biología (morfología, anatomía, bioquímica, fisiología, ecología y fitogeografía) de plantas trepadoras relevantes para estimar su potencial de preservación. Asimismo se analizó de forma crítica la tafonomía vegetal aplicada al problema de la fosilización de este tipo biológico. Se tuvo especial atención en aquellos aspectos en que las trepadoras difieren de forma marcada del resto de las plantas, en particular de las plantas erectas. En muchos casos, estos aspectos permiten diferenciar a este tipo biológico del resto al mismo tiempo que tienen un efecto diferencial sobre la preservación.

Este enfoque tiene un carácter primordialmente teórico y no carece de aspectos especulativos. Estos mismos aspectos son, por definición, hipótesis sobre la tafonomía de trepadoras basadas en la información actual, contrastadas con el registro fósil. Desde un punto de vista lógico funcionan como explicaciones, cuyo valor depende de su apoyo empírico y teórico, y de la amplitud y el alcance de los fenómenos que explica y predice (Hempel, 1978). A pesar de lo cual es pertinente plantear estas hipótesis ya que es llamativa la escasez de fósiles de trepadoras (Burnham, 2009, 2014), en especial aquellos que preservan la posición de vida sobre el soporte (DiMichele & Falcon-Lang, 2011). Esta escasez de trepadoras en el registro fósil plantea cuestiones tanto paleoecológicas como tafonomías aún sin respuesta empírica (DiMichele & Falcon-Lang, 2011), que este capítulo se propone explicar. Este mismo enfoque fue utilizado en problemas análogos del registro fósil de las briofitas (Tomescu et al., 2018), de las plantas epífitas (Psenicka & Oplustil, 2013), y de gimnospermas extintas de hojas anchas del Triásico-Jurásico (McElwain et al., 2007) con resultados relevantes.

A los efectos de simplificar la lectura se dividió el capítulo en tres secciones generales que responden a los mayores sesgos de la información en el registro fósil (*sensu* Fernández López, 2000):

- **Sesgos de producción:** Factores que condicionan la transferencia de información paleobiológica y la generación de información tafonómica durante la producción de entidades tafonómicas (Tabla 5).
- **Sesgos de preservación:** Factores que condicionan la preservación de información, paleobiológica y tafonómica en las entidades tafonómicas, durante sus transformaciones en la geósfera (Tabla 5).
- **Sesgos de interpretación:** Factores que condicionan la interpretación de la información, paleobiológica y tafonómica, preservada en las entidades tafonómicas como parte del trabajo científico (Tabla 6).

## **SESGOS DE PRODUCCIÓN**

La producción de entidades tafonómicas se da como consecuencia de la transferencia de información paleobiológica de la biósfera a la geósfera. Este proceso nunca es completo y solo una parte de la información resulta transferida. El tipo y la cantidad de información transferida, así como su contraparte, la información perdida, dependen del contexto geológico en que se produce dicho proceso y de las características del sistema biológico. Este sesgo en la transferencia es la primera fuente de información tafonómica (Lawrence, 1971; Ager, 1984; Behrensmeier et al., 2000; Fernández López, 2000).

### **Transporte y desarticulación**

La *posición de vida* en las plantas trepadoras refiere tanto a la relación con el suelo como con el soporte (Fig. 1; ver Fig. 3 del Marco teórico). Las trepadoras crecen arraigadas al suelo durante toda su vida, aunque algunas pierden esta conexión y perduran como *epifitas* (Cabanillas & Hurrell, 2012). Las raíces y otros órganos subterráneos están anclados e inmersos en la comunidad edáfica por lo que tienen bajas chances de alcanzar un depocentro (*Filtro de Ferguson-Spicer*) y sólo se

conservan en casos excepcionales (Greenwood, 1991; Ferguson, 2005). Así resulta difícil determinar si una planta del pasado estaba arraigada al suelo o sobre otra planta, y si dicha condición era primaria o residual. Asimismo, las trepadoras pueden presentar vástagos rastreros, enraizantes o no (Cabanillas & Hurrell, 2012). Tanto en este caso como en el anterior, la preservación de la posición de vida respecto del suelo requiere al menos la ausencia de transporte, entre otros condicionantes (Greenwood, 1991; Ferguson, 2005).

Solo existe un registro de posibles raíces de trepadoras para el Mioceno de Panamá *Ampelorrhiza heteroxylon* Jud, S.E. Allen, Nelson, Bastos & Chery (Sapindaceae) (Jud et al., 2021). Estos fósiles son reconstruidos como raíces debido a que la médula es excéntrica y aplanada como en las raíces de las sapindáceas trepadoras actuales, sin embargo no se han preservado la posición de vida ni se han establecido aún ninguna afinidad con tallos que permita definir si eran raíces aéreas o subterráneas.

Los *vástagos epiclinos* proliferan sobre sus soportes y establecen diversas relaciones geométricas con estos a través de los diferentes mecanismos de ascenso (Cabanillas & Hurrell, 2012). Esta relación se establece por lo general a través de vástagos especializados en la exploración espacial, la definición de un soporte y su fijación al mismo. Éstos son llamados *ejes buscadores*, en contraposición a aquellos especializados en la fotosíntesis, denominados *ejes asimiladores* (Darwin, 1875; Rowe & Speck, 2015). La relación finaliza cuando se produce la senescencia del mecanismo de ascenso o bien al ser separados de forma traumática (Darwin, 1875; Ichihashi et al., 2009). El soporte puede implicar tanto seres vivos como estructuras inanimadas y en función de esto se establecen diferentes vías de transferencia de información hacia los sistemas geológicos y el modo en que los procesos geológicos los afectan dependerá de su composición, estructura, etcétera. Tanto la planta trepadora como su soporte pueden haber generado más de una entidad tafonómica en su interacción con la geósfera del pasado, cada una de estas con su respectivo entorno tafonómico (Fig. 7-11).

En el caso de las plantas volubles y apoyantes, el mecanismo de ascenso es el eje principal, y la relación termina cuando el vástago muere. En cambio, los mecanismos de ascenso que son órganos



laterales (como raíces adherentes o zarcillos) envejecen y pueden desorganizarse antes que el eje principal (Figs. 6-9), en cuyo caso el eje adquiere el aspecto característico de largos tallos colgando entre las ramas de los árboles, sin mecanismos de ascenso evidentes (Darwin, 1875; Silk & Holbrook, 2005; Ichihashi et al., 2009; Rowe & Speck, 2015).

Cada mecanismo de ascenso especifica las características estructurales del soporte y el grado de cohesión al mismo (Darwin, 1875; Rowe & Speck, 2015). En este sentido, la naturaleza de la relación trepadora-soporte condiciona el flujo de la información desde los sistemas paleobiológicos hacia los sistemas geológicos. Hasta la fecha, no se tiene noticia de estudios que evalúen la resistencia de fijación de la trepadora al soporte sometida al transporte, la desarticulación u otros factores tafonómicos. En este sentido, se propone a la resistencia mecánica en vida como un estimador de la resistencia a la separación tanto en vida como *post mortem*. Estos estudios sobre la resistencia de los mecanismos de ascenso a la separación se han realizado en ejes jóvenes, de modo que no tienen en cuenta la tigmomorfosis, es decir los cambios morfo-anatómicos que se disparan por el contacto y, por regla general, implican la esclerificación del órgano, en especial en los zarcillos. La tigmomorfosis resulta en una adhesión aún más fuerte de la trepadora al soporte (Darwin, 1875; Rowe & Speck, 2015), por lo tanto los estudios citados a continuación podrían estar subestimando la resistencia a la separación por causas tafonómicas.

Los ejes volubles presentan una gran cohesión a soportes hasta de 30 cm de diámetro, si bien es más común que crezcan sobre soportes de 8-10 cm de diámetro (Fig. 7). Por ejemplo, se calcula que es necesario ejercer fuerzas de hasta 2374 N (Newton) para separar a un eje voluble verde de *Ipomoea purpurea* (L.) Roth que tenga dos vueltas en torno a un soporte rugoso, en tanto que solo 6,25 N son suficientes si el soporte es liso (Putz, 1991; Silk & Holbrook, 2005; Goriely & Neukirch, 2006).

Los zarcillos enroscantes presentan gran cohesión a soportes delgados (3 cm de diámetro) pero escasa o ninguna cohesión a los soportes de más de 10 cm (Fig. 8). Por ejemplo, para separar de su

soporte a un zarcillo de *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae) son necesarios hasta 15,78 N (Jaffe & Galston 1968; Putz, 1991; Kawano et al., 2012).

Los mecanismos adherentes presentan gran cohesión a los soportes con independencia de su tamaño. Por ejemplo, son necesarios 5,3 N para separar un zarcillo con almohadillas adherentes de *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold & Zucc.) Planch. (Vitaceae), en tanto que se requieren 18,3 N para separar el conjunto de raíces de un nudo de *Campsis radicans* (L.) Bureau (Bignoniaceae) (Fig. 9) (Melzer et al., 2012; Rowe & Speck, 2015).

Por su parte, los vástagos apoyantes presentan escasa cohesión a los soportes con independencia de su tamaño, ya que no crecen en torno a ellos (Fig. 10). A pesar de no estar cohesionados a sus soportes pueden desarrollar fricciones relativamente altas, hasta de 71 mN (MiliNewton) en *Galium aparine* L. (Rubiaceae), una apoyante herbácea con pelos duros. Las plantas apoyantes con estructuras punzantes pueden tolerar grandes tensiones, como *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Arecaceae) que soporta hasta 102 N antes de colapsar (Darwin, 1875; Rowe & Speck, 2015).

Los zarcillos uncinados, como los de *Dolichandra unguis-cati* (L.) L.G. Lohmann (Bignoniaceae), pueden comportarse como zarcillos enroscantes si el soporte es delgado, o bien como estructuras punzantes si el soporte es grueso (Darwin, 1875).

Asimismo, es de destacar que esta lista es incompleta ya que no se cuenta con estudios extensivos ni sobre varios mecanismos de ascenso, como plantas con pecíolos enroscantes, entramados caulinares, hojas opuestas, aguijones, cortezas rugosas, entre otros.

De lo anterior se puede deducir que los mecanismos de ascenso que ofrecen mayor resistencia a la separación serán los que mayor potencial de preservar la relación tendrán. Sin embargo, los registros de mecanismos de ascenso sujetos a sus soportes (posición de vida respecto al soporte) son en extremo escasos. De los solo 19 casos registrados repartidos en 12 taxones, siete corresponden a plantas apoyantes: *Sphenophyllum* sp.† (Sphenophyllaceae) del Carbonífero de EEUU (Mickle, 1984); *Ankyropteris brongniartii*† (“Zigopteridea” *incertae sedis*) del Pérmico de República Checa (Rößler, 2000); *Mariopteris muricata*† (Mariopteridaceae) del Carbonífero de Francia (DiMichele,

2006), República Checa (Opluštil et al., 2009) e Inglaterra (Cleal, 2008); *Kaplanopteris clavata*† (Kaplanopteridaceae) del Carbonífero de EEUU (Tomescu et al., 2006); *Rodoxylon scheetzii*† (Angiosperma *incertae sedis*) del Cretácico de EEUU (Tidwell et al., 2008); dos a plantas escandentes volubles: *Cladoxylon tanaiticum*† Snigirevsky (Cladoxylaceae) del Devónico tardío de Ucrania (Snigirevsky, 1992) y un eje de difícil asignación taxonómica *Plantae incertae sedis* del Mioceno de China (Wang et al., 2013); una a escandente con raíces adventicias: Lindsaeaceae sp. del Cretácico de EEUU (Schneider & Kenrick, 2001); uno solo correspondería a una planta escandente con entramado caulinar: *Leclercqia uncinata*† (Protolepidodendraceae-Lycopsida *incertae sedis*) (Xu et al., 2011); y uno solo corresponde a un eje foliar “voluble” que no corresponde a ningún mecanismo de ascenso conocido en una Filicales *incertae sedis* (Filicales) del Pérmico de China (Zhou et al., 2019) (ver sección 2A. Mecanismos de ascenso en este mismo capítulo; ver Anexo). Esta distribución contradice lo que cabría esperar de la resistencia a la separación mecánica que sugiere que las plantas volubles son las que más potencial de preservación tienen, en tanto que las plantas apoyantes son las que menos potencial presentarían. Es posible que otros factores, como la dureza relativamente alta del leño de las plantas apoyantes, estén favoreciendo la preservación de las plantas apoyantes por sobre las escandentes en posición de vida a pesar de su baja cohesión al soporte en sus análogos actuales.

La desarticulación condiciona la producción de entidades tafonómicas derivadas de una planta (Greenwood, 1991; Ferguson, 2005). Las trepadoras presentan una arquitectura muy compleja que incluye ejes asimiladores y ejes buscadores fijos o no a sus soportes, que presentan diferentes relaciones según el mecanismo de ascenso (Cremers, 1973, 1974). De modo que la desarticulación puede resultar en entidades tafonómicas con rasgos morfológicos muy variados aún derivando de un mismo individuo, (Figs. 6-9).

Diversos procesos favorecen la separación de los soportes, tanto en vida (viento, abscisión de ramas, decorticación o muerte del soporte) como *post mortem* (desarticulación, descomposición, transporte). Cuanto mayor sea el grado de cohesión de la trepadora a su soporte, menor sea el tiempo

y la intensidad del transporte y mayor la velocidad de enterramiento, mejores serán las probabilidades de preservación de relaciones delicadas (Greenwood, 1991; Behrensmeyer et al., 2000; Ferguson, 2005) como la relación trepadora-soporte (Figs. 6-9).

### **Distribución espacial y geográfica**

La producción de entidades tafonómicas está fuertemente vinculada con la abundancia de los organismos productores. Cuanto más abundantes sean las trepadoras en una zona, mayor será la cantidad de entidades tafonómicas producidas. Las plantas trepadoras son particularmente diversas y abundantes en zonas cálidas y húmedas (Gentry, 1991; Dewalt et al., 2015). No obstante, su abundancia y biomasa aumentan asociadas al incremento en la frecuencia y duración de la estación seca (Schnitzer & Bongers, 2011). Las trepadoras leñosas tropicales presentan altas tasas transpiratorias, altos potenciales agua previos al amanecer y escaso ajuste osmótico. Estas características fisiológicas apoyan la idea de que sus raíces son profundas y, por lo tanto, menos sensibles a las condiciones cálidas y secas que generan déficit hídrico en las capas superiores del suelo (Wyka et al., 2013).

La susceptibilidad a la desecación de las raíces de fijación condiciona su distribución en diferentes escalas. De este modo, las trepadoras radicales son más abundantes en las regiones sin estación seca, en los ambientes cerrados y en los lados umbríos de los soportes, en especial en los trópicos (Kusumoto et al., 2012; Durigon et al., 2013). Asimismo, las plantas con zarcillos son más abundantes en los claros y bordes de los bosques y en las zonas perturbadas (DeWalt et al., 2000). Estas tendencias se reflejan en un patrón de distribución complejo explicado solo en parte por la latitud (Kusumoto et al., 2012; Durigon et al., 2013). Asimismo, existe un leve pero significativo aumento, del orden del 5%, de la importancia florística de las trepadoras herbáceas por sobre las leñosas hacia las latitudes más altas (Gallagher & Leishman, 2012).

Si bien los mecanismos de ascenso influyen en la distribución de las trepadoras a pequeña escala, no existe relación directa entre la latitud y la predominancia de ciertos mecanismos. No

obstante la influencia taxonómica fue significativa en la distribución de los mecanismos de ascenso en las diferentes regiones fitogeográficas (Gallagher & Leishman, 2012). Esto apoya la idea de que cada región fitogeográfica está caracterizada por un elenco taxonómico propio de trepadoras y los mecanismos de ascenso son constantes en los diferentes grupos taxonómicos, de modo que por lo general cada familia presenta uno o dos mecanismos especializados (Gentry, 1991). Cabe destacar que el estudio más comprensivo de la distribución de plantas trepadoras en función de sus mecanismos de ascenso (Gallagher & Leishman, 2012) agrupan a los vástagos volubles, que se enroscan por circumnutación, junto con los pecíolos prensiles mal-llamados volubles, que se enroscan por tigmotropismo. Este podría ser un factor que oscurezca el análisis de los patrones latitudinales de los mecanismos de ascenso.

Estos patrones de distribución condicionan el potencial de preservación de las trepadoras en diferentes latitudes y zonas (ver Sesgos de preservación en este mismo capítulo).

A su vez, la cercanía a un cuerpo de agua favorece que los individuos trepadores tengan una producción elevada del número de hojas. Estas plantas se ven favorecidas por los altos niveles de luz que se encuentran en las riberas de los ríos y junto a los lagos. De este modo, la tafocenosis resulta enriquecida en hojas de plantas trepadoras y su abundancia resulta sobreestimada en este tipo de localidades (Spicer, 1989).

### **Distribución de la hojarasca**

Muchos de los niveles de compresiones-impresiones se formaron a partir de la fosilización de mantos de hojarasca. La composición de la hojarasca depende de diversos factores: biocenosis, vida media de las hojas en las distintas plantas (que determina el aporte relativo de cada una de estas) y velocidad de descomposición de cada tipo foliar (Greenwood, 1991; Behrensmeyer et al., 2000; Ferguson, 2005). En los bosques y selvas tropicales y subtropicales, la hojarasca está dominada por el follaje del estrato arbóreo, en tanto los otros tipos biológicos y otros órganos, como ramas con hojas u órganos reproductivos, están subrepresentados (Greenwood, 1991; Jacobs & Winkler, 1992).

No obstante, las trepadoras producen el 32-36% de la hojarasca (Ogawa et al., 1965; Hladik, 1974), aunque de forma local puede alcanzar el 40% (Tang et al., 2012). Este valor es muy superior al esperable si se considera que, por lo general, representan el 5% de la biomasa total de las formaciones boscosas (Tang et al., 2012). Por lo tanto, es esperable que las trepadoras estén bien representadas de forma local (Fig. 6).

En general, las plantas trepadoras presentan una gran superficie foliar sostenida por tallos relativamente delgados (Hegarty, 1991). Esta relación hoja/tallo, que se acentúa en las trepadoras de mayor tamaño (Wyka et al., 2013), favorece la representación de las partes verdes por sobre los ejes leñosos como entidades tafonómicas.

En un estudio tafonómico experimental se evaluaron empíricamente los sesgos utilizando como modelo un bosque de la península de Crimea (Spicer et al., 2005). En este estudio se observó que existen sesgos en contra de la preservación de las hojas grandes ya que a pesar de su mayor peso por unidad de área, las hojas de sol en los estratos superiores del dosel son pequeñas y están expuestas a vientos más fuertes. De este modo, tienen más probabilidades de caer que las que están más abajo y se alejan más de su fuente. Las hojas del sol tienden a estar sobrerrepresentadas en sitios de depósito abiertos, como lagos, y los sedimentos lacustres pueden contener fósiles de hojas que excluyen las clases de tamaños de hojas más grandes que existían en ambientes de sombra de subdosel dentro del bosque fuente original. El sesgo en contra de los mayores tamaños foliares también ocurre durante el transporte dentro de un medio acuoso porque las hojas más grandes, que experimentan fuerzas mecánicas más altas, tienden a fragmentarse más fácilmente que las hojas más pequeñas. Incluso, las hojas grandes, plegadas sobre sí mismas durante la fosilización, se quiebran en planos que atraviesan los planos de debilidad de las rocas que los contienen, por lo cual los intentos de recuperar la hoja fósil resultan en su destrucción (Spicer et al., 2005).

Las plantas con zarcillos presentan tallos fototrópicos positivos en tanto que sus zarcillos son escototrópicos (fototrópicos negativos), lo cual se asocia a una mayor eficacia en la búsqueda de un soporte (Lee & Richards, 1991; Gianoli, 2015) y, en consonancia, son más abundantes en los claros

y bordes de los bosques y en las zonas perturbadas (DeWalt et al., 2000). Estas plantas son las trepadoras que retienen sus hojas por menos tiempo (Hegarty 1990). Es esperable, por lo tanto, que la hojarasca en esas zonas esté enriquecida en plantas con zarcillos.

Las trepadoras con raíces de fijación suelen presentar tallos rastreros escototrópicos (fototrópicos negativos) y este patrón de crecimiento se corresponde con la estrategia de búsqueda de soportes ya que en el interior de los bosques tropicales, las mayores sombras se corresponden con los árboles de mayor porte (Ray, 1992; Balcázar-Vargas et al., 2012; Gianoli, 2015). Estas trepadoras son más abundantes en los ambientes cerrados y en los lados sombríos de los soportes, en especial en los trópicos (Kusumoto et al., 2012; Durigon et al., 2013). Por lo tanto, es esperable que la hojarasca de esas zonas esté enriquecida en trepadoras con raíces de fijación.

Las plantas volubles presentan patrones de crecimiento esototrópico similar (Gianoli, 2015) pero no se ha mostrado ningún patrón de distribución geográfica asociado (Durigon et al., 2013).

La abundancia relativa de los diferentes mecanismos de ascenso, en especial zarcillos y raíces de fijación, podría usarse como indicador de condiciones microambientales dentro de una misma formación geológica. Asimismo, sus variaciones verticales podrían utilizarse como indicadores de la variación espacio-temporal de dichas condiciones.

Los niveles fosilíferos formados por la caída de ceniza piroclástica se diferencian fuertemente de los depósitos de hojarasca, discutidos previamente, en cuanto a la abundancia de taxones herbáceos y de hojas adheridas a ramas y otros macrorrestos pesados que ofrecen más resistencia al transporte lateral que las hojas (Jacobs & Winkler, 1992; Ferguson, 2005). Ejemplo de este tipo de yacimientos es la Formación Ngorora del Mioceno de Kenia, donde una toba conservó una proporción comparativamente alta de trepadoras (12%) incluso segmentos de tallos (Jacobs & Winkler, 1992). Los estudios tafonómicos mostraron patrones de preservación similares incluso en los análogos actuales, como los depósitos de caída (lluvia de cenizas) formados por la erupción del volcán El Chichón (México) en 1982. En estos depósitos se observó que dos años después de la erupción, en el borde de la zona devastada donde la erupción había matado los árboles del dosel, las trepadoras

sobrevivieron y estaban invadiendo activamente las superficies de cenizas desnudas. Estas trepadoras continuaron produciendo hojas y la hojarasca registrada en estos depósitos resulta muy enriquecida en este tipo biológico. Esto habría sesgado considerablemente cualquier población de hojas fósiles y las estimaciones de la asociación conservada en esa área. Otro factor relevante es que El Chichón se encuentra emplazado en un bosque tropical sin estacionalidad, por lo que la época del año en que se produjo la erupción no afectó a la asociación de entidades tafonómicas producidas; pero en los bosques con estacionalidad hídrica o térmica el momento del año puede ser un condicionante fuerte (Spicer 1991).

Estas observaciones apoyan la idea de que las trepadoras son capaces de sobrevivir a otros eventos catastróficos además de la caída de los árboles que le dan soporte por tormentas o huracanes (Putz, 1982).

## **SESGOS DE PRESERVACIÓN**

La preservación de entidades tafonómicas producidas ocurre como consecuencia de la transferencia de información paleobiológica y tafonómica de la geósfera del pasado a la geósfera del presente. Este proceso nunca es completo y solo una parte de la información resulta transferida. El tipo y la cantidad de información transferida, así como su contraparte, la información perdida, dependen del contexto geológico en que se producen dichos procesos (Lawrence, 1971; Ager, 1984; Behrensmeyer et al., 2000; Fernández López, 2000). Las condiciones de preservación dependen de múltiples factores locales (Burnham, 1986; Greenwood, 1991; Behrensmeyer et al., 2000; Ferguson, 2005). Las tendencias aquí esbozadas deben ser consideradas una generalización sobre la que construir estudios futuros detallados.

Uno de los principales factores que afectan a la preservación de información paleobiológica es la tasa de reciclado de materia orgánica. La cual está condicionada por diversos factores, entre los que destacan la temperatura y la humedad. En líneas generales, cuanto mayor sea la humedad y la



temperatura, mayor será la tasa de reciclado y más rápido progresará la destrucción de información paleobiológica (Greenwood, 1991; Paudel et al., 2015).

Como ya se señaló, las zonas tropicales presentan las mayores abundancias y diversidad de trepadoras del planeta. En los trópicos secos la abundancia y biomasa de trepadoras es mayor que en los trópicos húmedos (Gentry, 1991). Las tasas de reciclado son menores en los trópicos secos que en los trópicos húmedos y, por lo tanto, presentan mejores condiciones de preservación para este tipo biológico (Greenwood, 1991; Paudel et al., 2015).

Hacia latitudes más altas, la temperatura y la humedad disminuyen y en consecuencia también lo hacen las tasas de reciclado (Greenwood, 1991). Si bien las condiciones de preservación mejoran, la abundancia y la biomasa de las trepadoras decrecen, debido a la incidencia de embolismos por congelamiento (Schnitzer & Bongers, 2011; Wyka et al., 2013).

La elevada proporción de partes verdes sobre partes leñosas que presentan las trepadoras y su elevado aporte a la hojarasca favorecen su preservación como compresión-impresión, ya que la cantidad de entidades tafonómicas producidas de forma local es muy elevada (Greenwood, 1991; Ferguson, 2005). Si bien estos aportes puntuales a la hojarasca llegan a ser elevados, sus hojas presentan defensas químicas más simples y mayores concentraciones de fósforo y nitrógeno y, por lo tanto, se descomponen más rápido que la hojarasca de la mayoría de las plantas circundantes (Tang et al., 2012) y, en especial, en ambientes lacustres oligotróficos (Ferguson, 2005).

Otro factor relevante es la descomposición de la hojarasca, que depende de la cantidad de hongos, bacterias y animales presentes en la misma. La cantidad de animales descomponedores depende de la cantidad de nutrientes disponibles, en tanto que la cantidad de hongos depende fuertemente del régimen de precipitaciones, en especial de la cantidad de lluvia en los días anteriores a la caída de las hojas. Los hongos formadores de micorrizas, en particular los minoritarios ectomicorrizicos, son capaces de consumir el nitrógeno y fósforo más rápido que el resto de los hongos descomponedores de hojas. De este modo, el resto de los hongos y bacterias son privados de nutrientes fundamentales y su actividad metabólica se reduce, como consecuencia la tasa de

descomposición de la hojarasca se reduce de manera significativa, incluso a menos de un tercio (Singer & da Silva Araujo, 1979; McGuire et al., 2010; Paudel et al., 2015). Asimismo, las plantas de los bosques tropicales maduros pueden obtener nutrientes a través del proceso de ciclado directo, en el que los nutrientes minerales se extraen de la hojarasca antes de que ingresen al suelo (Clinebell et al., 1995). Las hojas de las trepadoras, ricas en estos nutrientes, se ven afectadas de forma negativa por la actividad fúngica, en especial de los hongos ectomicorrízicos y por el ciclado directo.

La degradación fúngica por Mixomicetes de trepadoras fue estudiada en detalle, tanto en el campo como en experimentos controlados de cultivo (Novozhilov et al., 2017). El cuerpo de las trepadoras y sus restos constituyen un microhábitat muy adecuado para los Mixomicetes por su alto contenido de agua en vida, asociada a leños blandos, con vasos anchos y abundante parénquima, que se refleja en una alta retención de agua en sus desechos leñosos (Wrigley de Basanta et al., 2008). Así como por su pH casi neutro (5,4 a 8,5) en la corteza y los restos leñosos, valores adecuados para muchas especies de mixomicetos, en comparación al pH ácido del resto de los sustratos disponibles en los bosques (Black et al., 2004). Estas dos condiciones favorecen la temprana degradación fúngica de las trepadoras en comparación al resto de los tipos biológicos, en especial los árboles, y constituyen un sesgo en contra de su preservación.

La composición taxonómica de las comunidades de estos hongos degradadores fue estudiada en bosques húmedos neotropicales (Schnittler et al., 2002; Wrigley de Basanta et al., 2008), bosques tropicales de Australia (Black et al., 2004) y el sureste de Asia (Ko Ko et al., 2010), y todos los casos presentaron elencos taxonómicos similares, es decir que no se ve afectado por la latitud ni la fitogeografía (Novoshilov et al., 2017). La biodiversidad de estas comunidades de hongos (evaluada a través de la riqueza de especies, la diversidad de especies, la diversidad taxonómica y la composición de especies) varía en las lianas como resultado de las diferencias que existen en la textura de la corteza y diámetro de la liana. La biodiversidad de Mixomicetes es mayor cuanto más lisa es la corteza de una liana y mayor su diámetro (Ko Ko et al., 2010) de modo tal que se configura un sesgo de preservación que favorecería a los ejes trepadores delgados de corteza rugosa.

Los mixomicetes son descomponedores de órganos vegetales delicados (hojas, flores, frutos, zarcillos, entre otros) hasta gruesos troncos con corteza, que proliferan mejor en condiciones de humedad variable que en condiciones de humedad estable. Estas condiciones se producen en el suelo y las zonas bajas de las formaciones boscosas templadas, pero en los bosques tropicales se dan en los microhábitats aéreos (pseudosuelos, cortezas y hojarasca aérea, es decir, partes vegetales muertas pero aún unidas al cuerpo de la planta) en tanto el suelo mantiene condiciones de humedad constante (Black et al., 2004). De este modo la degradación fúngica de trepadoras tropicales comienza mientras la planta está viva y continúa en el suelo, donde progresa de forma rápida en combinación con otros organismos descomponedores. Por su parte, la degradación fúngica de las trepadoras templadas progresa de forma más lenta y se acelera recién en el suelo, donde los propios sesgos de producción (ver sección Sesgos de producción: Distribución de la hojarasca en este mismo capítulo) favorecerían la preservación de las trepadoras.

Estas diferencias en la distribución de los descomponedores afecta el potencial de preservación de los diferentes órganos de las trepadoras en diferentes latitudes así como es afectado por las características propias de cada individuo.

Ninguno de los estudios de degradación fúngica registró la especie de trepadora analizada, si no que se enfocaron en el elenco de Mixomicetes que aparecen en las diferentes partes de las trepadoras y en las diferentes condiciones de cultivo. En estos estudios se señala que las condiciones de la corteza, la retención de agua y el pH varían según los individuos (por ejemplo Wrigley de Basanta et al., 2008), aunque no es posible elaborar hipótesis más detalladas debido a la falta de información taxonómica sobre las trepadoras estudiadas. Por lo tanto, los sesgos aquí esbozados representan tendencias generales que deben ser corroboradas con estudios que incluyan buenas determinaciones taxonómicas de las trepadoras.

Si bien el registro fósil de los Myxomicetes consiste en muy escasos registros y ninguno de ellos se asocia a trepadoras (Stephenson et al., 2008), se cuenta con al menos un registro de un organismo fungoide parásito, y posiblemente saprófito, *Combresomyces williamsonii*† (Peronosporomycetes,

=“Oomycete”) en la corteza parenquimática de la trepadora carbonífera *Lyginopteris oldhamia*† (Strullu-Derrien et al., 2011).

La rápida percolación de aguas cargadas de minerales favorece la conservación anatómica de los leños. En principio, la permeabilidad de los leños está determinada por el diámetro de sus elementos traqueales (vasos y traqueidas). Una leve pudrición puede aumentar su permeabilidad, al degradar las paredes celulares, en especial, las menos lignificadas, y favorecer así su preservación siempre que un enterramiento rápido detenga el proceso de degradación (Behrensmeyer et al., 2000; Briggs, 2003; Scott & Collinson, 2003). Es menos probable que la madera de angiospermas sobreviva al transporte a larga distancia que la madera de coníferas porque sus tejidos conductores (por ejemplo, los vasos) facilitan la absorción de agua y la penetración de organismos saprofitos (Ferguson, 2005). Las trepadoras suelen presentar abundantes vasos, en especial aquellos más anchos (Carlquist, 1991), que confiere gran permeabilidad a sus maderas *post-mortem*. Este rasgo junto a la gran abundancia de tejidos poco lignificados (Carlquist, 1991), favorecen una rápida pudrición de los tallos de trepadoras, dado que son vía fácil de ingreso de organismos descomponedores (Fig. 5). En este sentido, la anatomía típica del tipo biológico trepador favorece una rápida degradación que por regla general perjudicaría su preservación, salvo que el enterramiento y la mineralización sean muy rápidos.

Diferentes individuos de la misma especie, incluso un mismo individuo, pueden presentar ejes con distintas estrategias de crecimiento (Dubuisson et al., 2003; Ichihashi et al., 2009; Isnard & Silk, 2009; Cabanillas & Hurrell, 2012). Los rasgos morfológicos asociados al modo de vida trepador pueden estar presentes en un órgano y ausentes en otros. Por ejemplo, no hay ningún rasgo asociado al modo de vida trepador en los granos de polen, ni en la enorme mayoría de las estructuras reproductivas, con escasas excepciones como los zarcillos derivados de la inflorescencia en Sapindaceae (Acevedo-Rodríguez et al., 2011). La retención de cierta información y la pérdida de otra (preservación diferencial), sesga la información de modo tal que las entidades preservadas pueden presentar rasgos asignables a diferentes modos de vida (autosoportado, trepador, rastrero, epífita), o incluso no presentar rasgos informativos del tipo biológico trepador (Fig. 11).

## SESGOS DE INTERPRETACIÓN

La falta de una metodología explícita de reconstrucción así como la ausencia de un marco conceptual que permita analizar en conjunto las informaciones biológica, paleobiológica y tafonómica conlleva el riesgo implícito de generar hipótesis con escaso o nulo apoyo empírico, y en casos extremos, el riesgo de generar hipótesis incontrastables (Fernández López, 2000).

La información biológica sobre este biotipo está distribuida de manera muy dispar. Algunos taxones han sido profusamente estudiados, en especial aquellos de interés alimentario u ornamental, en tanto que de otros apenas se cuenta con información. Este sesgo se refleja en una fuerte tendencia a favorecer las interpretaciones del registro fósil que sean más similares a las configuraciones conocidas, en especial, aquellas comparables a la biósfera actual. Este sesgo es conocido como *el empuje del presente* (Raup, 1979) y juega un rol central en la interpretación del registro fósil de Angiospermas, que representa el 44,3% de los registros totales y en su mayoría (455 de 503) son cenozoicos; y del Cenozoico, que concentra un 44,1% de los registros totales repartidos entre Angiospermas y Filicales (Tablas 3 y 4). Por otro lado, el periodo Carbonífero concentra el 44,9% de los registros totales así como gran cantidad de reconstrucciones de alto (8 de 510 registros) y mediano nivel de validez (120 de 510 registros).

El *registro fósil* comprende a todas las entidades tafonómicas interpretadas como tales, así como el conocimiento asociado a estas (Raup, 1979; Fernández López, 2000). Su análisis permite evaluar la forma en que ha sido interpretada la información paleobiológica y tafonómica hasta la fecha. A continuación, se examinan los sesgos de interpretación tomando como punto de partida la base de datos *Registro Fósil de Trepadoras* (Burnham, 2009, 2014).

El listado completo de las reconstrucciones analizadas se detalla en el Apéndice, que incluye especie, familia, órgano fosilizado, tipo de preservación, procedencias geológica y geográfica, criterios de reconstrucción utilizados y nivel de validez para cada reconstrucción. La base de datos original (Burnham, 2009, 2014, 2015) recopila 1175 registros, con especial énfasis en los macrorestos en desmedro de los registros de palinomorfos a pesar de su abundancia.

Fueron excluidos del análisis 18 registros en los cuales no se especificaba el criterio de reconstrucción utilizado en el trabajo citado, 4 registros en los cuales no se pudo corroborar debidamente la información ya que se consignaban como “comunicación personal” a la autora y 26 registros de tipos biológicos no trepador (18 rastreras, 7 epifitas y 1 estranguladora). Asimismo se incorporaron 9 nuevos registros (marcados con asteriscos en el Apéndice): 1 Cladoxylaceae, 1 Plantae *Incertae Sedis*, 1 Medullosaceae, 3 ilicales y 4 Angiospermas. Cuatro de las cuales alcanzan alto nivel de validez (primer orden), tres de nivel intermedio (segundo orden) y las tres restantes bajo nivel (tercer orden). La base de datos que se presenta en el Apéndice consta de 1135 reconstrucciones: 1111 corresponden a trepadoras, 20 a trepadoras o rastreras, 4 a trepadoras o epifitas (Tabla 1). De este modo se amplió el registro fósil de plantas trepadoras al Devónico (Snigirevsky, 1992) y se sumaron dos nuevas categorías taxonómicas (Cladoxylales y Plantae *Incertae Sedis*)

Como ya se señaló, el nivel de validez de los sistemas reconstruidos depende del apoyo empírico y teórico que los sostenga (criterios de reconstrucción), es decir, del uso dado a la información en la construcción de estos sistemas hipotéticos (Lawrence, 1971; Fernández López, 2000; DiMichele & Gastaldo, 2008) (ver Fig. 1 del Marco teórico):

- **Primer orden:** Reconstrucciones basadas por completo en la información paleobiológica y tafonómica, por lo tanto, de alto nivel de validez. Solo 19 reconstrucciones (1,7 %) son de primer orden y se concentran en unas pocas preservaciones excepcionales del Carbonífero, Pérmico y Cretácico, y en menor medida en yacimientos del Devónico y Paleógeno (Tablas 3 y 4).

- **Segundo orden:** Reconstrucciones basadas en información paleobiológica y tafonómica suplementada con información biológica y, en consecuencia, de mediano nivel de validez. Entre las 161 reconstrucciones de segundo orden (14,18 %) (Tablas 3 y 4), algunas se destacan por alcanzar una validez relativamente elevada derivada del uso de modelos biomecánicos, según los cuales la anatomía del fósil es inconsistente con la autosustentación. Otras reconstrucciones, basadas en información morfológica, sobresalen por sostenerse en evidencias concurrentes e incluir algún mecanismo de ascenso especializado (posibles zarcillos) entre las evidencias (Fig. 2 B, C, E, G, H e

I) (Kerp & Krings, 1998; Krings et al., 2001, 2003; DiMichele & Gastaldo, 2008). Las reconstrucciones en las que convergen diferentes evidencias representan solo 8,78 % del total y alcanzan mayores niveles de validez, en tanto son hipótesis con mayor apoyo empírico, o bien que explican una mayor cantidad de datos.

• **Tercer orden:** Reconstrucciones basadas exclusivamente en la extrapolación de información biológica, por ende, de bajo nivel de validez. Estas reconstrucciones, basadas solo en la afinidad taxonómica del fósil, son las más frecuentes (84,22 %), en especial, entre las Angiospermas, que representan cerca de la mitad de los registros, constituyen el 97,2 % (Tabla 3). Cuanto mayor es el nivel taxonómico al que se aplica este criterio, menor es la validez de la reconstrucción.

En líneas generales, las reconstrucciones se basan en un único criterio, por lo común la afinidad taxonómica, y alcanzan bajos niveles de validez (Tablas 1-4).

### **Criterios de reconstrucción**

Los criterios de reconstrucción planteados por Burnham (2009) en su base de datos *Registro Fósil de Trepadoras* se analizaron y sistematizaron teniendo en cuenta el uso de la información que implican (según criterios de Lawrence, 1971), al tiempo que se proponen nuevos criterios, nuevos usos y nuevas fuentes de información. El análisis se realizó sobre la base de la revisión de la bibliografía citada por la autora (Burnham, 2009) y bibliografía complementaria consultada. Los criterios de reconstrucción se dividieron en tres categorías (Tabla 2):

- 1 • Posición de vida.
- 2 • Morfología.
  - A ■ Mecanismos de ascenso.
  - B ■ Heterofilia.
  - C ■ Anatomía caulinar.
  - D ■ Proporciones del vástago.
  - E ■ Índices hidráulicos.

## F ■ Modelos biomecánicos.

### 3 ● Afinidad taxonómica.

**1 ● Posición de vida.** Cómo ya se indicó, la posición de vida hace referencia a las relaciones con el suelo y con el soporte. En la base de datos se registran 19 casos confirmados de preservación de la posición de vida en relación al soporte pero ninguno incluye la relación con el suelo (Ver detalle en el Anexo: Mickle, 1984; Snigirevsky, 1992; Rößler, 2000; Schneider & Kenrick, 2001; DiMichele, 2006; Schneider & Kenrick, 2006; Tomescu et al., 2006; Cleal, 2008; Tidwell et al., 2008; Opluštil et al., 2009; Xu et al., 2011; Wang et al., 2013; Zhou et al., 2019). Por ejemplo, en el Carbonífero Superior de la República Checa se hallaron ejes de *Sphenophyllum pseudoaquense* † Libertín, Bek & Drábková (Sphenophyllaceae) en posición de vida, en torno a tallos afines al género *Lepidodendron* † (Lepidodendraceae) (Opluštil et al., 2009). Un caso del Mioceno de Kenia (Collison et al., 2009) resulta conflictivo ya que los ejemplares referidos como fragmentos de tallos volubles en torno a troncos (posición de vida) pero no se los describe ni ilustra. La posición de vida como criterio de reconstrucción se basa de modo exclusivo en la información paleobiológica y tafonómica.

**2 ● Morfología.** Sin importar la edad de un linaje, los principios funcionales que condicionan el tipo biológico de una planta son uniformes y persistentes (Niklas, 1992). Por lo cual podemos asumir que los patrones morfológicos, es decir, los resultados materiales de las complejas interacciones entre el organismo y su entorno, establecidos en los sistemas biológicos actuales, son análogos a los de los sistemas paleobiológicos.

Los estudios morfológicos de las trepadoras actuales permiten establecer patrones cualitativos (A, mecanismos de ascenso; B, heterofilia; C, anatomía caulinar) y cuantitativos (D, proporciones del vástago; E, índices hidráulicos; F, modelos biomecánicos), que son comunes en este tipo biológico, aunque no exclusivos (Tabla 2). Las reconstrucciones basadas en la morfología de los fósiles (información paleobiológica) requieren de inducción, tomando como patrón de referencia a los



sistemas trepadora-soporte actuales (información biológica). A continuación se analiza cada criterio registrado en la bibliografía en función de la información biológica disponible y se plantean nuevos usos cuando es posible.

**2 A ■ Mecanismos de ascenso.** Las estructuras tigmosensibles de fijación, como zarcillos y pecíolos prensiles, son exclusivas de las plantas trepadoras y algunas especies con ancestros trepadores (Fig. 2). *Clematis flammula* L. (Ranunculaceae), es un arbusto psamófilo con pecíolos prensiles que se fijan a sus propias ramas y conforman una red de tallos que lo mantienen fijo a las dunas y por encima del nivel de arena (Isnard et al., 2003). En este sentido, la presencia de zarcillos, pecíolos prensiles u otras estructuras análogas, no es condición suficiente para asignar un tipo biológico trepador, si bien es un fuerte indicio a favor.

La *tigmopercepción* no requiere de ninguna estructura morfológica peculiar, dado que la traducción de un estímulo mecánico (deformación de la pared celular por contacto con un sólido) en una señal intracelular (gradiente de potencial agua asociado a la despolarización de la membrana), es mediada por el citoesqueleto, en especial, por los microtúbulos (Engelberth, 2003).

Los zarcillos son tigmosensibles en su parte media y distal, en tanto que la parte basal es insensible al contacto. Esta diferencia de sensibilidad se corresponde con diferencias anatómicas (Lisk, 1924). Los zarcillos enroscantes presentan un anillo subepidérmico continuo o discontinuo de colénquima, con fibras gelatinosas. Este tejido se esclerosa junto con el parénquima medular luego de la fijación al soporte. Entre las bandas de colénquima se desarrolla un parénquima que es compacto en la parte basal del zarcillo, en tanto que en las partes sensibles está formado de células grandes desordenadas y con grandes espacios intercelulares conectados con los estomas. Este tejido es denominado *vibrógeno*, ya que se considera que allí es donde se producen los cambios que derivan en los movimientos de circumnutación. Estas bandas de colénquima se ordenan de forma tal que confieren al órgano una estructura dosrsiventral en las zonas medias y distales, en tanto que adquiere simetría radial en la parte basal donde es insensible (Penhallow, 1886; Muller, 1887; Worgitzky,

1887; Brush, 1912; Putz & Holbrook, 1991). Estos patrones son buenos indicadores anatómicos de la sensibilidad al contacto del órgano y potencialmente pueden conservarse en carbonizaciones (Behrensmeyer et al., 2000; Briggs, 2003) y otras preservaciones anatómicas, sin embargo, hasta la fecha no hay registro fósil confirmado de estas estructuras.

Las epidermis tigmosensibles de los zarcillos suelen presentar células más pequeñas pero más profundas y menos cutinizadas que las del resto de la planta. Es común que presenten el citoplasma denso, en especial, en el cara externa de la célula, sobre la cual suelen ubicarse punteaduras a través de las cuales protruye el citoplasma (punteaduras evertidas). Algunas especies, en especial entre las Cucurbitaceae y Passifloraceae, presentan papilas formadas por repliegues de la pared externa, o bien repliegues de la cutícula asociados con las bandas colenquimáticas subepidérmicas (Haberlandt 1901; Lisk 1924; Putz & Holbrook, 1991; Sitte, 1994). La presencia de una o más de estas características epidérmicas puede ser indicador de tigmotropismo, aunque su ausencia no implica que la estructura sea insensible al contacto. Por ejemplo, las papilas cuticulares de los zarcillos foliares de *Lescuropteris genuina*† (Grand'Eury) Remy & Remy (Trigonocarpaceae) del Carbonífero de Francia (Krings & Kerp, 1997) que pueden ser interpretadas como simples papilas pero también son compatibles con las marcas de la presencia de punteaduras evertidas.

Si bien la preservación de las cutículas, que potencialmente podrían conservar indicadores morfológicos de la tigmopercepción de una estructura, depende de múltiples factores, por regla general se preservan con gran frecuencia en los depósitos de grano fino, en especial en los depósitos lacustres y deltaicos ricos en materia orgánica, aunque son una porción minoritaria en los carbones y lutitas carbonosas (Mösle et al., 1998; Briggs, 1999) y, por lo tanto, estos depósitos serían una buena fuente de información.

Existe escaso registro fósil de zarcillos, todos corresponden a órganos aislados o bien pequeños segmentos de tallo con pocas hojas y la mayoría entre las pteridospermas. Zarcillos probablemente enroscantes foliares derivados de las pinnas terminales fueron registrados en *Lescuropteris genuina*† (Trigonocarpaceae) del Carbonífero de Francia (Fig. 2E) (Krings & Kerp, 1997). *Dicksonites*

*pluckenettii*† (Sternberg) Sterzel (Callistophytaceae) del Pérmico de Alemania presentaba los extremos de las frondes enroscantes de (Krings et al., 2003). Asimismo se registraron zarcillos con discos adhesivos de *Blanziopteris praedentata*† (Gothan) Krings & Kerp (Medullosales?) del Carbonífero de Francia (Fig. 2B, C) (Krings & Kerp, 1999). A pesar de ser el grupo mejor conocido a través de sus representantes vivos, solo hay un registro de angiospermas con zarcillo enroscante en *Vicia* sp. (Fabaceae) del Eoceno de EEUU (MacGinitie, 1953).

La mayoría de las trepadoras actuales (entre 42% y 75% de las especies según los elencos florísticos) presentan *vástagos volubles* (Gentry, 1991; Gallagher & Leishman, 2012), es decir, ejes que crecen en torno al soporte mediante movimientos de circumnutación (Fig. 4B). La interacción entre el crecimiento del eje voluble y del tallo de la planta soporte genera leño de reacción (Fig. 4D) y marcas espirales externas por estrangulamiento (Fig. 4F) (Lutz, 1943; Harris, 1969, 1973; Lim, 1996; Isnard & Silk, 2009). Por lo tanto, sería esperable que sea común en el registro fósil de trepadoras.

Por el contrario, solo se cuenta con dos registros de ejes volubles confirmados. El más antiguo corresponde a un tallo de 2,5 cm de diámetro de *Cladoxylon tanaiticum*† (Cladoxylaceae) en espiral en torno a un tallo de alrededor de 15 cm de diámetro no identificado en el Devónico tardío de Ucrania (Snigirevsky, 1992).

El registro más joven, del Mioceno de China, consiste en dos ejes carbonizados, sin cutículas ni órganos laterales, en espiral. Los restos fueron asignados a *Plantae incertae sedis*, aunque la enorme mayoría de los macrorrestos del mismo yacimiento corresponden a angiospermas, entre ellos los géneros trepadores volubles *Wisteria*, *Pueraria* y *Lonicera*. Los autores plantean que pudo haber sido tanto un eje voluble sobre una planta erecta como dos ejes de la misma planta creciendo uno en torno al otro (Fig. 4E) (Wang et al., 2013), de forma similar a muchas trepadoras actuales (Fig. 4C). Otra posibilidad, aunque menos probable, es que estos ejes representen ramas tortuosas similares a las que presentan especies como *Salix humboldtiana* (Salicaceae) (Fig. 4A).

Un eje afín a una Filicales *incertae sedis* conservada en forma espiral en torno a un posible miembro autosoportado de Calistophitales en el Pérmico de China es considerado por los autores como un eje voluble (Zhou et al., 2019). Aún no existen identificación taxonómica ni organografía firmes, y los autores sugieren que el eje voluble sería el pecíolo de la hoja. En ese caso no se ajustaría a la definición de *voluble* ya que este hace referencia al crecimiento en espiral del vástago en su conjunto. Este caso, que corresponde a la fronde, sería un nuevo mecanismo de ascenso.

Por otro lado, solo hay un registro confirmado de vástago voluble a través de las marcas espirales típicas producidas en un tallo de *Sigillaria* † (Lepidodendraceae) del Carbonífero de Polonia pero no se conserva registro del cuerpo de la trepadora (Krings et al., 2003). Para el Mioceno de Kenia se reportó tanto marcas de tallos volubles en varios ejemplares de plantas erectas (soportes) así como segmentos cortos de tallos volubles preservados en torno al soporte (Collinson et al., 2009). Sin embargo Collinson y colaboradores (2009) no presentan descripciones de estos materiales, los cuales son referidos como “twinning axis” (ejes volubles) en la tabla de ejemplares, ni fotos que permitan mayor análisis, por lo que se lo considera un caso conflictivo. Marcas espirales semejantes a las de ejes volubles son producidas por el colapso de la estela en licópoidas arbóreas (Fig. 4G) (Gradzinski & Doktor 1995; DiMichele, & Falcon-Lang, 2011). A pesar de ser el mecanismo de ascenso más común entre las trepadoras actuales y que el estado actual del conocimiento no permite establecer sesgos en contra de su preservación, solo tenemos registro confirmado de que los tallos volubles ya existían desde el Carbonífero aunque no se pueda asignar a ningún taxón específico (Krings et al., 2003).

Las *raíces adventicias* son comunes, no solo en las trepadoras sino también en otros tipos biológicos, como epífitas y rastreras, con los cuales las trepadoras comparten diversos rasgos morfológicos y, en ocasiones, sus modos de vida se solapan (Fig. 1) (Du Rietz, 1931; Cabanillas & Hurrell, 2012). Es por esa razón que su presencia en una planta fósil debe ser usada como criterio de reconstrucción con cautela. En un ejemplar de Lindsaeaceae *incertae sedis* del Cretácico de EEUU se registró la presencia de raíces adventicias en posición de vida fijas al tronco de un árbol (Schneider

& Kenrick, 2001). En otros casos, la sola presencia de raíces adventicias fue utilizada como evidencia del hábito trepador como en *Ankyropteris brongniartii*† (Renault) Mickle (Filicales) del Pérmico de Francia (Mickle, 1980); o *Callistophyton poroxyloides*† Delevoryas and Morgan (Callistophytaceae) del Carbonífero de Francia y EEUU, especie en la cual se observaron las raíces en los nudos y esto fue interpretado como evidencia del modo de vida trepador (arbusto apoyante) aunque también podría ser un eje rastrero, ya sea una planta trepadora, rastrera u otra forma de vida (Rothwell, 1975).

Las raíces cumplen funciones de anclaje (al soporte o al suelo) y/o de absorción, que pueden ser llevadas a cabo por uno o varios tipos funcionales de raíces. Por ejemplo, *Cissus verticillata* (L.) Nicolson & C.E. Jarvis (Vitaceae) tiene dos tipos de raíces de absorción: primarias y adventicias en los tallos epiclinos. Por su parte, *Hedera helix* L. (Araliaceae) presenta raíces primarias de absorción y epigeas de fijación. En las trepadoras de la familia Araceae, las raíces de absorción presentan menos esclerenquima que las raíces de fijación, o incluso está ausente (French, 1987; Carlquist, 1991), si este patrón se confirma en otras familias podría ser empleado como criterio morfológico de diferenciación funcional en las reconstrucciones.

Las *fibras gelatinosas*, o *fibras G*, están presentes en los órganos sometidos a estrés mecánico, como tallos leñosos inclinados (leño de reacción), raíces contráctiles, zarcillos y tallos volubles. Estas fibras se caracterizan por el alto contenido de pectinas mucilaginosas y proteínas de arabinogalactanos en la capa más interna de la pared secundaria. Estos componentes se contraen por desecación durante la maduración del elemento, luego del cese de la elongación del órgano. En estas fibras la capa S3 recibe el nombre de *capa G*. La tensión generada entre la capa G y la S2 se transmite al órgano y provoca su curvamiento. La presencia de fibras G es un indicador anatómico de que el órgano sufrió estrés mecánico. En todos los órganos, las fibras G presentan la misma morfología, si bien su distribución es variable (Bowling & Vaughn, 2009; Isnard & Silk, 2009). Por lo tanto, se propone su uso para generar reconstrucciones de segundo orden con una validez relativamente elevada.

El *leño de reacción* de árboles y arbustos presenta fibras que alcanzan su máximo espesor de capa G tempranamente, mientras que en las trepadoras lo alcanza de forma tardía (Tomlinson, 2003;

Bowling & Vaughn, 2009). Esta diferencia en la maduración puede ser utilizada como marcador anatómico para separar plantas trepadoras de plantas erectas, siempre que se cuente con excelente preservación anatómica de diferentes estados ontogenéticos.

En los *ejes volubles*, las fibras G forman un cilindro continuo en la periferia una vez que el eje está fijo al soporte. En los *zarcillos enroscantes* forman una banda del lado cóncavo, si son capaces de doblarse en un solo sentido; o bien, forman un anillo continuo o discontinuo que rodea la estela, si son capaces de torcerse en todas direcciones. En los *zarcillos adhesivos*, que rematan en almohadillas adherentes, se enroscan sobre sí mismos una vez fijados al soporte, las fibras gelatinosas forman una columna central. En los tallos de trepadoras con raíces de fijación y en las plantas apoyantes las fibras G están ausentes (Bowling & Vaughn, 2009). Hasta la fecha no se tiene información acerca de la distribución de fibras G en raíces de fijación, ni en zarcillos uncinados (con extremos en forma de garfio, que se curvan), ni en tallos de las plantas con zarcillos. La distribución y ontogenia de las fibras G es un buen indicador de la relación eje epiclino-soporte y de la naturaleza de dicha relación (mecanismo de ascenso implicado). Por lo tanto, se propone su uso para generar reconstrucciones de segundo orden con una validez relativamente elevada.

*Leclercqia uncinata*† Xu, Berry, Wang et Marshall (Lycopsida) del Devónico medio de China, presenta una densa red de ejes entretreídos a la cual colaboran las hojas muy divididas (Xu et al., 2011). Los autores sostienen que esta red pudo “atrapar apéndices vegetales” de modo tal que pudo configurar un mecanismo de ascenso. La presencia de ejes dicotomizantes pequeños y fértiles de plantas más grandes que pudieron ser soportes (como *Compsocradus*, cuya especie tipo tiene ejes de 2 a 6 mm de ancho) aislados en el yacimiento, contrasta con la mayoría de éstos, que se encuentran enredados los ejes de *L. uncinata*†. Los autores delaminaron una de estas rocas fosilíferas y comprobaron que los ejes de plantas erectas estaban inmersos en una red de ejes de *L. uncinata*† (Xu et al., 2011). El mecanismo de ascenso de *L. uncinata*† es comparable al de *Ephedra tweediana* (Ephedraceae) (Cabanillas et al., 2014) (ver Fig. 3A, B del Capítulo 3 y Fig. 1e de Xu et al., 2011).

Las *estructuras punzantes*, como espinas, aguijones y pelos duros, pueden cumplir diversas funciones: defensa contra los herbívoros, reducción de la superficie de evaporación, anclaje al soporte, entre otras (Menninger, 1970; Metcalfe & Chalk, 1983). Por lo tanto, no se recomienda utilizar la mera presencia de estas estructuras como criterio de reconstrucción. Por otro lado, su distribución (por ejemplo, exclusivamente en la cara abaxial) o su orientación preferencial (por ejemplo, en forma de garfio apuntando hacia el ápice en la cara adaxial, o bien retrorsos en la cara abaxial o en ambas caras) (Bauer et al., 2011), podrían ser un buen indicador de su rol en la fijación al soporte. Este criterio fue aplicado a la reconstrucción del tipo biológico trepador de *Karinopteris* sp.† (Mariopteridaceae) del Carbonífero de EEUU, que presenta aguijones foliares retrorsos en la cara abaxial en el extremo de las pinnas (Krings et al., 2003); o *Sphenophyllum oblongifolium*† (Germar and Kaulfuss) Unger (Sphenophyllaceae) del Pérmico de China que presenta los extremos de las frondes más delgados rematados en ganchos recurvados rígidos (Stevens & Hilton, 2009). Los aguijones tienen orientación retrorsa sin importar el tipo biológico en el que estén presentes (Metcalfe & Chalk, 1983). Sin embargo, se han sido utilizado como evidencia del tipo biológico trepador en varios fósiles, por ejemplo en *Aculeovinea yunguiensis*† Li & D.W. Taylor (Gigantopteridaceae) del Pérmico de China, que presenta aguijones (Fig. 2G) (Li & Taylor, 1998); o *Dicranopteris hantonensis*† (Wanklyn) Holttum (Filicales) del Eoceno de Inglaterra que presenta aguijones en las ramas y tallos (Collison, 2001).

En el género fósil *Leclercqia uncinata*† (Lycopsida) los ápices de la sección central de algunas hojas se encuentra recurvados en un ángulo compatible con el diámetro de los ejes que la acompañan en la roca (Xu et al., 2011). De forma similar, en algunas trepadoras actuales se presentan estructuras similares que colaboran en la fijación al soporte pero no responden al contacto. Ejemplos de estos mecanismos de ascenso no especializados se presentan por ejemplo en el extremo de la hoja en *Melica sarmentosa* Ness (Poaceae) (Cabanillas & Hurrell, 2012) y en el ápice de los vastagos epiclinos en *Ephedra tweediana* (Cabanillas et al., 2014).

Los nudos engrosados, las hojas y ramas opuestas, en especial, cuando se desarrollan en entrenudos cortos, las verrugas, los apéndices punzantes (pelos duros, espinas y aguijones) y las cortezas rugosas son rasgos que aumentan la fricción de los vástagos epiclinos contra su soporte, aunque no establecen una relación estrecha con el mismo, por lo que son considerados mecanismos de ascenso no especializados (Cabanillas & Hurrell, 2012), si bien están presentes en plantas con diversos modos de vida. Una función similar puede ser asignada al gran tamaño de las bases foliares respecto al diámetro del tallo y, por lo tanto, puede ser considerado como un mecanismo de ascenso no especializado más. En este sentido, ha sido usado como criterio de reconstrucción para *Lyginopteris royalii*† Tomescu, Rothwell *et* Mapes del Carbonífero inferior de EEUU (Tomescu *et al.*, 2001) y *Sphenopteris mississippiana*† White del Carbonífero de EEUU (Dunn *et al.*, 2006).

**2 B ■ Heterofilia.** Las condiciones de temperatura e iluminación contrastantes a las que están sometidas las diferentes partes de las trepadoras, en especial aquellas de gran porte, favorecen el polimorfismo de las hojas normales o *heterofilia*. En los niveles más altos del canopy, las altas temperaturas y la escasa a nula humedad atmosférica favorecen el desarrollo de hojas pequeñas, en especial, si hay déficit hídrico. En niveles algo más bajos, las menores tasas de evaporación y calor favorecen las hojas grandes. A medida que los niveles de luz decaen, las hojas tienden a ubicarse de forma horizontal y a desarrollar pecíolos largos que interceptan la mayor cantidad de luz posible y evitan el sombreado, al tiempo que su tamaño se reduce. En los niveles más sombríos, las hojas tienden a ser pequeñas, con pecíolos cortos y de posición vertical, que atrapa la escasa luz que llega a esos niveles (Givnish & Vermeij, 1976). Esta variación característica en la forma de las hojas podría ser utilizada como criterio de reconstrucción, si bien requiere de ejemplares grandes y bien conservados. Solo se ha utilizado como criterio de reconstrucción en dos especies del género *Sphenophyllum* donde el análisis de gran cantidad de hojas permitió reconstruir su variación a lo largo de la planta: *S. oblongifolium*† (Sphenophyllaceae) del Carbonífero de Francia (Charbonnier *et al.*, 2008) y *S. costae*† (Sphenophyllaceae) del Carbonífero de Portugal (Zodrow, 1989).



No obstante, también la heterofilia se desarrolla en diversas condiciones no relacionadas directamente con un tipo biológico en particular, como la ontogenia, la disponibilidad de luz, la posición de las hojas en la planta, las plantas circundantes, entre otras (Lee & Richards, 1991; Krings & Kerp, 2000; Krings et al., 2003; Gianoli & Carrasco-Urra, 2014). Por ende, puede resultar un carácter de difícil interpretación funcional en fósiles.

**2 C ■ Anatomía caulinar.** La diferenciación de un sistema vascular precedió en la evolución a la diferenciación organológica de las plantas terrestres (Ragni & Greb, 2018). Los primeros tejidos vasculares secundarios datan de *circa* 407 MA, del Devónico Temprano de Francia (*Armoricaphyton chateaupannense*† Strullu-Derrien, Euphylllophytina *incertae sedis*) y se considera que su función exclusiva fue el transporte de sustancias. Sin embargo, estos fósiles no conservan información sobre la presencia o ausencia de floema secundario y por lo tanto no es posible asumir que este meristema sea homólogo al cámbium vascular de las lignofitas (Strullu-Derrien et al., 2014). Varias otras eufilofitas basales del Devónico Temprano, solo algunos millones de años más jóvenes que *A. chateaupannense*†, tampoco presentan restos de floema secundario. Este hecho puede responder a dos situaciones, por un lado pudo haber un cámbium bifacial pero no se preservó el floema (como se considera en el caso de *Franhueberia gerriennei*† Hoffman et Tomescu -Hoffman & Tomescu, 2013), o bien el cámbium era unifacial (como en *Perplexa praestigiis*† Pfeiler et Tomescu –Pfeiler, 2020). En el Devónico tardío ya existen registros de un cámbium vascular propiamente dicho en *Callixylon*† (Archeopteridaceae, Lygnophyta). Este meristema probablemente sea homólogo al cámbium actual ya que todas las eufilofitas comparten la misma red de señalización en la diferenciación de los tejidos vasculares y los genes asociados a la síntesis de la pared y al desarrollo de los meristemas igualmente sobre-representados, incluso entre las monocotiledóneas que desarrollan meristemas vasculares *de novo* (Baucher et al., 2007; Ragni & Greb, 2018). En este sentido se considera que los patrones establecidos para las trepadoras actuales son comparables a los reconocidos en las lignofitas fósiles ya que los procesos que los generan son comparables.

Los tallos de las trepadoras actuales presentan diversos rasgos anatómicos en común, aunque ninguno es exclusivo del tipo biológico, conocido como *síndrome vascular lianescente* (Westermeier & Ambrohn, 1881; Schenck, 1893; Haberlandt, 1914; Wyka et al., 2013; Angyalossy et al., 2015). Estos rasgos se asocian fuertemente con los problemas que enfrentan las trepadoras por su mismo modo de crecimiento (Carlquist, 1985, 1991; Bamber & ter Welle, 1994).

Algunos de los rasgos están asociados a la flexibilidad del vástago adulto, durante la etapa epiclina, como la abundancia de fibras gelatinosas (Bowling & Vaughn, 2009), la abundancia de parénquima poco lignificado radial y axial, fibras de paredes delgadas a intermedias, el xilema secundario o el tallo de contorno aplanado, lobulado, surcado, costillado o irregular y la alternancia de tejidos duros y blandos producido por algunas variantes cambiales (Floema intraxilemático; Múltiples ciclos de tejidos vasculares; o Tejidos vasculares dispersos por parénquima de dilatación) (Bhambie, 1971; Metcalfe, 1983; Caballé, 1993; Carlquist, 2007; Angyalossy et al., 2012, 2015).

Asimismo ejes trepadores (epiclinos) suelen presentar una primera etapa erecta, ya sea la plántula, rebrotes o los ejes buscadores, que se asocia con la presencia de anillos o bandas discontinuas de colénquima o esclerénquima en los tejidos corticales, un primer xilema secundario compacto y denso (Schenck, 1893; Carlquist, 1991; Wyka et al., 2013; Angyalossy et al., 2015). Estas etapas de vida se reflejan en un xilema secundario diferenciado en dos zonas: interna, también llamada axial o juvenil (caracterizado por la gran cantidad de fibras, vasos de pequeño calibre en anillos o franjas radiales, y la ausencia de parénquima axial) y externa, también llamada periaxial o adulta (de rasgos variados según el grupo, en general presentan dimorfismo vascular marcado, abundante parénquima y fibras más delgadas que en la etapa anterior) (Schenck, 1893; Obaton, 1960; Carlquist, 1991; Angyalossy et al., 2015).

Los sistemas vasculares de las trepadoras transportan gran cantidad de sustancias (agua y solutos y fotosintatos) a grandes distancias a través de tallos muy angostos y, en consonancia, presentan rasgos asociados a una gran eficiencia hidráulica (Schenck, 1893; Haberlandt, 1914; Carlquist, 1985, 1988, 1991; Ewers et al., 1990; Tiree et al., 1994; Isnard & Silk, 2009). Por ejemplo,

traqueidas de gran calibre (valor máximo: 200  $\mu\text{m}$ ) y largas (valor máximo: 4 cm) en especies homoxiladas; poca cantidad vasos de gran calibre (por lo general mayores a 100  $\mu\text{m}$ ; valor máximo confirmado: 500  $\mu\text{m}$ ) y longitud (valor promedio: 0,38 m; valor máximo: 7,73 m) en el xilema secundario o en el metaxilema en las plantas que no desarrollan tejidos secundarios de conducción (de diámetros comparables a los vasos del xilema secundario) y floema secundario con tubos cribosos de gran calibre y placas cribosas simples (Obaton, 1960; Metcalfe, 1983; Ewers et al., 1990; Carlquist, 1991; Martins et al., 2013; Rossell & Olson, 2014; Angyalossy et al., 2015; Hesse et al., 2016).

Los sistemas vasculares de alta eficiencia son a su vez muy vulnerables a fallar debido a la producción de embolias (ver sección Índices hidráulicos en este capítulo) (Schenck, 1893; Haberlandt, 1914; Carlquist, 1988, 1991; Tiree et al., 1994; Isnard & Silk, 2009). Sin embargo las trepadoras presentan alta seguridad vascular asociada a la presencia de numerosos vasos de muy pequeño calibre, que alcanzan los diámetros comparables a las fibras (valor mínimo: 6,3  $\mu\text{m}$ ), y grandes cantidades de traqueidas vasculares (como tejido de fondo) o vasicéntricas en especies heteroxiladas (Carlquist, 1985, 1991; Angyalossy et al., 2015). El parénquima asociado a los vasos juega un rol en la seguridad hídrica ya que suele presentar gran cantidad de almidón y participa activamente en la recomposición de la columna de agua luego de la embolia (Obaton, 1960; Metcalfe, 1983; Carlquist, 1991; Isnard & Silk, 2009; Angyalossy et al., 2015). Se considera que otro rasgo que podría otorgar seguridad en el transporte al funcionar como un puente entre los vasos, en especial en caso de embolia, son los elementos perforados del radio (Angyalossy et al., 2012, 2015).

La combinación de estos dos rasgos se refleja en xilemas secundarios donde coexisten elementos de vaso de dos clases diamétricas en leños de porosidad difusa, que no está necesariamente asociada a una distribución bimodal de los diámetros, llamado *dimorfismo vascular* (Schenck, 1893; Haberlandt, 1914; Carlquist, 1991; Isnard & Silk, 2009; Wyka et al., 2013; Angyalossy et al., 2012, 2015).

En las especies que no presentan crecimiento secundario estas altas conducción y seguridad hídrica en vástagos delgados se refleja en la diferenciación del tallo en una zona central con una densa

concentración de haces vasculares con vainas muy lignificadas; y una zona periférica con escasos haces poco lignificados (Carlquist, 1991; Rowe et al., 2004; Martins et al., 2013; Hesse et al., 2016).

Los tallos delgados de las trepadoras producen escasas cantidades de tejidos vasculares por lo que su rol en la conducción de sustancias se prolonga por más tiempo que en otros tipos biológicos y rara vez forman duramen (Schenck, 1893; Carlquist, 1991). La prolongada vida de los tejidos vasculares así como la gran cantidad de parénquima hace a los tallos de trepadoras muy susceptibles al daño, ya sea mecánico como consecuencia de las fuerzas a las que son sometidos, como debido al ataque de herbívoros y perforadores (Schenck, 1893; Haberlandt, 1914; Carlquist, 1991; Isnard & Silk, 2009). En este sentido, se ha demostrado que la presencia de gran cantidad de parénquima poco lignificado se asocia a la reparación del daño, ya que suele presentar sustancias de reserva que se utilizan durante la diferenciación del parénquima en nuevos tejidos que reparen el daño (Dobbins & Fisher, 1986; Busch et al., 2010). A su vez, la repetición y compartimentarización de los tejidos vasculares (redundancia vascular) es otro rasgo asociado a la protección de los tejidos conductores ya que permite que el daño se mantenga sectorizado y no interrumpa por completo la conducción de sustancias, por ejemplo los tallos con floema intraxilemático; múltiples ciclos de tejidos vasculares; o tejidos vasculares dispersos por parénquima de dilatación (Schenck, 1893; Obaton, 1960; Bhambie, 1971; Carlquist, 1991, 2007; Caballé, 1993; Bamber & ter Welle, 1994; Isnard & Silk, 2009; Angyalossy et al., 2012, 2015).

En al menos un estudio en un bosque tropical seco con marcada estacionalidad de Costa Rica, los valores promedio y máximo del diámetro de los vasos, así como su densidad es menor en las siete lianas estudiadas que en los once árboles caducifolios, aunque mayor que los tres árboles perennifolios (Werden *et al.*, 2017). Este caso, que contradice la tendencia general, representa un compromiso funcional alternativo de trepadoras con vasos angostos y, por lo tanto, con bajas conductividades hidráulicas.

Las monocotiledóneas trepadoras actuales representan otro modelo anatómico que puede ser punto de partida para la reconstrucción de trepadoras fósiles sin crecimiento secundario. Los

meristemas secundarios están ausentes, o bien solo están activos por un lapso corto, como en las palmeras. La integridad del tallo es fundamentalmente importante en estas plantas, ya que los tejidos dañados no pueden ser reemplazados por otros nuevos (Hesse et al., 2016). Los haces vasculares están formados por xilema y floema primarios rodeados de una vaina de tejido mecánico (colénquima o esclerénquima) embebidos en una matriz de parénquima (Carlquist, 1991; Rowe et al., 2004). Algunas de las monocotiledóneas trepadoras presentan una organización anatómica general indiferenciable de la de sus parientes autosoportados, por ejemplo, *Flagellaria indica* L. (Flagellariaceae) o *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Arecaceae). Estas plantas, al igual que sus parientes erectos, presentan un sector periférico donde los haces vasculares, con vainas de fibras de paredes gruesas, son numerosos y se desarrollan de forma muy apretada. La zona central del tallo presenta haces vasculares con vainas poco desarrolladas y menos lignificadas, dispersas en una matriz de parénquima. En el caso de la familia Arecaceae, excepto el género *Calamus*, las bases foliares persistentes son rígidas y aportan buena parte del sostén mecánico del tallo. Aquellas especies donde las bases foliares persistentes son blandas y no aportan sostén mecánico, como *Calamus tetradactylus* Hance (Arecaceae), presentan el patrón anatómico inverso, donde la zona central presenta numerosos haces vasculares con vainas de fibras de paredes gruesas y la zona periférica haces dispersos con vainas poco desarrolladas y menos lignificadas (Rowe et al., 2004; Hesse et al., 2016).

Los diferentes rasgos del síndrome vascular lianescente se han usado en diferentes reconstrucciones, en especial los rasgos más difundidos entre las trepadoras actuales, como la redundancia de tejidos de conducción, la presencia de vasos de gran calibre, el dimorfismo vascular y la abundancia de parénquima tanto axial como radial.

La redundancia de tejidos secundarios de conducción, en especial asociada a las variantes cambiales (=crecimiento secundario anómalo), ha sido utilizada como criterio de reconstrucción por ejemplo en los tallos con cámbiums sucesivos y disectos asociados a la dilatación del parénquima de *Rhexoxylon tetrapteroides*† Walton (Medullosales) del Triásico de Sudáfrica (Walton, 1924) o *R.*

*piatnitzkyi*† Archangelsky & Brett (Medullosales) del Triásico de Argentina (Archangelsky & Brett, 1961); o los múltiples ciclos de tejidos vasculares en *Anamirta pfeifferi*† Bonde (Menispermaceae) del Cretácico de India (Bonde, 1997) (Fig. 3F, G); o los tejidos vasculares dispersos por parénquima de dilatación se utilizó por ejemplo en la reconstrucción de *Vasovinea tianii*† Li & Taylor (Gigantopteridaceae) del Pérmico de China (Li & Taylor, 1999) (Fig. 3C, D). Incluso se utilizó la redundancia de tejidos vasculares primarios en las actinostelas lobuladas, consideradas anómalas, de *Ankyropteris brongniartii*† (Zigopteridea incertae sedis) del Pérmico de Francia (Mickle, 1980).

La presencia de vasos de gran calibre se ha usado como evidencia del tipo biológico trepador por ejemplo en *Vasovinea tainii*† (Gigantopteridaceae) (Li & Taylor, 1999); o bien *Vitaceoxylon tiffneyi*† Wheeler & LaPasha (Vitaceae) del Eoceno de EEUU (Wheeler & LaPasha, 1994). La presencia de vasos en linajes de leños homoxilados se ha usado como evidencia de la alta conducción hídrica asociado al tipo biológico trepador en *Stachypteris psammitica*† Gordenko (Schizaceae) (Gordenko, 2008) (Fig. 3K).

Asimismo, se utilizó la presencia de vasos de gran calibre abundantes en combinación con vasos de pequeño calibre en leños de porosidad difusa (=dimorfismo vascular) en *Anamirta pfeifferi*† (Menispermaceae) (Bonde, 1997) (Fig. 3G) y en *Caesalpinioxylon faurei*† Koeniguer (Fabaceae) del Neógeno-Cuaternario de Chad y Etiopía (Chavaillon & Koeniguer, 1970; Koeniguer, 1973) (Fig. 3H).

La abundancia de parénquima axial se utilizó por ejemplo en las reconstrucciones de *Heterangium duchartrei*† Renault (Lyginopteridaceae) del Pérmico de Francia (Taylor & Millay, 1981); *Amosioxylon australis*† (Medullosales) del Carbónífero de Argentina (Césari et al., 2005); y *Caesalpinioxylon faurei*† (Fabaceae) (Koeniguer, 1973) (Fig. 3H)

La abundancia de radial está representada por la presencia de radios anchos que algunos autores consideran una variante cambial cuando están especialmente desarrollados en los sectores interfasciculares y que pueden llegar a dividir a los tejidos vasculares en placas (Schenk, 1892, para una discusión detallada ver Discusión y conclusiones del Capítulo 5). Este rasgo fue usado como criterio de reconstrucción en *Ranunculodendron anzoteguiiae*† Lutz & Martínez (Ranunculales) del

Mioceno de Argentina (Lutz & Martinez, 2007) (Fig. 3A) o en *Heterangium americanum*† Andrews (Lyginopteridaceae) del Carbonífero de EEUU (Taylor & Millay, 1981) (Fig. 3B).

La concurrencia de ambos tipos de parénquima se utilizó en este mismo sentido en la reconstrucción de *Vitaceoxylon carlquistii*† Wheeler & LaPasha (Vitaceae) del Eoceno de EEUU (Wheeler & LaPasha, 1994) (Fig. 3J).

En este sentido, no existe una relación unívoca entre ningún rasgo anatómico analizado y el tipo biológico trepador. Por lo tanto, la mera presencia de uno de estos rasgos no debería considerarse un criterio de reconstrucción robusto. Sin embargo, la concurrencia de varios de estos caracteres es un buen indicio de este modo de vida, en particular, si se toman de forma comparada con taxones afines autosoportados.

**2 D ■ Proporciones del vástago.** Las trepadoras pueden pasar por tres etapas: juvenil erecta, adulta epiclina y adulta erecta. En su *etapa juvenil* presentan tallos de densidad, biomasa y propiedades mecánicas similares a las de los árboles; aunque, en promedio, son dos veces más largos. Durante la *etapa epiclina*, los tallos son más alargados aún y superan el peso crítico (valor máximo que puede alcanzar un vástago antes de colapsar bajo su propio peso); es decir, se vuelven incapaces de sostenerse erguidos por sí mismos. La transición del período erecto al epiclino implica cambios sustanciales en la anatomía (el cámbium comienza a producir xilema secundario externo) y, por lo tanto, en las propiedades mecánicas del leño. Las propiedades mecánicas de una estructura dependen de la distribución de sus materiales y de su tamaño. Así, el aumento de diámetro por incorporación del mismo tipo de material en la etapa epiclina, llega al punto de producir una estructura autosoportada (etapa adulta erecta). Estas alometrías son propias del modo de vida y permiten distinguir entre plantas leñosas erectas y trepadoras (Putz, 1982; Caballé, 1993; Selaya & Anten, 2008; Isnard & Silk, 2009).

Las Angiospermas no-autosoportadas (trepadoras y rastreras) presentan un diámetro mucho menor en comparación al largo total del eje, que las Angiospermas erectas (Selaya & Anten, 2008). Esta proporción fue utilizada como criterio de reconstrucción por ejemplo en *Lepidopteris ottonis*† (Peltaspermaceae) del Triásico-Jurásico de Groenlandia (McElwain et al., 2007), en *Rhetinangium arberi*† Gordon (Lyginopteridaceae) del Carbonífero de EEUU (Dunn, 2004) o en *Neuropteris attenuata*† Lindley et W. Hutton (*Medullosales incertae sedis*) del Carbonífero de Alemania (Krings & Kerp, 2006).

La longitud de un eje es proporcional a la variación del diámetro de vasos a lo largo del mismo. La longitud total del eje en cualquier planta puede ser calculada en base a los diámetros promedio de los vasos en dos secciones de un mismo eje. Estos promedios permitirían calcular la tasa de aumento de diámetro de los vasos, y esta sería igual al largo del eje elevado a una potencia de 0,20-0,22 (Anfodillo et al., 2013; Rossell & Olson, 2014). De estas relaciones sería posible obtener una buena estimación del largo del eje, compararlo con el diámetro y sobre esta base establecer si el eje corresponde a una planta autosoportada o no-autosoportada. Según Rossell y Olson (2014) estas relaciones presentan una señal filogenética muy débil, es decir, que la posición taxonómica de una planta no influye o lo hace muy poco. Por lo cual es probable que sean aplicables a taxones extintos y por eso se propone su uso como criterio de distinción entre las Angiospermas autosoportadas y las no-autosoportadas fósiles. Este mismo criterio podría aplicarse a otros taxones fósiles, siempre y cuando se confirmara este patrón en los otros taxones y estudios, ya que los datos presentados anexos al trabajo original muestran que muchas muestras adolecen de la falta de uno de los dos parámetros relacionados: diámetro y longitud del tallo (Ver información anexa a Rossell & Olson, 2014).

Esta relación entre el diámetro del tallo y el calibre de los vasos fue aplicado a la reconstrucción a través de un método estadístico de regresión logística (Jud et al., 2017, 2021). Este método clasificó los ejes fósiles como trepadores o autosoportados con base en el diámetro máximo del vaso y el diámetro del cilindro leñoso central. El modelo se calibró utilizando un conjunto de datos de 71 muestras obtenidas de Ewers et al. (1990), y reconstruyó el hábito de 22 ejes fósiles con cilindros



leñosos de más de 5 mm de diámetro del Mioceno de Panamá, entre ellos *Rourea blatta* Jud et Nelson (Connaraceae) (Jud & Nelson, 2017) y *Ampelorrhiza heteroxylon* (Sapindaceae) (Jud et al., 2021).

Las trepadoras desarrollan sistemas de vástagos epiclinos y rastreros que pueden incluir *ejes buscadores* y *ejes asimiladores* (Ichihashi et al., 2009). Estas diferentes estrategias de ocupación del espacio son propias de esta forma de vida (Putz & Holbrook, 1991; Dubuisson et al., 2003; Ichihashi et al., 2009). La relación entre el diámetro y la longitud del entrenudo puede variar mucho, incluso, presentar relaciones propias de otros tipos biológicos. Por lo tanto, se propone el uso de la relación diámetro-longitud del entrenudo y el grado de despliegue de las hojas como indicadores de la estrategia de crecimiento de ejes individuales. Si bien puede ser difícil establecer estas relaciones a partir del registro fósil debido a su naturaleza fragmentaria, un criterio similar se ha logrado aplicar a la reconstrucción de *Kaplanopteris clavata*† Tomescu, Rothwell et Trivett (Kaplanopteridaceae) del Carbonífero de EEUU; donde esta diferenciación morfológica-funcional en ejes rastreros, erectos y trepadores se registra en las frondes, no en los tallos como en las trepadoras actuales (Tomescu et al., 2008).

A pesar de que los ejes buscadores son un rasgo muy común entre las trepadoras actuales y que el estado actual del conocimiento no permitió establecer sesgos particulares en contra de su preservación, el registro de tales estructuras se limita a dos ejemplos: *Blanziopteris praedentata*† (Medullosales *incertae sedis*) del Carbonífero de Francia (Krings & Kerp, 1999; Krings et al., 2003); y *Pseudomariopteris busquetii*† (Zeiller) Danze'-Corsin, *emend.* Krings et Kerp (Mariopteridaceae) del Carbonífero-Pérmico de Alemania y Francia (Krings et al., 2001). *Blanziopteris praedentata* presenta ejes donde los mecanismos de ascenso (tricomas recurvados, almohadillas adhesivas en el extremo de los ejes) son considerablemente más largos que los ejes foliosos y presentan foliolos menos desarrollados (Krings y Kerp, 1999). Los autores plantean que estos ejes pudieron haber cumplido un rol de exploración espacial y fijación al soporte antes del despliegue de las frondes, es decir que estos ejes podrían considerarse buscadores (Krings et al., 2003). Por otro lado, en *Pseudomariopteris busquetii* los ejes buscadores estarían asociados a la heterofilia, donde algunos

ejes presentan hojas reducidas (ejes buscadores) y otros presentan hojas bien desarrolladas (ejes foliosos) (Krings et al., 2001).

Las trepadoras que desarrollan hojas anchas presentan una gran superficie foliar respecto del diámetro del tallo. Sus sistemas vasculares presentan altas conductancias, de modo que tallos relativamente delgados abastecen de agua a un follaje extenso. La proporción superficie o biomasa foliar/diámetro del tallo permite distinguir entre ejes trepadores y erectos, ya sea que pertenezcan a una especie erecta o trepadora (Putz et al., 1983; Selaya & Anten, 2008). Asimismo, las trepadoras tienen, en promedio, pecíolos más largos que los árboles (Givnish & Vermeij, 1976; Werden et al., 2017). Los pecíolos largos se asocian por lo general a una gran capacidad de captación de luz y a una rápida asimilación de materia orgánica, rasgo común entre las trepadoras (Takenaka 1994; Asner & Martin 2012) (ver sección 2.B Heterofilia en este mismo capítulo).

La ley de Corner, modificada por Ray (1986), plantea que cuánto más robusto es un eje, mayor será la biomasa del segmento (lámina + entrenudo). De este modo, si el entrenudo es largo la hoja será pequeña, y viceversa. La complejidad de la lámina, en especial, el grado de división, aumenta con el diámetro del tallo con independencia del tamaño de la hoja (Schnitzer & Bongers, 2002). Basados en estas relaciones, en compresiones-impresiones se puede estimar la biomasa de un segmento, las contribuciones individuales de la lámina y del entrenudo, y la capacidad del eje de mantenerse erguido y por ende usarlo como criterio de reconstrucción, como en *Schopfiastrum decussatum*† (lignopteroidea *incertae sedis*) del Carbonífero de EEUU y República Checa (Galtier, 1988; DiMichele, 2006).

Estas relaciones cualitativas entre un tallo relativamente delgado y hojas comparativamente grandes fueron usadas como criterio de reconstrucción en especies como *Heterangium kentuckyensis*† Pigg, Taylor *et* Stockey del Carbonífero de EEUU (Pigg et al., 1987) y *Pseudomariopteris busquetii*† del Carbonífero-Pérmico de Francia y Alemania (Krings et al., 2001).

Además del diámetro del tallo, el asoleamiento de las hojas es un factor importante en la morfología foliar adulta. Al menos en América Latina tropical, si se comparan las hojas de las

trepadoras con las de los árboles circundantes se observa que: las hojas más expuestas al sol de las trepadoras tienden a estar divididas o presentar lóbulos profundos; y las hojas bien asoleadas tienden a presentar bases cordadas, en tanto que aquellas sombreadas tienden a desarrollar bases angostadas (Givnish & Vermeij, 1976). El diferente asoleamiento de las frondes que emergían de un tallo firmemente adherido a su soporte a lo largo de la planta fue una de las posibles explicaciones planteadas para explicar la variación en la morfología foliar en *Pseudomariopteris busquetii*† (Krings et al., 2001).

De este modo, las relaciones dimensionales exomorfológicas propias de las plantas trepadoras actuales pueden ser evaluadas en fósiles, de manera que estas relaciones pueden ser usadas como criterios de reconstrucción sin requerir de la masiva incorporación de información actual.

Hegarty (1991) plantea que las trepadoras son muy vulnerables a los herbívoros, debido a su elevada proporción hoja/tallo, por lo que es esperable que presenten mayor grado de defensa que otros tipos biológicos. Los pelos y las cavidades glandulares son estructuras de protección contra los herbívoros en las plantas actuales (Levin, 1973) y, al menos en un yacimiento (Cuenca Blanzky-Montceau, Carbonífero del centro Francia), son más comunes entre las trepadoras que en otros tipos biológicos (Krings et al., 2003). Sin embargo, ni la presencia ni la distribución de estos pelos se ha correlacionado de forma directa con este tipo biológico entre las plantas actuales.

**2 E ■ Índices hidráulicos.** Cada planta establece un compromiso entre funciones biológicas (fotosíntesis, conducción hidráulica, sostén mecánico y reproducción) con requerimientos de diseño diferentes, incluso antagónicos (Niklas, 1992). En los tallos de las trepadoras, el compromiso funcional más importante se establece entre los requerimientos mecánicos e hidráulicos. Ambas funciones pueden implicar tanto elementos celulares primarios como secundarios: fibras (xilemáticas, esclerenquimáticas y floemáticas), esclereidas y colénquima cumplen funciones exclusivamente mecánicas; las traqueidas, funciones mecánicas e hidráulicas; los vasos cumplen funciones de transporte y, según sus dimensiones, pueden cumplir un rol mecánico o no (Niklas, 1992). La Ley de

Murray ( $\sum r^3$ ) permite discriminar si los vasos cumplen funciones sólo hidráulicas; o bien, tanto hidráulicas como mecánicas, según si los valores se ajustan o no, de forma respectiva, a lo predicho por esa ley (Mc Culloh et al., 2004). Este modelo no tiene en cuenta que la composición de la pared es un factor relevante en las funciones que cumple una célula o un conjunto de estas. Por ejemplo, la pared de los vasos presenta una proporción baja de ligninas siringil/guayacil, por lo cual son menos rígidas y su aporte a la rigidez del órgano es menor (Hoffmann et al., 2003).

El transporte de agua a lo largo de la planta responde a dos factores: *eficiencia* (relación entre las dimensiones del tejido conductor y la superficie foliar) y *seguridad* (factores que condicionan la continuidad de la columna de agua). Las trepadoras soportan mucha más superficie foliar por unidad de área caular que las plantas erectas, y presentan tasas de conducción mucho mayores (Carlquist, 1988, 1991; Hegarty, 1991; Niklas, 1992; Tiree et al., 1994; Scholz et al., 2013). Por su parte, Werden et al. (2017) registraron en un bosque tropical seco de Costa Rica que los valores promedio y máximo del diámetro de los vasos, así como su densidad, es menor en las trepadoras que en los árboles. Estos rasgos indican un modelo hidráulico de bajas conductancias, es decir, una tendencia opuesta a la del resto de las trepadoras.

Estas relaciones pueden ponderarse a través del cálculo de diferentes índices basados en las dimensiones de las estructuras vasculares. La *eficiencia* puede estimarse mediante dos parámetros: CR, conductividad hidráulica relativa (Carlquist, 1988; Gutiérrez et al., 2009) y S, relación tamaño-cantidad (Zanne et al., 2010). La tasa de transporte de los vasos con placas de perforación simples es proporcional a la cuarta potencia de su sección (Zanne et al., 2010). Ambos índices son proporcionales a la sección de los vasos, por lo que se correlacionan de forma positiva con el grado de eficiencia del sistema (Carlquist, 1988; Gutiérrez et al., 2009; Zanne et al., 2010). Los vasos anchos, comunes en el tipo biológico trepador, en particular en el xilema secundario externo, tienen alta conductancia, de modo que tallos relativamente delgados abastecen de agua a un follaje extenso (Putz et al., 1983; Selaya & Anten, 2008). Sin embargo, la conductividad hidráulica medida en tallos

reales puede variar entre 50 y 100% de la conductividad estimada mediante estos índices (Isnard & Silk, 2009).

La *seguridad* puede evaluarse mediante el *índice de vulnerabilidad* (V) que estima la susceptibilidad de un tallo a sufrir embolismos. Cuanto menor es la sección del vaso, menor es su susceptibilidad a la generación de embolismos (Tyree et al., 1994). A su vez, cuanto mayor es la cantidad de vasos por milímetro cuadrado, menor es la probabilidad de que la formación de embolismos comprometa la continuidad del flujo de agua. El valor de V es directamente proporcional a la susceptibilidad del leño a fallar por la generación y/o propagación de embolismos (Carlquist, 1988).

El *índice de mesomorfismo* (M) es otro indicador de la seguridad del transporte. Su valor depende de V y de la longitud de los elementos de vaso. Esta es inversamente proporcional a su resistencia al colapso o a las deformaciones debido al refuerzo proporcionado por las paredes terminales, que funcionan como constricciones en todo el largo del vaso (Carlquist, 1988).

Muchas lianas desarrollan dos tipos de vasos: *de gran calibre* (más eficientes y menos seguros) y *de pequeño calibre* (menos eficientes y más seguros). La presencia de dos tipos de vasos, o *dimorfismo vascular*, representa un compromiso funcional que resulta en un sistema vascular relativamente eficiente y seguro (Carlquist, 1991; Hegarty, 1991; Niklas, 1992+9).

El diámetro máximo de los vasos es, en gran medida, directamente proporcional a la longitud del eje, sin importar el modo de vida de la planta ni el diámetro del eje ni sus propiedades mecánicas. Sin embargo, a igual longitud del tallo, las plantas no-autosoportadas (trepadoras, rastreras y arbustos con ramas apoyantes) se diferencian de las plantas erectas en que presentan una mayor densidad de vasos, algunos de los cuales son de gran calibre (algo mayores que los vasos más anchos de las plantas erectas) y la mayoría son de pequeño calibre (significativamente menores que los vasos más angostos de las plantas erectas) (Carlquist, 1991; Olson et al., 2014; Rossell & Olson, 2014).

En las plantas cuyo transporte depende de elementos imperforados (traqueidas) estos parámetros se calculan teniendo en cuenta el diámetro de las células (resistencia al flujo de agua a través del lumen), la resistencia de las punteaduras (tamaño de los poros y permeabilidad de la membrana) y la longitud de las células (Wilson, 2013). Las trepadoras con leños homoxilados presentan conductividades hidráulicas similares a las trepadoras con vasos (Field et al., 2012).

El cálculo de diferentes índices hidráulicos permite diferenciar plantas actuales erectas de trepadoras y es aplicable en fósiles con preservación anatómica. Estos cálculos requieren la incorporación de poca información desde el presente, por lo que permite generar reconstrucciones de validez relativa elevada. Wilson y colaboradores (2008) realizaron el único estudio del que se tiene noticia donde se aplicó como criterio de reconstrucción en Medullosaceae a dos especies estudiadas a través de preparaciones de ejemplares de *Medullosa anglica* † y *Medullosa* sp. † previamente publicados; y a dos especies analizadas a través de las imágenes disponibles en la bibliografía: *M. noei* † y *M. primaeva* †. En estos ejemplares se estimó la conductividad hidráulica a través del diámetro de las traqueidas, de las punteaduras y de sus aberturas y se comparó estas estimaciones con dos taxones autosustentados (erectos): *Pinus* viviente y *Cordaites* extinto; así como el helecho trepador actual *Salpichlaena volubilis* (Kaulf.) J. Sm. (Blechnaceae). Las diferencias en la conductancia fueron consideradas compatibles con el hábito trepador de las Medullosaceae estudiadas aunque inconclusivas ya que los parámetros considerados son compatibles también con modos de vida erectos donde las vainas foliares (Wilson et al., 2008).

Sin embargo, es necesario ser cauteloso en su uso, ya que los márgenes de error que presentan entre los valores medidos y estimados evidencian que los índices menosprecien la influencia de otros factores: transporte lateral entre vasos, transporte radial a través de parénquima y elementos perforados radiales, variación del diámetro a lo largo del vaso, entre otros (Lens et al., 2011). Al menos en el género arbóreo *Acer* (Sapindaceae), la presión de cavitación media está fuertemente correlacionada con la estructura de las punteaduras intervasculares (espesor y porosidad de la membrana y profundidad de la cavidad), débilmente correlacionada con la cantidad de punteaduras por vasos y no

correlacionada con el área de punteaduras por vaso (Lens et al., 2011). Estos resultados sólo son válidos para el género *Acer* y son necesarios más estudios para poder establecer patrones, en particular, para el tipo biológico trepador.

La longitud de los vasos y las características de las punteaduras intervasculares podrían estar implicados en el compromiso seguridad-eficiencia hidráulica (Lens et al., 2011). No obstante, aún no se han propuestos índices que contemplen estos parámetros en conjunto.

**2 F ■ Modelos biomecánicos.** Los modelos biomecánicos, basados en la anatomía, permiten estimar valores para los principales parámetros mecánicos en plantas fósiles con independencia de si existe un equivalente actual o no (Niklas, 1992). En este sentido, este tipo de reconstrucciones requieren de escasa información biológica y por lo tanto su nivel de validez será medio a alto (Lawrence, 1971).

Si bien, por lo general se considera que el leño de las trepadoras es menos denso que el de los árboles, las diferencias no son significativas y en algunos estudios las lianas incluso presentaron mayores densidades que los árboles (Putz & Holbrook, 1991; Hoffmann et al., 2003). Por lo tanto, no es un buen indicador del tipo biológico.

Los tallos que no se sostienen erguidos por sí mismos (epiclinos) tienen propiedades mecánicas que difieren significativamente respecto de los ejes erectos. La resistencia a la torsión, es decir, al giro en torno el eje longitudinal de los tallos epiclinos (0,055 GPa) es un orden de magnitud menor que el de los ejes erectos (0,169 GPa). Esta propiedad mecánica se relaciona de forma directa con la rotación que soporta un eje antes de quebrarse, que en los tallos epiclinos (1140°) es alrededor del cuádruple que en los tallos erectos (300°). Sin embargo, el parámetro más empleado para diferenciar tallos erectos de epiclinos es la respuesta a la flexión: la rigidez y su contraparte, la flexibilidad. La rigidez de los ejes epiclinos (0,608 Gpa) es en promedio cinco órdenes de magnitud menor que la de los ejes erectos (4710 Gpa) (Niklas, 1992; Speck, 1994; Hoffman et al., 2003).

Las etapas erectas (renovales, rebrotes y, en algunos casos, ejes buscadores) de las trepadoras presentan propiedades mecánicas comparables a las de árboles de similar densidad. En esta etapa, los tallos de las trepadoras suelen producir xilema secundario interno y presentar un anillo de tejido mecánico en la corteza primaria, por lo general colénquima, cuyo rol en el sostén mecánico disminuye a medida que se acumula xilema secundario externo (Hoffmann et al., 2003; Rowe et al., 2004).

Hasta la fecha, se han planteado dos modelos para estimar la respuesta a la flexión de un segmento, sobre la base de la anatomía:

El *primer modelo* (Bhambie, 1971) calcula la rigidez flexural (J) a partir de la idealización geométrica de la forma de la médula y el xilema secundario. Se basa en dos supuestos: (1) la rigidez de la sección transversal se debe principalmente al xilema, mientras la contribución de los tejidos no lignificados es despreciable; y (2) el valor del módulo de elasticidad del xilema de todas las lianas es el mismo. Este modelo aún no ha sido empleado en plantas fósiles, sin embargo, presenta el inconveniente de que solo es aplicable a plantas leñosas.

El *segundo modelo* incluye todos los tejidos o *fases celulares*, es decir, conjuntos de células con similares características, con independencia de su origen. Esto permite modelizar desde pequeñas plantas herbáceas hasta árboles de gran porte, incluso palmeras y otras plantas sin crecimiento secundario. Cada tejido o fase celular es considerado como una estructura cuyas propiedades dependen de sus materiales y de su geometría y que, según su relación simplasto/apoplasto, responden a un modelo según el cual se calcula el módulo de elasticidad: sólido celular, sólido celular presurizado o hidrostato (Niklas, 1992). Mediante el uso de coordenadas polares se calcula el área en transcurso y el segundo momento de inercia de área polar y axial. En base al módulo de elasticidad deducido previamente, se calcula el aporte de cada fase y el comportamiento del tallo en su conjunto (Speck, 1994; Speck & Rowe, 2003). Este modelo fue aplicado a la reconstrucción del tipo biológico trepador, posiblemente apoyante, a partir de la aplicación de modelos biomecánicos de segundo momento de área polar por fases celulares de Speck (1994) en *Lyginopteris oldhamia* (Binney) H. Potonié (Lyginopteridaceae) del Carbonífero de Inglaterra (Masselter et al., 2006).



La composición de un tejido o fase celular a nivel químico está dada por la proporción de los diferentes tipos de ligninas, celulosas y hemicelulosas (Niklas, 1992; Hoffmann et al., 2003). El leño de las dicotiledóneas arborescentes así, como el xilema producido durante la etapa erecta de las trepadoras (xilema secundario interno), está compuesto por aproximadamente 45% de celulosa, 22% de lignina y 30% de hemicelulosas. En la etapa epiclina, las trepadoras producen un leño de anatomía muy diferente a la previa (xilema secundario externo) con un menor contenido de celulosa (36%) y mayor de hemicelulosas (36-43%) (Bodig & Jayne, 1993; Hoffmann et al., 2003).

Entre las ligninas, una alta proporción siringil/guayacil favorece la aparición de fragmentos lineares de lignina. Estos fragmentos favorecen a su vez el entrelazado e incrustación de los elementos estructurales de la pared, lo cual la torna más rígida. La pared de los vasos contienen menor proporción siringil/guayacil que las fibras, por lo cual su aporte a la rigidez del tejido o fase celular es menor (Hoffmann et al., 2003).

A nivel tisular, las interacciones célula-célula son el factor más relevante en la respuesta a la torsión. Dicha interfase está ocupada por la laminilla media, cuyo componente mayoritario en la madurez es la lignina. La cantidad y proporción de las diferentes ligninas presentes determinan en gran medida el comportamiento de la interfase (Hoffmann et al., 2003). La lignina presenta una proporción  $C^{13}$  diferente a las de la celulosa y la hemicelulosa (Wilson & Fischer, 2011). La abundancia de lignina varía muy poco en las etapas tafonómicas tempranas de descomposición, al menos en ambientes acuáticos (Hernes et al., 2001). Además, las diferencias isotópicas entre lignina y los otros componentes de la pared celular se conservan bien, incluso en restos de fósiles del Silúrico Tardío (Niklas & Pratt, 1980; Boyce et al., 2003). La comparación de mediciones isotópicas detalladas permite inferir la presencia y concentración de lignina en fósiles con preservación anatómica y conservación de materia orgánica en la pared, como en algunas permineralizaciones (Wilson & Fischer, 2011). De este modo, puede establecerse el grado de lignificación de un tejido fósil de manera directa, aunque las técnicas actuales no distinguen entre los tipos de ligninas ni entre celulosas y hemicelulosas. Este método permite utilizar información tafonómica para reconstruir

información paleobiológica química, de otro modo inaccesible y, por lo tanto, las reconstrucciones basadas en modelos biomecánicos que cuenten con esta información alcanzan mayores niveles de validez.

Este método se utilizó en la reconstrucciones del tipo biológico de un ejemplar conflictivo de *Medullosa* sp. (Medullosales) del Carbonífero de EEUU con preservación anatómica (Wilson & Fischer, 2011). Los autores midieron el grado de lignificación de las diferentes partes del tallo y se concluyó que la corteza estaba lignificada de forma escasa o nula lo cual era incompatible con el hábito erecto (autosoportado).

El *módulo de Young*, o *módulo de elasticidad*, es un parámetro que caracteriza el comportamiento elástico de un material, según la dirección en la que se aplica una fuerza. El valor y la variación de este parámetro caracterizan a los diferentes tipos de trepadoras. El módulo disminuye a lo largo de la ontogenia en las dicotiledóneas y gimnospermas escandentes, el género *Calamus* (Arecaceae) y las trepadoras axilares (“branch angle climbers”), como *Croton pullei* Lanj. (Euphorbiaceae); mientras que permanece constante en las plantas apoyantes y en las monocotiledóneas escandentes, con excepción de *Calamus* (Niklas, 1992; Speck, 1994; Mosbrugger & Roth, 1996; Rowe et al., 2006).

El principal factor biomecánico en la geometría de un tejido o fase celular a nivel ultraestructural es el ángulo microfibrilar de la capa S2, que es inversamente proporcional al módulo de elasticidad de Young de la célula (Niklas, 1992; Hoffmann et al., 2003). El ángulo microfibrilar puede medirse de modo directo en fósiles con preservación anatómica, en especial cuando una moderada pudrición fúngica tuvo lugar y expuso las capas menos superficiales de la pared celular (Wheeler & Lehman, 2005) y es un buen indicador del módulo de Young y, por ende, del comportamiento mecánico de un tejido o fase celular (Niklas, 1992; Hoffmann et al., 2003).

Por regla general las trepadoras actuales presentan tallos adultos flexibles con altas conductividades hidráulicas. *Tasmannia cordata* Vink (Winteraceae) es una planta apoyante sin vasos

que tiene tallos de gran rigidez y baja conductividad hidráulica. Presenta xilema secundario homoxilado con traqueidas angostas (16,24  $\mu\text{m}$ ) y bajos ángulos microfibrilares de la capa S2 (5° a 8° por lo general) a diferencia de las otras trepadoras actuales. *T. cordata* representa un modelo viviente único de trepadora sin vasos, cuyos rasgos biomecánicos e índices hidráulicos responden a los de las plantas erectas (Field et al., 2012). Este modelo se suma al ya conocido de trepadora con tallos flexibles y traqueidas anchas (por ejemplo, *Lygodium*, Lygodiaceae) (Boodle, 1901; Murtaza et al., 2004; Haq, 2017), y amplía el espectro funcional para las reconstrucciones. El modelo de trepadoras con traqueidas de gran diámetro está presente en las reconstrucciones (por ejemplo, *Heterangium kentuckyensis*, Pigg et al., 1987), así como el de gimnosperma con vasos anchos (por ejemplo *Vasovinea tianii*, Li & Taylor, 1999), sin embargo no hay registro de reconstrucciones de trepadoras de leño formado por traqueidas y parénquima (homoxilado) que sigan el modelo de *Tasmania cordata*.

Otro modelo biomecánico alternativo está presente en algunas monocotiledóneas trepadoras, como *Flagellaria indica* L. (Flagellariaceae) y *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Arecaceae), que presentan tallos de rigidez comparable a monocotiledóneas erectas de similar diámetro (módulo de flexión de 11.000 a 17.000  $\text{N}/\text{mm}^2$ ) y que al igual que éstas, su rigidez aumenta con la edad de forma sostenida (Rowe et al., 2004; Hesse et al., 2016). Estos modelos no fueron usados de forma cuantitativa pero fueron aplicados de forma cualitativa, por ejemplo en *Aculeovinea yunguiensis*†, donde la corteza parenquimática fue considerada incompatible con la autosustentación (Li & Taylor, 1998).

Así, el tipo biológico de una planta no depende de las propiedades de un único segmento ni de una sola etapa de la vida. La reconstrucción del tipo biológico debe surgir de la congruencia de las propiedades mecánicas del conjunto de los segmentos y etapas (Rowe & Speck, 1998).

**3 • Afinidad taxonómica.** El tipo biológico trepador presenta una distribución taxonómica muy dispar. Gran parte de las especies están concentradas en unos pocos géneros, mientras el resto se distribuye en numerosos taxones con pocas especies trepadoras cada uno. Algunos géneros actuales

comprenden exclusivamente especies trepadoras (por ejemplo, *Serjania*, Sapindaceae); otros, trepadoras y hierbas (por ejemplo, *Mikania*, Asteraceae); o bien, trepadoras, arbustos y árboles (por ejemplo, *Bauhinia*, Leguminosae); incluso, trepadoras, hierbas, arbustos y árboles (por ejemplo, *Solanum*, Solanaceae). Esta diversidad de tipos biológicos se puede presentar también a nivel individual: algunas especies son trepadoras si logran definir un soporte y si no lo consiguen crecen como arbustos, como *Croton pullei* Lanj. (Euphorbiaceae), arbolitos *Manihot* aff. *quinquepartita* Huber ex Rogers & Appan (Euphorbiaceae), o bien como rastreras, como *Ipomoea indica* (Burm.) Merr. (Convolvulaceae) (Gentry, 1991; Cabanillas & Hurrell, 2012).

La pertenencia o afinidad de un fósil a un taxón cuyo tipo biológico es trepador, o mayormente trepador, se ha aplicado como criterio de reconstrucción a nivel de especies, géneros, e incluso familias (Burnham, 2014). En este sentido, se asume que si una entidad tafonómica es asignada a un taxón trepador o mayormente trepador, entonces la entidad paleobiológica que dio lugar a la entidad tafonómica era una trepadora. En última instancia, estas reconstrucciones derivan de la aplicación del *uniformitarismo sustantivo* que, a diferencia del uniformitarismo metodológico, plantea la estabilidad no solo de los procesos sino también de los patrones biológicos (Gould, 1965). Este tipo de razonamiento se encuentra en conflicto con la naturaleza dinámica de los sistemas biológicos.

Este criterio es el más utilizado de todos y tiene especial repercusión entre las angiospermas, donde es común encontrar trabajos donde se asigna el modo de vida al fósil debido a que el pariente vivo más cercano o el grupo taxonómico al que pertenece son mayoritariamente trepadores. Por ejemplo *Calamus daemonoropsoides* Fernando (Arecaceae) del Eoceno de Inglaterra (Collison & Cleal, 2001); o *Dioscorea wilkinii* Pan et al. (Dioscoreaceae) del Oligoceno de Etiopía (Pan et al., 2014). Este criterio se ha aplicado incluso entre taxones fósiles, es decir que la especie de referencia es a su vez una especie fósil. Por ejemplo, *Eusphenopteris neuropteroides*† W.Gothan ex E.Simson-Scharold (liginopteroidea *incerta sedis*) del Carbonífero de EEUU y Europa, donde se usa como criterio de reconstrucción la presunción de que todas las liginopteroideas son trepadoras (Cleal, 2008); o *Sphenophyllum emarginatum*† Brongniart (Sphenophyllaceae) del Carbonífero de EEUU

(Wagner & Lyons, 1997), donde los autores de la reconstrucción asumen que el ejemplar era una trepadora porque otros autores en otros yacimientos lo reconstruían como trepadoras. En este caso el nivel de validez es aún menor debido a que el sistema paleobiológico es inaccesible a la experiencia a diferencia del sistema biológico.

Estas reconstrucciones implican el uso exclusivo de información biológica actual y, por lo tanto, son de bajo nivel de validez y cuanto mayor sea el nivel taxonómico al que se aplique, menor será su validez.

## **CONSIDERACIONES FINALES Y NUEVAS PERSPECTIVAS**

El registro fósil de trepadoras es considerablemente menos diverso y abundante que lo que cabría esperar en base a su abundancia actual (DiMichele & Falcon-Lang, 2011). El registro fósil de trepadoras comprende 620 taxones, la mayoría especies, de las cuales 387 son angiospermas pertenecientes a 41 familias (Burnham, 2009, 2014). En comparación, tan solo la flora neotropical actual registra 9216 especies de trepadoras, 95% de las cuales se agrupan en 39 familias de Angiospermas (Gentry, 1991).

En este capítulo se formuló una doble explicación para esta escasez. Por un lado, se plantearon sesgos de producción y preservación que en general actúan en desmedro del registro fósil de trepadoras. Por el otro, se analizaron los sesgos de interpretativos responsables del bajo nivel de validez general de las reconstrucciones de trepadoras. La recopilación de los criterios de reconstrucción realizada en este capítulo es un esfuerzo que apunta a hacer explícitos estos sesgos y minimizarlos en futuros trabajos.

En conjunto, las líneas de evidencia desarrolladas en este capítulo apoyan la idea de que las plantas trepadoras, por las particularidades en su historia de vida, su fisiología, su morfología, su bioquímica y su distribución geográfica, presentan patrones de producción y preservación diferentes a los de las plantas de otros tipos biológicos; en particular, en comparación con las plantas erectas. En este capítulo se recopilaron 11 sesgos de producción propios de las plantas trepadoras, de los cuales solo 3 habían sido propuestos como tales en los trabajos previos, en tanto que los otros 8 se

plantean por primera vez en esta tesis. A su vez, se recopilieron 8 sesgos de preservación, de los cuales solo 2 habían sido propuestos en los trabajos previos y los 6 restantes se plantean como sesgos por primera vez en esta tesis (Tabla 5). Se puede concluir de forma general que, a pesar de su posible abundancia en el pasado, las trepadoras tienen bajo potencial de preservación. Este bajo potencial puede atribuirse a múltiples factores entre los cuales destacan las escasas defensas químicas y la abundancia de fósforo y nitrógeno de sus hojas; su baja proporción de partes leñosas; la abundancia de tejidos blandos, los vasos de gran calibre y el alto contenido de agua de sus tallos; su alta susceptibilidad a la degradación fúngica, en especial de los tallos más gruesos, que comienza incluso durante la vida de la planta trepadora; su abundancia en zonas con altas tasas de reciclado de materia orgánica.

Las plantas trepadoras presentan particularidades en su historia de vida, su fisiología, su morfología, su bioquímica y su distribución geográfica, que permiten diferenciarlas de otros tipos biológicos; en especial de las plantas erectas. Cada uno de estos patrones puede ser usado como criterio de reconstrucción.

El tipo biológico de una planta no depende de las características de un único órgano, ni de un único segmento, ni de una sola etapa de la vida. En consecuencia, las reconstrucciones del tipo biológico deben surgir de la congruencia de las características del conjunto de los segmentos y etapas (Fig. 1). En algunos estudios, como en la flora de Fayetteville del Carbonífero de EEUU, los propios autores de las reconstrucciones plantean la imposibilidad de establecer si los taxa en cuestión (*Sphenopteris mississippiana* White, *Lyginopteris royalii* Tomescu et al., *Rhetinangium arberi* Gordon, *Trivena arkansana* Dunn et al. y *Medullosa steinii* Dunn et al.) eran individuos trepadores o rastreros (Dunn et al., 2006). Este mismo problema se presenta incluso en la descripción de algunas plantas actuales ya que la delimitación del tipo biológico trepador respecto a otros no siempre es clara, ni todos los autores coinciden en los criterios de modo que en la mayoría de las clasificaciones existen organismos transicionales o conflictivos (Cabanillas & Hurrell, 2012).

En general se tiende a concebir las configuraciones pasadas de la biósfera y sus componentes como variaciones de las configuraciones actuales. Este sesgo de interpretación, llamado empuje del presente (Raup, 1979), condiciona el trabajo de reconstrucción a los tipos biológicos conocidos en la actualidad y no todas las especies del pasado tienen por qué responder a estos modelos (Ager, 1984).

Si bien cada estructura cumple diversas funciones a la vez, y un mismo rasgo puede estar presente en varios tipos biológicos, el empleo cauteloso de los rasgos morfo-anatómicos cualitativos permitirá realizar reconstrucciones de segundo orden con una validez relativamente elevada.

El análisis de los criterios utilizados para las reconstrucciones permitió, no solo evaluar el nivel de validez de las reconstrucciones, si no también ajustar su interpretación al estado del conocimiento sobre el tipo biológico trepador y de otros tipos biológicos con los cuales comparten rasgos, como las plantas rastreras o epífitas. De este modo, se resumen las ideas planteadas en los trabajos previos y se plantean nuevas aplicaciones en función de los nuevos hallazgos (Tabla 6).

La mayoría de los criterios son actuopaleontológicos, es decir que utilizan la configuración de los sistemas actuales para establecer patrones que tengan poca o nula influencia taxonómica (señal taxonómica) y aplicar esos patrones a los fósiles. Entre todos éstos se destacan algunos que no siguen esta línea, por ejemplo el mecanismo de ascenso presente en *Leclerqia uncinatus*† (Xu et al., 2011) es asignable al mecanismo descrito en *Ephedra tweediana* (Cabanillas et al., 2014) con posterioridad y de forma independiente. Podemos afirmar que el entramado caulinar fue descrito primero en fósiles y luego descrito de forma independiente en plantas vivas. O bien la reconstrucción de *Kaplanopteris clavata*† (Tomescu et al., 2008) donde la diferenciación morfológica-funcional en ejes rastreros, erectos y trepadores se registra en las frondes y no en los tallos como en las trepadoras actuales.

El registro fósil de trepadoras está dominado reconstrucciones de bajo nivel de validez (tercer orden), donde el 84,5 % se basan de forma exclusiva en la afinidad taxonómica. Las reconstrucciones de primer orden representan solo el 1,67 %, lo cual podría estar explicado por los sesgos de producción y preservación que se discuten en este capítulo y que en líneas generales actúan en contra de la preservación de las trepadoras en posición de vida. Las reconstrucciones de segundo orden

representan el 14 % y muchos de esos trabajos podrían alcanzar mayores niveles de validez si se aplicara un método explícito de reconstrucción, y si se consignaran los usos y alcances de cada criterio empleado así como las fuentes de información. Por ejemplo, la aplicación de modelos biomecánicos, en especial asociados a las mediciones isotópicas detalladas *in situ*, permite plantear reconstrucciones de alta validez, como en el caso de *Medullosa* sp. (Medullosales) del Carbonífero de EEUU (Wilson & Fischer, 2011). Asimismo, el cálculo de distintos índices hidráulicos en fósiles podría contribuir a generar reconstrucciones de mediana a alta validez. Entre las reconstrucciones de segundo orden destacan los trabajos en pteridospermas por su variedad y concurrencia de criterios aplicados y por los altos niveles de validación alcanzados.

Nuevas técnicas de análisis abren nuevas posibilidades para los estudios tafonómicos, como la microscopía tomográfica de rayos X de radiación de sincrotrón. Esta técnica brinda una aproximación no destructiva de la morfología y la anatomía tanto en plantas actuales como fósiles. Produce imágenes de detalle histológico, aunque no comparable con los mayores aumentos del microscopio óptico tradicional, tanto bidimensionales (cortes virtuales) como tridimensionales de las capas internas. La capacidad de obtener imágenes en 2D y 3D para posibles fósiles les brinda a los paleobotánicos una herramienta, la tafonomía virtual, que permite simular los procesos tafonómicos a través de estas imágenes (Smith et al., 2009). Este enfoque fue utilizado recientemente para la identificación de semillas fósiles conflictivas de varios yacimientos del Mioceno de África. Los autores simularon el efecto de los procesos tafonómicos, deducidos a partir de la roca circundante, sobre las semillas actuales de trepadoras y así poder asignar los fósiles al género trepador *Cissus* (Vitaceae) (Adams et al., 2016). Si bien esta reconstrucción del tipo biológico tiene baja validez ya que se basan de forma exclusiva en la afinidad taxonómica, esta técnica aplicada a estudios morfológicos y anatómicos produciría reconstrucciones de mediana a alta validez.

El problema de la baja validez de las reconstrucción de especies fósiles individuales (autoecología) y la dispersión de la información sobre trepadoras actuales se amplifica cuando estas hipótesis con escaso sustento se usan para generar reconstrucciones a nivel sinecológico



(comunidades, fisonomías, ecosistemas). Por ejemplo, hay evidencia que apoya la idea de que las Angiospermas trepadoras incorporan el CO<sub>2</sub> más rápido que otros tipos biológicos; de este modo se explicaría el aumento de su biomasa asociado al incremento de la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico en los últimos años (Granados & Körner, 2002; Schnitzer & Bongers, 2011). La abundancia relativa de trepadoras podría ser utilizada como un indicador indirecto más de la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> si se confirmara que las Angiospermas y otros taxones siguen esta tendencia. Sin embargo, los resultados de Marvin et al. (2015) muestran que no hay diferencias significativas entre las respuestas al aumento de CO<sub>2</sub> entre las lianas y los árboles tropicales.

Otro ejemplo de trabajos paleoecológicos que pueden verse afectadas por no tener en cuenta las peculiaridades en la producción de entidades tafonómicas de este tipo biológico son las reconstrucciones paleoclimáticas basadas en proxys de la morfología foliar como el método CLAMP. Este método, cuya sigla proviene del inglés *Climate Leaf Analysis Multivariate Program* o *Programa de análisis multivariado foliar climático*, estima la temperatura media anual y otros factores climáticos a partir de la proporción de las diferentes morfologías foliares preservadas en un nivel fosilífero (Greenwood, 2005; Spicer et al., 2005). Los caracteres de los márgenes de las hojas son considerados buenos predictores de la temperatura media anual en las comunidades de plantas actuales y son herramientas ampliamente utilizadas para reconstruir paleoclimas a partir de floras fósiles. No obstante, la frecuencia de especies que pierden la información sobre el margen puede variar drásticamente entre diferentes hábitats del mismo bosque. Las estimaciones de la temperatura media anual realizadas a partir de las plantas leñosas que crecen a lo largo de lagos y ríos subestiman la temperatura real entre 2,58 y 5° C, mientras que las estimaciones realizadas con plantas de los bosques de dosel cerrado proporcionaron predicciones muy precisas (Burnham et al., 2001; Ferguson, 2005).

Las plantas trepadoras presentan hojas de margen dentado con mayor frecuencia que los otros tipos biológicos, al menos en un estudio *in situ* en un bosque húmedo de la amazonia de Ecuador (Burnham et al., 2001). La alta proporción de especies de lianas con hojas dentadas en las muestras

de la ribera del lago y del río parece ser responsable de una gran parte de la subestimación de la temperatura. Sin embargo, las muestras de bosques de dosel cerrado que incluían tanto lianas como árboles fueron más precisas que las muestras de solo árboles o solo de lianas (Spicer, 1989; Burnham et al., 2001).

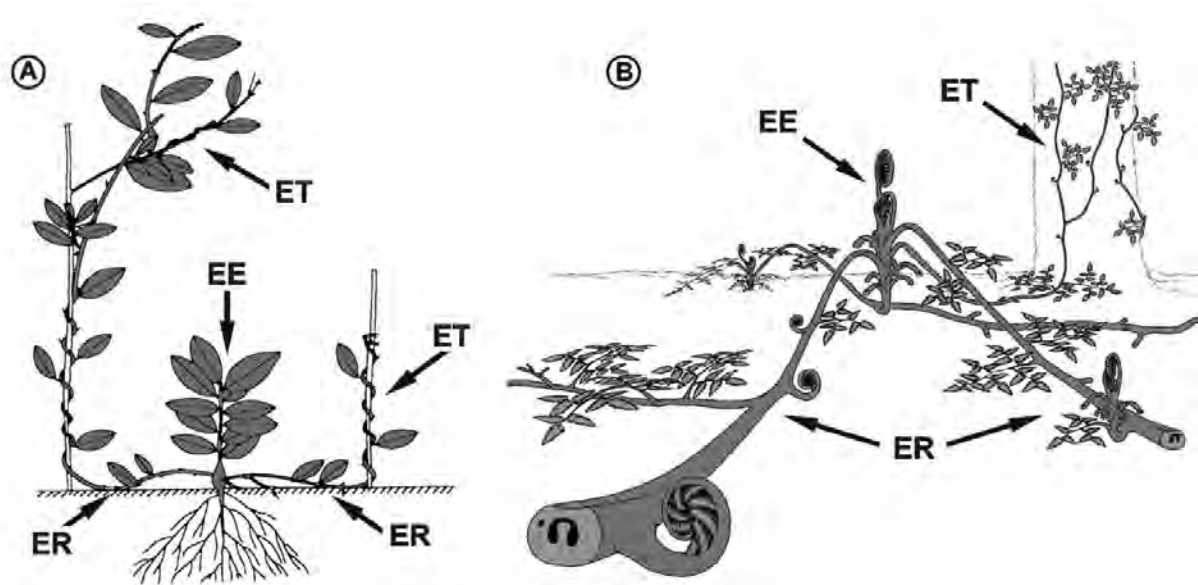
En los últimos años se ha revitalizado el interés por este tipo biológico, lo cual se refleja en el aumento tanto de trabajos puntuales como de revisiones y libros. No obstante, muchos aspectos de su morfología en las especies actuales son conocidos de un modo muy incipiente, como la anatomía del floema secundario y la peridermis, la anatomía radical, la ultraestructura y bioquímica de las paredes de los diferentes tipos celulares.

La base de datos *Registro Fósil de Trepadoras* (Burnham 2009) hace especial énfasis en los macrorestos en desmedro de los registros de palinomorfos a pesar de su abundancia. Los registros de polen y esporas aportan información taxonómica de la presencia de un taxón pero ninguna información sobre el tipo biológico trepador y por lo tanto las reconstrucciones asociadas son de bajo nivel de validez. Es posible que en el análisis realizado en este capítulo esté sobrestimando el impacto de las reconstrucciones de mediano y alto nivel de validez y el registro fósil de trepadoras alcanzaría un nivel de validez general aún más bajo.

La mayor parte de la información relevante para las reconstrucciones proviene de estudios sobre la biología de las especies vivientes. Es necesario que se realicen más estudios actuopaleontológicos y tafonómicos para establecer sesgos y ventanas tafonómicas específicas para este tipo biológico. En este mismo sentido, las ideas planteadas en el presente capítulo en carácter de hipótesis, soportadas por el conocimiento actual, deben ser sometidas a contrastación experimental. A pesar de la amplia tarea a realizar, el panorama no es alentador ya que en los últimos años la tafonomía vegetal ha mostrado un fuerte declive en la cantidad de estudios (Ferguson, 2005), lo cual por un lado dificulta recopilar, entender e hipotetizar sobre los sesgos que afectan a las plantas trepadoras, y por otro lado resalta el esfuerzo realizado en este capítulo por paliar esas dificultades. De este modo, el presente capítulo aporta a la construcción de nuevas aproximaciones al problema del registro fósil de las

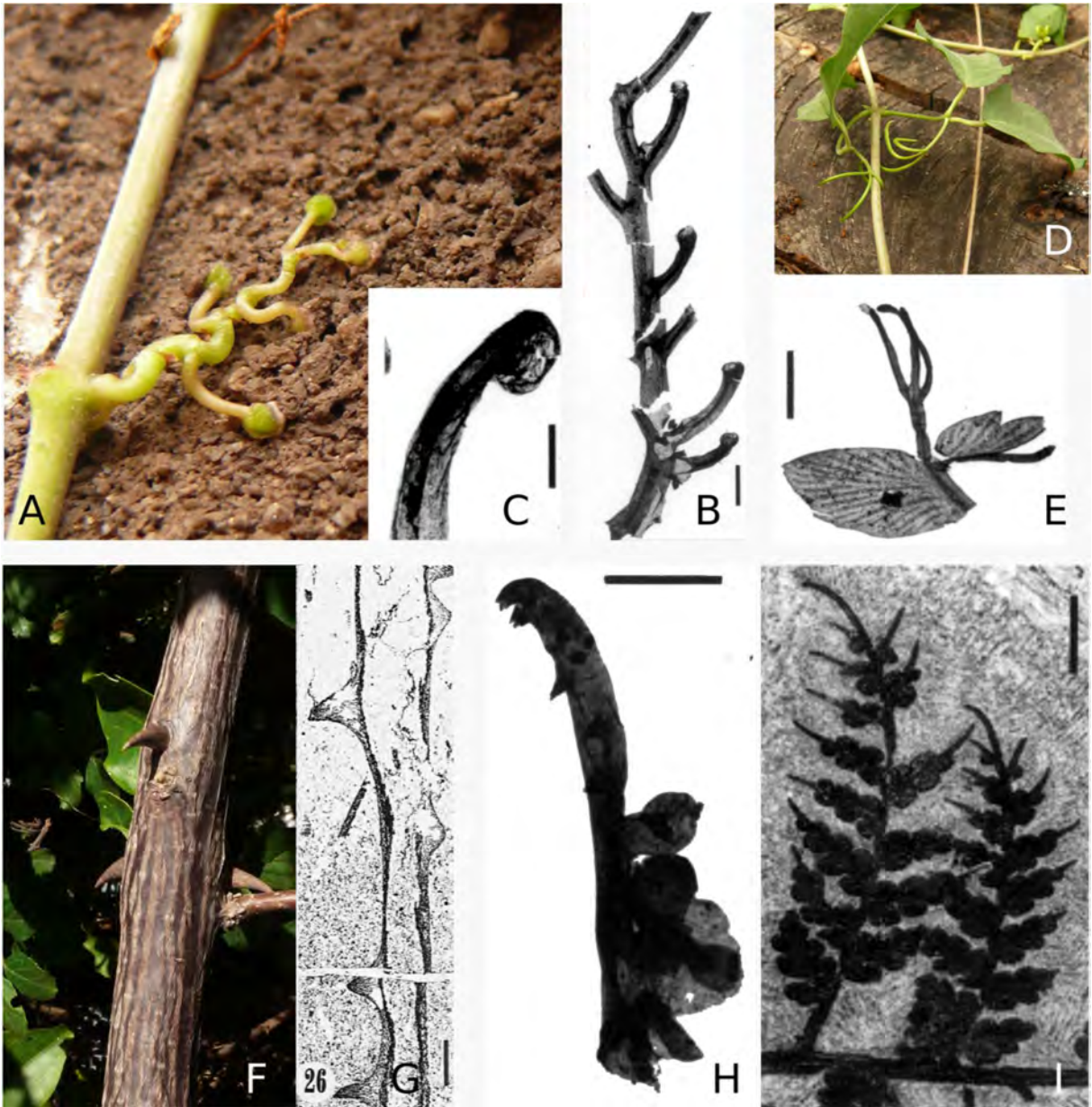
plantas trepadoras y los sesgos que lo condicionan, por ejemplo: ¿Qué condiciones y magnitud de transporte se requieren para separar una trepadora de su soporte? ¿Cómo son afectadas esas condiciones por los diferentes mecanismos de ascenso? ¿A qué velocidad se descomponen los diferentes ejes (epiclinos, rastreros, descendentes y erectos; ejes asimiladores y buscadores) de una trepadora?





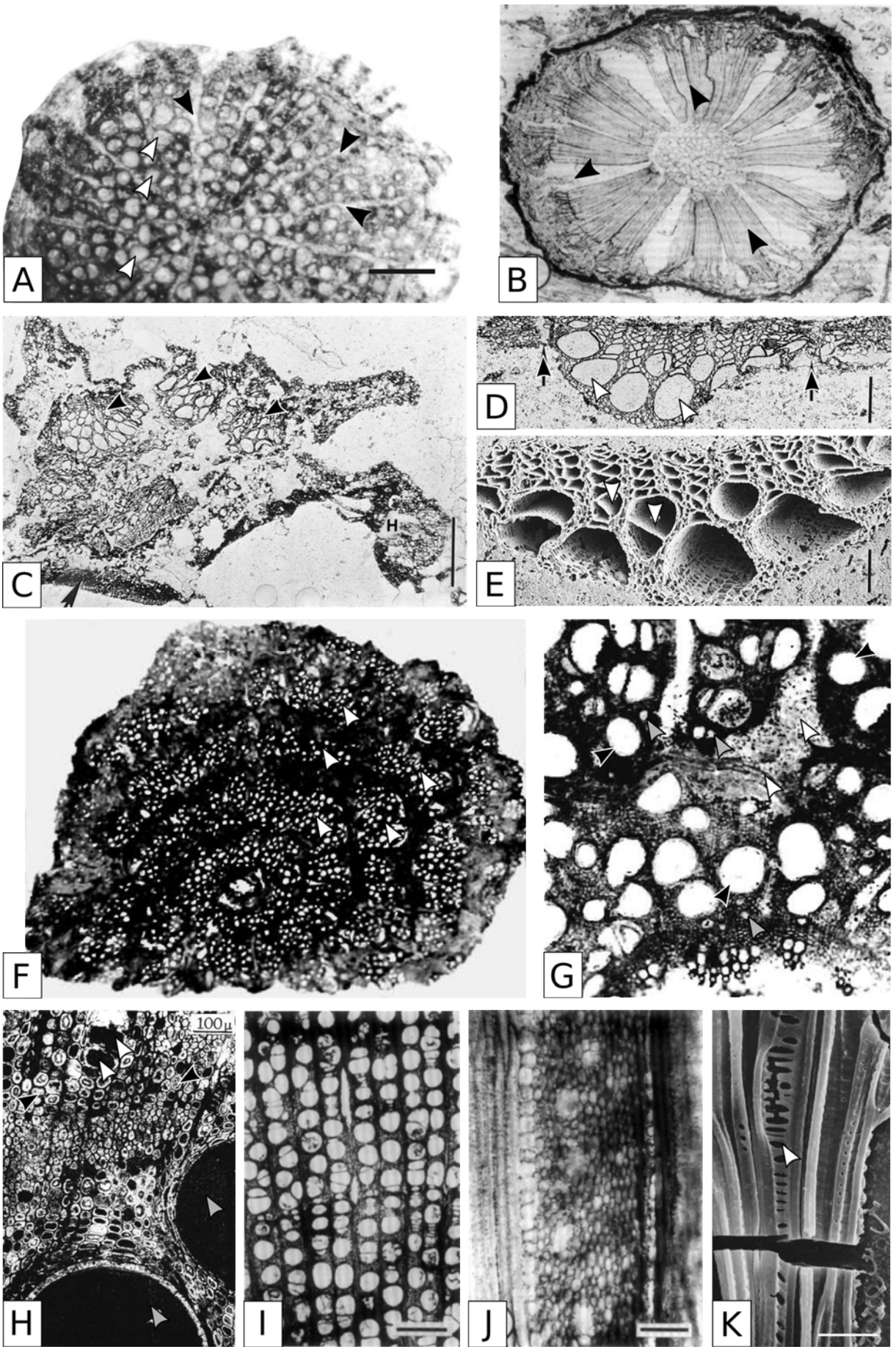
**Fig. 1.** Esquemas de la diversidad de ejes del tipo biológico trepador: Ejes erectos (EE), Ejes rastreros (ER) y Ejes trepadores o epiclinos (ET). **A:** *Neostachyanthus occidentalis* Keay & Miège (Icacinaceae). **B:** Reconstrucción de *Kaplanopteris clavata*† (Graham) Tomescu, Rothwell & Trivett (Kaplanopteridaceae) (**A**, modificado de Cremers, 1974; **B**, modificado de Tomescu et al., 2008).

**(Página siguiente) Fig. 2.** Mecanismos de ascenso en trepadoras actuales (**A, D y F**) y estructuras morfológicas reconstruidas como mecanismos de ascenso (**B, C, E, G, H e I**): **A.** Zarcillos con discos adhesivos en *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold & Zucc.) Planch. (Vitaceae). **B.** Zarcillos con discos adhesivos en *Blanzysopteris praedentata*† (Gothan) Krings & Kerp (Medullosales?). **C.** Detalle de disco adhesivo de **B.** **D.** Zarcillos foliares uncinados en *Dolichandra unguis-cati* (L.) L.G. Lohmann (Bignoniaceae). **E.** Zarcillos foliares en *Lescuropteris genuina*† (Grand'Eury) Remy & Remy (Trigonocarpaceae). **F.** Aguijones en *Bougainvillea spectabilis* Willd. (Nyctaginaceae). **G.** Aguijones en *Aculeovinea yunguensis*† Li & D.W. Taylor (Gigantopteridaceae). **H.** Aguijones foliares en el extremo de las pinnas de *Karinopteris* sp.† (Mariopteridaceae). **I.** Aguijones foliares en el extremo de las pinnas de *Karinopteris* sp.† (Mariopteridaceae). Barras: B: 3 mm; C: 1,5 mm; E: 3,5 mm; G: 1 mm; H: 5 mm; I: 1cm. (**A, D y F** fotos Daniel Bazzano; **B, C, E, H e I** tomado de Krings et al., 2003; **G** basado en Li & Taylor, 1998).

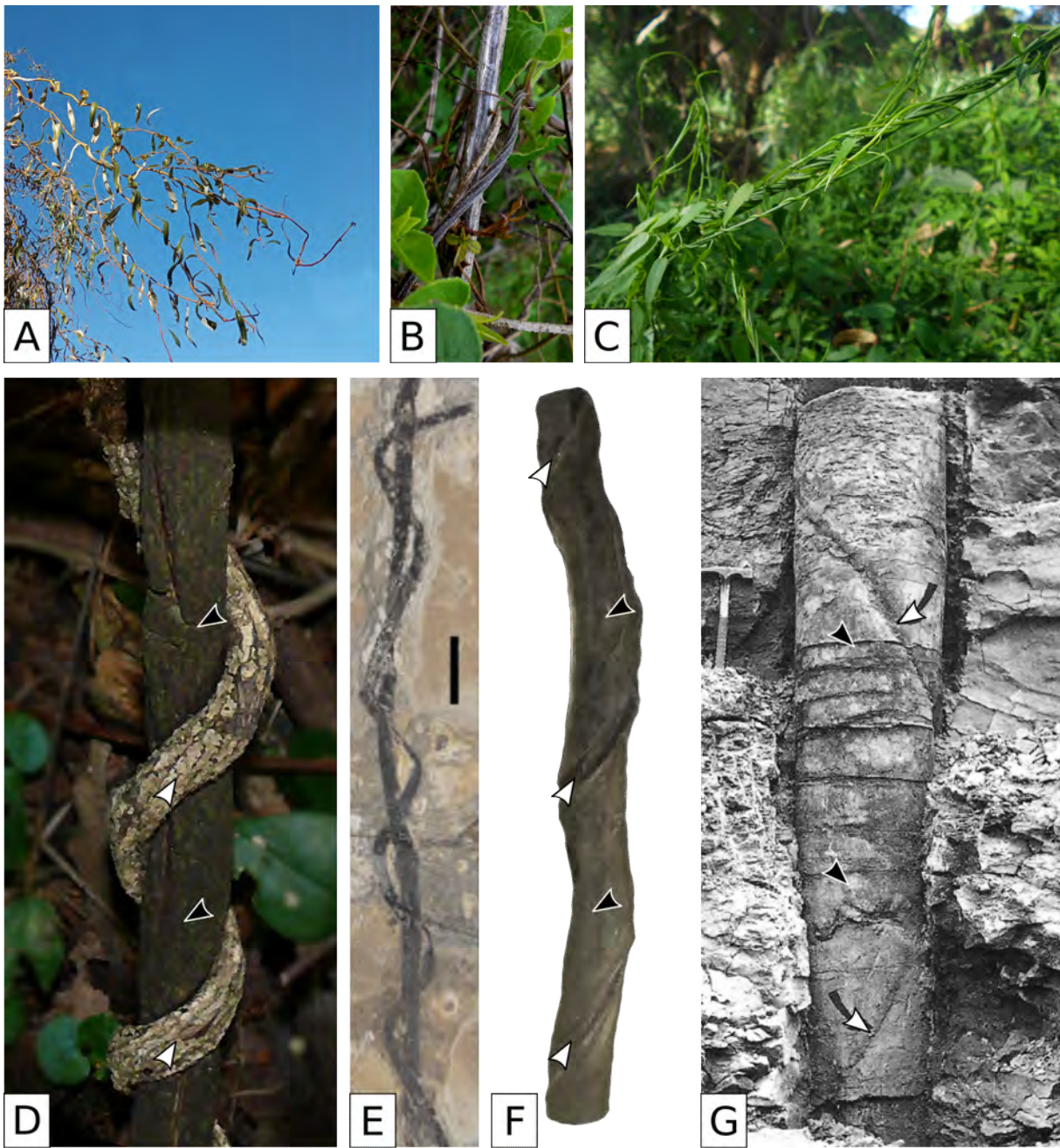


**(Página siguiente) Fig. 3.** Rasgos anatómicos asignados al síndrome vascular lianescente en especies fósiles reconstruidas como trepadoras. **A.** Radios anchos (puntas de flecha negras) y vasos de gran calibre (puntas de flecha blancas) en corte transversal de *Ranunculodendron anzoteguiæ*† (Ranunculales). **B.** Radios anchos (puntas de flecha negras) en corte transversal de *Heterangium americanum*† (Lyginopteridaceae). **C.** Sistema vascular en segmentos (puntas de flecha negras) en corte transversal de *Vasovinea tianii*† (Gigantopteridaceae). **D.** Segmento vascular limitada por parénquima (puntas de flecha negras) y presencia de elementos de vasos en linajes con leños homoxilados (puntas de flecha blancas) en corte transversal de *Vasovinea tianii*† (Gigantopteridaceae). **E.** Presencia de elementos de vasos en linajes con leños homoxilados en corte transversal de *Vasovinea tianii*† (Gigantopteridaceae), nótese las placas de perforación muy inclinadas (puntas de flecha blancas). **F.** Cámbium sucesivos (puntas de flecha blancas) en corte transversal de *Anamirta pfeifferi*† (Menispermaceae). **G.** Vasos de gran calibre (puntas de flecha negras) y pequeño calibre (puntas de flecha grises) en leños de porosidad difusa (dimorfismo vascular), y parénquima de dilatación/relleno entre los ciclos de tejidos vasculares en corte transversal de *Anamirta pfeifferi*† (Menispermaceae). **H.** Vasos de gran calibre (puntas de flecha grises) y pequeño calibre (puntas de flecha blancas) en leños de porosidad difusa (dimorfismo vascular), y parénquima axial abundante (puntas de flecha negras) en corte transversal de *Caesalpinioxylon faurei*† (Fabaceae). **I.** Vasos de gran calibre abundantes en corte transversal de *Vitaceoxylon tiffneyi*† (Vitaceae). **J.** Radios muy anchos en corte longitudinal tangencial de *Vitaceoxylon carlquistii*† (Vitaceae). **K.** Presencia de elementos de vasos en linajes con leños homoxilados en un corte radial de *Stachypteris psammitica*† (Schizaceae), nótese la placa de perforación escalariforme (punta de flecha blanca). Barras: A: 600 µm; B: x4 (sin escala en el original, aproximadamente 10 mm diam por la descripción original); C: 1 cm. D, I: 500 µm; E: 200 µm; F: x4 (sin escala en el original, aproximadamente 15 mm diam por la descripción original); G: x60 (sin escala en el original, a modo de referencia los vasos de gran calibre: aprox. 200 µm diam en promedio); H, J: 100 µm; K: 10 µm. (A modificado de Lutz & Martinez, 2007; B modificado de Taylor & Millay, 1981; C, D y E modificado de Li & Taylor, 1999; F y G modificado de Bonde, 1997; H modificado de Koeniguer, 1973; I y J modificado de Wheeler & LaPasha, 1994; K modificado de Gordenko, 2008).



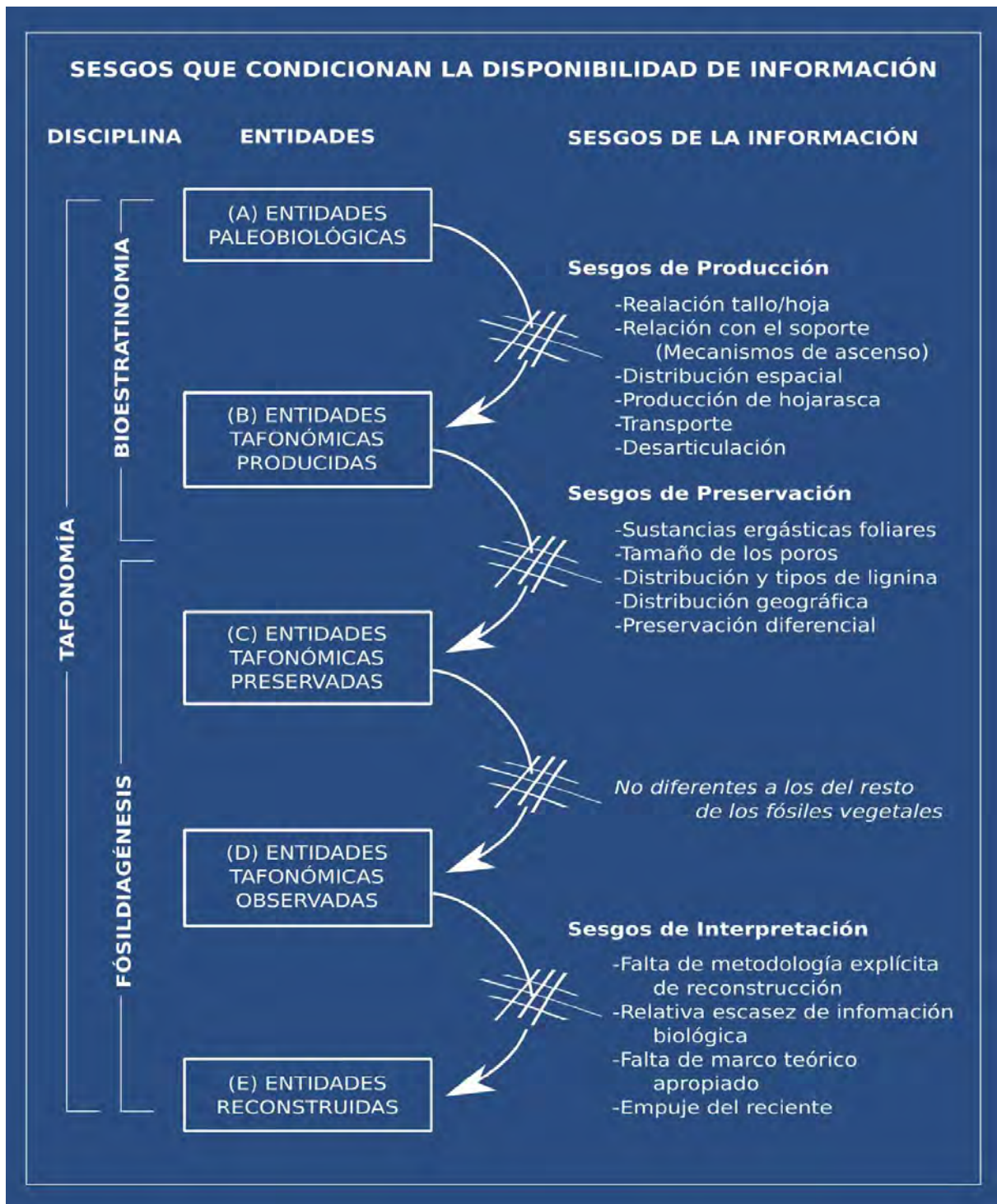






**Fig. 4.** Tallos tortuosos, tallos volubles y marcas de estrangulamiento. **A.** Tallos tortuosos de *Salix humboldtiana* (Salicaceae). **B.** Tallo voluble costillado de *Mikania cordifolia* (L. f.) Willd. (Asteraceae). **C.** Numerosos tallos volubles enroscados unos a otros de *Orthosia virgata* (Poir.) E. Fourn. (Apocynaceae). **D.** Tallo voluble de *Anchieta piryfolia* (Violaceae) (puntas de flecha blancas) sobre un soporte vivo (puntas de flecha negras). **E.** Dos posibles tallos volubles asignados a *Plantae Incertae sedis*. **F.** Marcas de estrangulamiento producidas por el crecimiento de un tallo voluble (puntas de flecha blancas) sobre soporte (puntas de flecha negras). **G.** Marcas espirales (puntas de flecha blancas) producidas por el colapso de la médula en un tallo de *Sigillaria*† (Lepidodendraceae) (puntas de flecha negras). Barra: E: 1 cm. (A, C y F fotos Pablo Cabanillas; B y D fotos Daniel Bazzano; E modificado de Wang et al., 2013; G modificado de Gradzinki & Doktor, 1995).

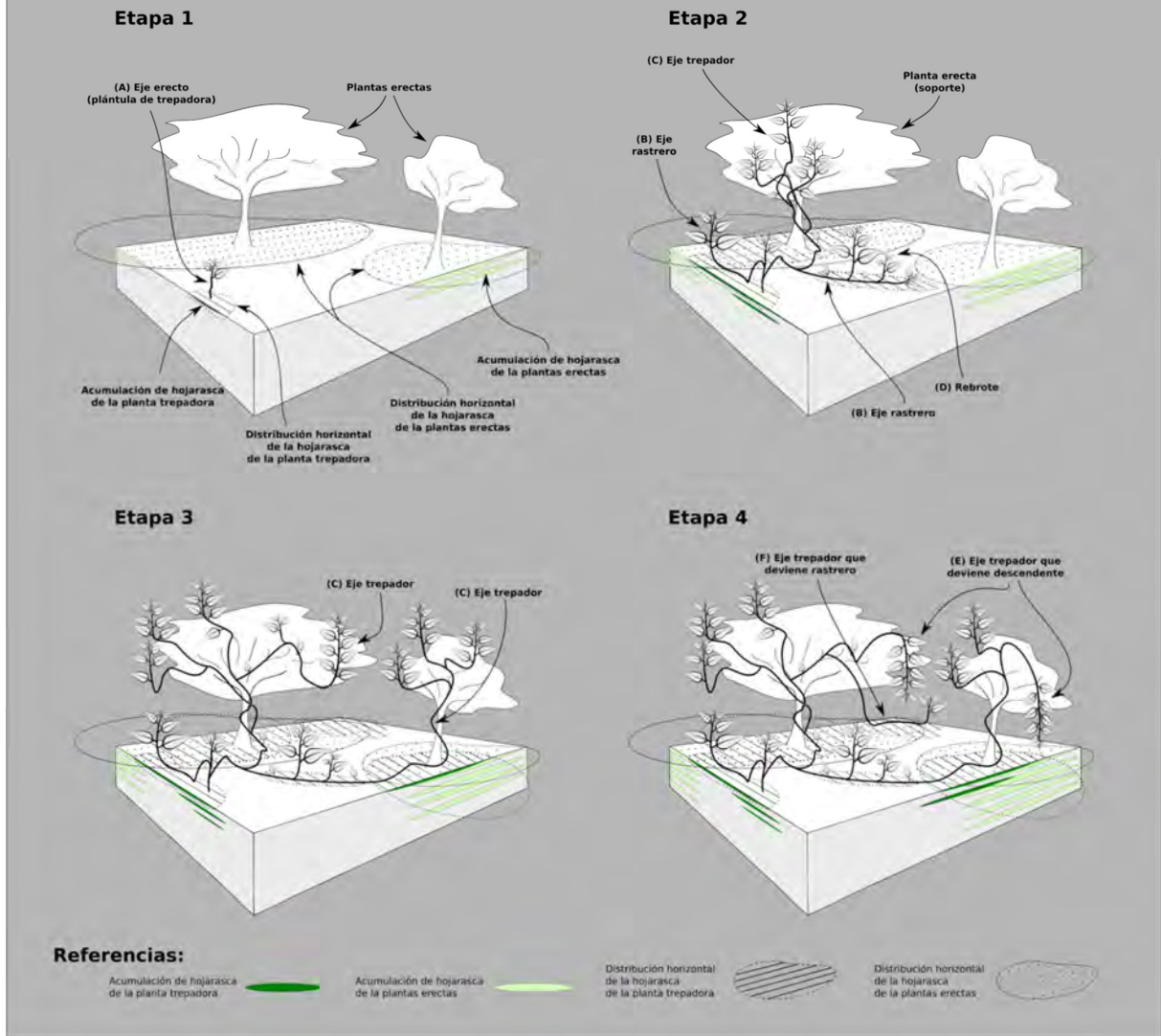




**Fig. 5.** Factores que condicionan la disponibilidad de información en las transiciones entre las entidades paleobiológicas (A), las entidades tafonómicas producidas (B), las entidades tafonómicas preservadas (C), las entidades tafonómicas observadas (D) y las entidades reconstruidas (E).



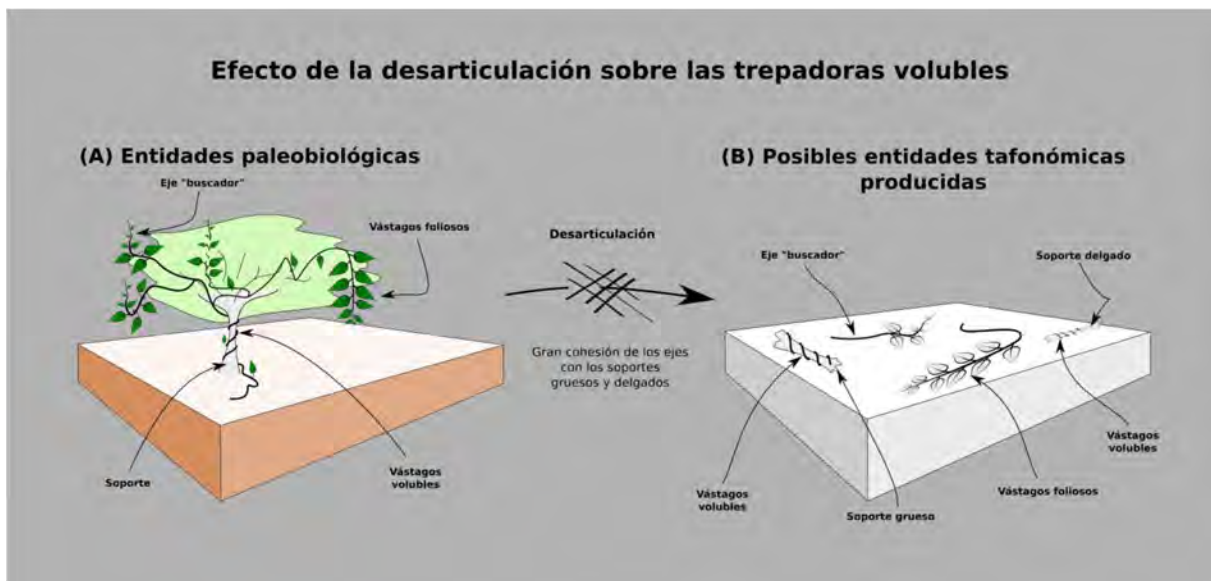
## Distribución horizontal y acumulación de la hojarasca de plantas trepadoras y erectas (soportes)



**Fig. 6.** Secuencia de acumulación de la hojarasca de plantas trepadoras y sus soportes (plantas erectas). **Etapa 1:** El primer estado ontogenético de las plantas trepadoras corresponde a una plántula erecta (A) cuya hojarasca queda restringida a las proximidades. **Etapa 2:** A partir de los ejes erectos se desarrollan ejes rastreros (B) que proliferan sobre el sustrato y producen rebrotes erectos (D); y ejes trepadores (C) que proliferan sobre otras plantas cuyas hojarascas resultan mezcladas. **Etapa 3:** Los ejes rastreros devienen trepadores (C) si en su crecimiento definen algún soporte. **Etapa 4:** Los ejes trepadores devienen descendentes (E) cuando no definen nuevos soportes y si contactan el suelo pueden crecer como ejes rastreros (F).

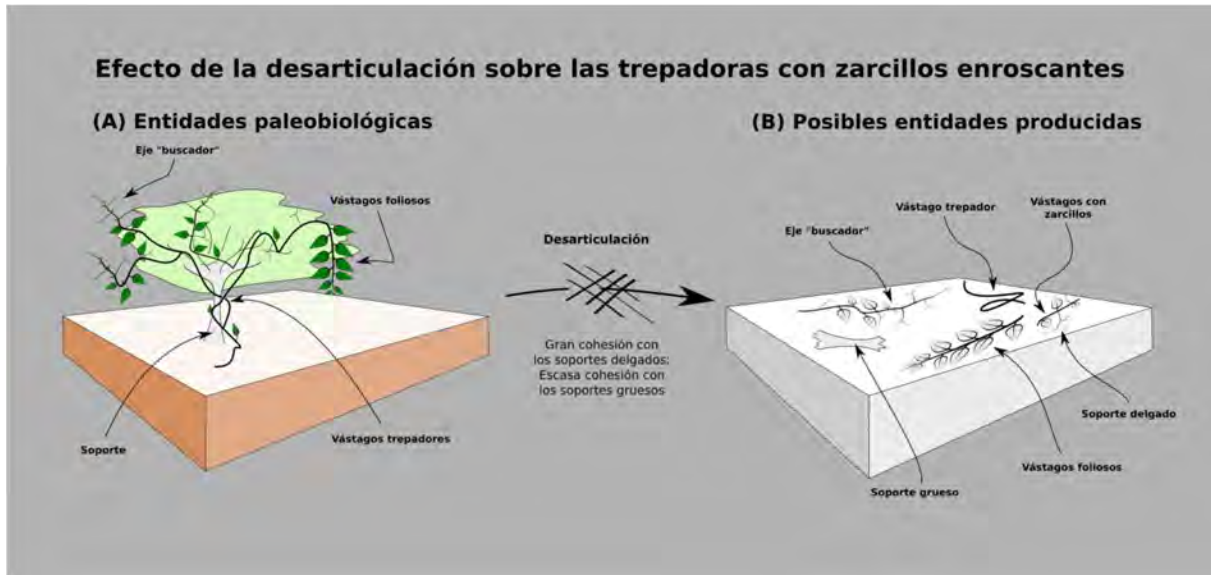






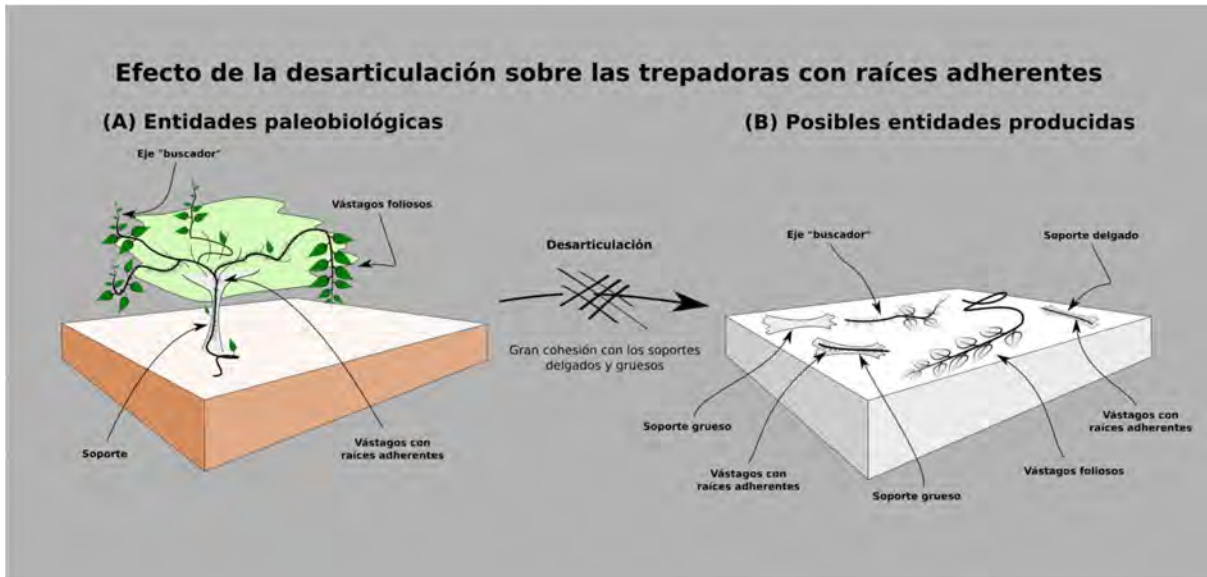
**Fig. 7.** Efecto de la desarticulación sobre las trepadoras volubles. **(A)** La relación ejes voluble-soporte se establece en los ejes jóvenes y perdura toda la vida. Los ejes volubles presentan una gran cohesión a los soportes con independencia de su tamaño. **(B)** La desarticulación afecta la producción biogénica de entidades tafonómicas derivadas de plantas volubles de modo tal que las puede separar en diversas entidades: ejes buscadores, ejes asimiladores y vástagos volubles en torno a soportes delgados y gruesos.





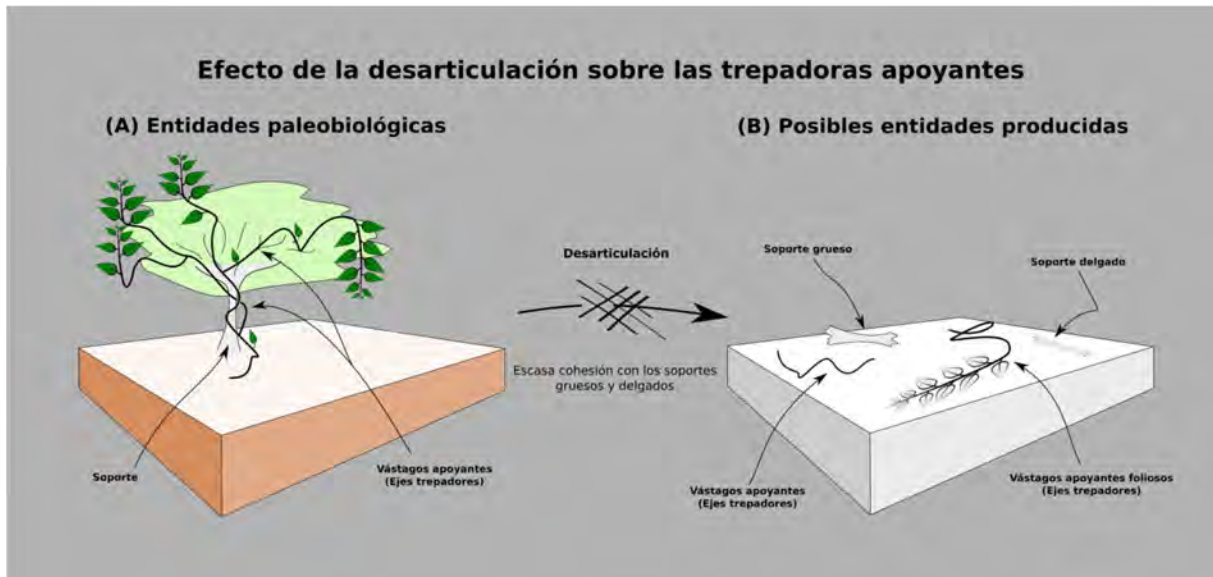
**Fig. 8.** Efecto de la desarticulación sobre las trepadoras con zarcillos enroscantes. **(A)** La relación ejes trepadores-soporte se establece en los ejes jóvenes a través de los zarcillos enroscantes y dura hasta la senescencia de los zarcillos. Los ejes trepadores con zarcillos enroscantes presentan una gran cohesión a los soportes delgados, pero escasa o ninguna cohesión con los soportes gruesos. **(B)** La desarticulación afecta la producción biogénica de entidades tafonómicas derivadas de la trepadora de modo tal que las puede separar en diversas entidades: ejes buscadores, ejes asimiladores, ejes con zarcillos enroscantes en torno a soportes delgados; y entidades derivadas de los soportes gruesos sin información respecto a la relación trepadora-soporte.





**Fig. 9.** Efecto de la desarticulación sobre las trepadoras con raíces adherentes. **(A)** La relación ejes trepadores-soporte se establece en los ejes jóvenes a través de las raíces adherentes y dura hasta la senescencia de las raíces adherentes que suele devenir luego de numerosas temporadas. Los ejes trepadores con raíces adherentes presentan una gran cohesión a los soportes tanto delgados como gruesos. **(B)** La desarticulación afecta la producción biogénica de entidades tafonómicas derivadas de la trepadora de modo tal que las puede separar en diversas entidades: ejes buscadores, ejes asimiladores, ejes adheridos por medio a raíces a soportes delgados y gruesos; y entidades derivadas de los soportes gruesos sin información respecto a la relación trepadora-soporte.

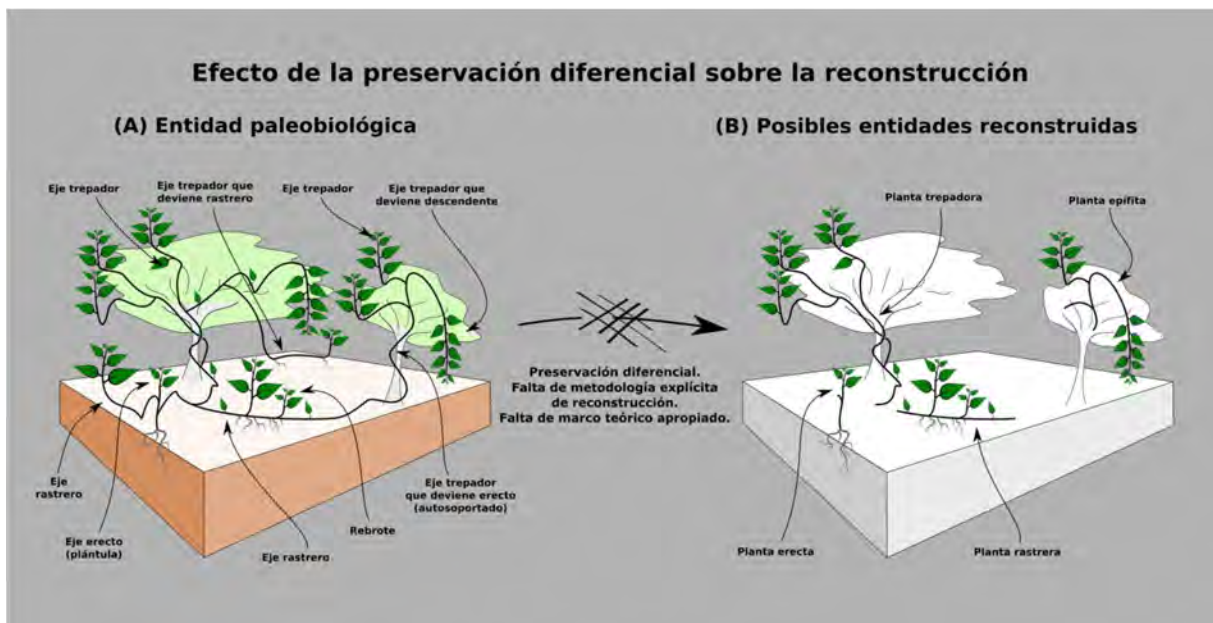




**Fig. 10.** Efecto de la desarticulación sobre las trepadoras apoyantes. **(A)** La relación vástago apoyante-soporte se establece en los ejes jóvenes y puede durar varias temporadas. Los vástagos apoyantes presentan una escasa cohesión a los soportes con independencia de su tamaño. **(B)** La desarticulación afecta la producción biogénica de entidades tafonómicas derivadas de plantas apoyantes de modo tal que las puede separar en diversas entidades: ejes asimiladores, vástagos apoyantes y entidades derivadas de los soportes delgados y gruesos sin información respecto a la relación trepadora-soporte.







**Fig. 11.** Efecto de la preservación diferencial sobre la reconstrucción del tipo biológico trepador. **(A)** Las plantas trepadoras pueden desarrollar varios tipos de ejes trepadores, erectos, rastreros y descendentes. **(B)** Los procesos tafonómicos pueden destruir la información paleobiológica (preservación diferencial) sobre la conexión orgánica entre los diferentes tipos de ejes. Asimismo, la falta de un marco teórico apropiado y de una metodología explícita de reconstrucción puede derivar en que parte de esa información no esté disponible. De este modo una única entidad paleobiológica puede ser reconstruida como varias entidades diferentes (Compárese los ejes en **A** con las entidades reconstruidas de **B**).



## Distribución taxonómica de las reconstrucciones fósiles por tipo biológico

Grupo taxonómico	Tipo Biológico						
	Trepadora				No trepadora		
	Trepadora	Trepadora/ Rastrera	Trepadora/ Epífita	Total trepadoras	Rastrera	Epífita	Estranguladora
Sphenophyllales	54	1	0	55	1	2	0
Filicales	108	19	3	130	17	5	1
Medullosales	74	0	0	74	0	0	0
Mariopteridales	118	0	0	118	0	0	0
Lyginopteridales	210	0	0	210	0	0	0
Callistophytales	21	0	1	22	0	0	0
Caytoniales/ Peltaspermales	2	0	0	2	0	0	0
Gigantopteridales	16	0	0	16	0	0	0
Bennetitales	4	0	0	4	0	0	0
Angiospermas	503	0	0	503	0	0	0
Cladoxylales	1	0	0	1	0	0	0
Plantae I.S.	1	0	0	1	0	0	0
<b>Total</b>	<b>1111</b>	<b>20</b>	<b>4</b>	<b>1135</b>	<b>18</b>	<b>7</b>	<b>1</b>

**Tabla 1.** Distribución taxonómica de las reconstrucciones de plantas trepadoras y otros tipos biológicos.



## Distribución taxonómica de los criterios de reconstrucción utilizados

Grupo taxonómico	POSICIÓN DE VIDA SOBRE EL SOPORTE	MORFOLOGÍA										AFINIDAD TAXONÓMICA
		Mecanismos de ascenso			Proporciones del vástago							
		Estructuras adhesivas, ganchos y espinas	Raíces adventicias	Bases de los pecíolos grandes en comparación al diámetro del tallo	Heterofilia	Anatomía caulinar	Entrenudos largos	Relación diámetro/longitud del tallo	Relación diámetro del tallo/follaje	Expansión tardía del follaje apical y/o tricomas glandulares densos;	Modelos biomecánicos	
Sphenophyllales	3	31	0	0	7	1	4	3	0	0	0	22
Filicales	8	2	19	0	0	19	0	18	0	2	1	99
Medullosales	0	5	0	0	1	11	4	8	4	2	7	56
Mariopteridales	3	21	5	0	0	1	0	6	8	0	0	91
Lyginopteridales	0	3	16	4	0	6	4	13	7	0	8	184
Callistophytales	1	8	7	0	0	0	4	1	1	0	0	11
Caytoniales/ Peltaspermales	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Gigantopteridales	0	6	0	0	0	3	0	3	0	0	0	10
Bennetitales	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Angiospermas	2	3	0	0	0	9	1	0	0	0	2	497
Cladoxylales	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plantae I.S.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Total</b>	<b>19</b>	<b>83</b>	<b>47</b>	<b>4</b>	<b>8</b>	<b>50</b>	<b>18</b>	<b>52</b>	<b>20</b>	<b>4</b>	<b>18</b>	<b>971</b>

**Tabla 2.** Distribución taxonómica de los criterios utilizados en las reconstrucciones fósiles de plantas trepadoras.



### Distribución taxonómica y nivel de validez de las reconstrucciones fósiles de plantas trepadoras

Grupo taxonómico	Nivel de Validez			Total
	Primer orden	Segundo orden	Tercer orden	
Sphenophyllales	3 (5,5%)	33 (56,4%)	23 (38,1%)	55
Filicales	8 (6,1%)	23 (17,7%)	100 (76,9%)	130
Medullosales	0 (0%)	19 (25,7%)	55 (74,3%)	74
Mariopteridales	3 (2,5%)	27 (22,9%)	88 (74,6%)	118
Lyginopteridales	0 (0%)	29 (13,8%)	181 (86,2%)	210
Callistophytales	1 (4,8%)	9 (42,9%)	11 (52,4%)	22
Caytoniales/ Peltaspermales	0 (0%)	1 (50%)	1 (50%)	2
Gigantopteridales	0 (0%)	6 (37,5%)	10 (62,5%)	16
Bennetitales	0 (0%)	4 (100%)	0 (0%)	4
Angiospermas	2 (0,4%)	10 (1,9%)	489 (97,2%)	503
Cladoxylales	1 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	1
Plantae I.S.	1 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	1
<b>Total</b>	<b>19 (1,7%)</b>	<b>161 (14,18%)</b>	<b>956 (84,22%)</b>	<b>1135</b>

**Tabla 3.** Distribución taxonómica y nivel de validez de las reconstrucciones fósiles de plantas trepadoras.





### Distribución temporal y nivel de validez de las reconstrucciones fósiles de plantas trepadoras

Periodo	Nivel de Validez			Total
	Primer orden	Segundo orden	Tercer orden	
Cuaternario	0 (0%)	2 (14,3%)	12 (85,7%)	14 (1,2%)
Neógeno	0 (0%)	4 (2,4%)	162 (97,6%)	166 (14,6%)
Paleógeno	1 (0,3%)	5 (1,5%)	315 (98,1%)	321 (28,3%)
Cretácico	3 (5,1%)	2 (3,5%)	53 (91,4%)	58 (5,1%)
Jurásico	0 (0%)	2 (100%)	0 (0%)	2 (0,2%)
Triásico	0 (0%)	8 (88,9%)	1 (11,1%)	9 (0,8%)
Pérmico	5 (9,1%)	18 (32,7%)	32 (58,2%)	55 (4,8%)
Carbonífero	8 (1,5%)	120 (23,5%)	382 (74,9%)	510 (44,9%)
Devónico	2 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (0,2%)
Total	19 (1,7%)	161 (14,18%)	956 (84,22%)	1135

**Tabla 4.** Distribución temporal y nivel de validez de las reconstrucciones fósiles de plantas trepadoras. Se indican los valores absolutos y los porcentajes del total del periodo.

**(Página siguiente) Tabla 5.** Tabla resumen de los sesgos de producción y preservación de la información paleobiológica que afectan al registro fósil de plantas trepadoras propuestos por la literatura previa y en esta tesis (para una discusión detallada ver los apartados correspondientes).

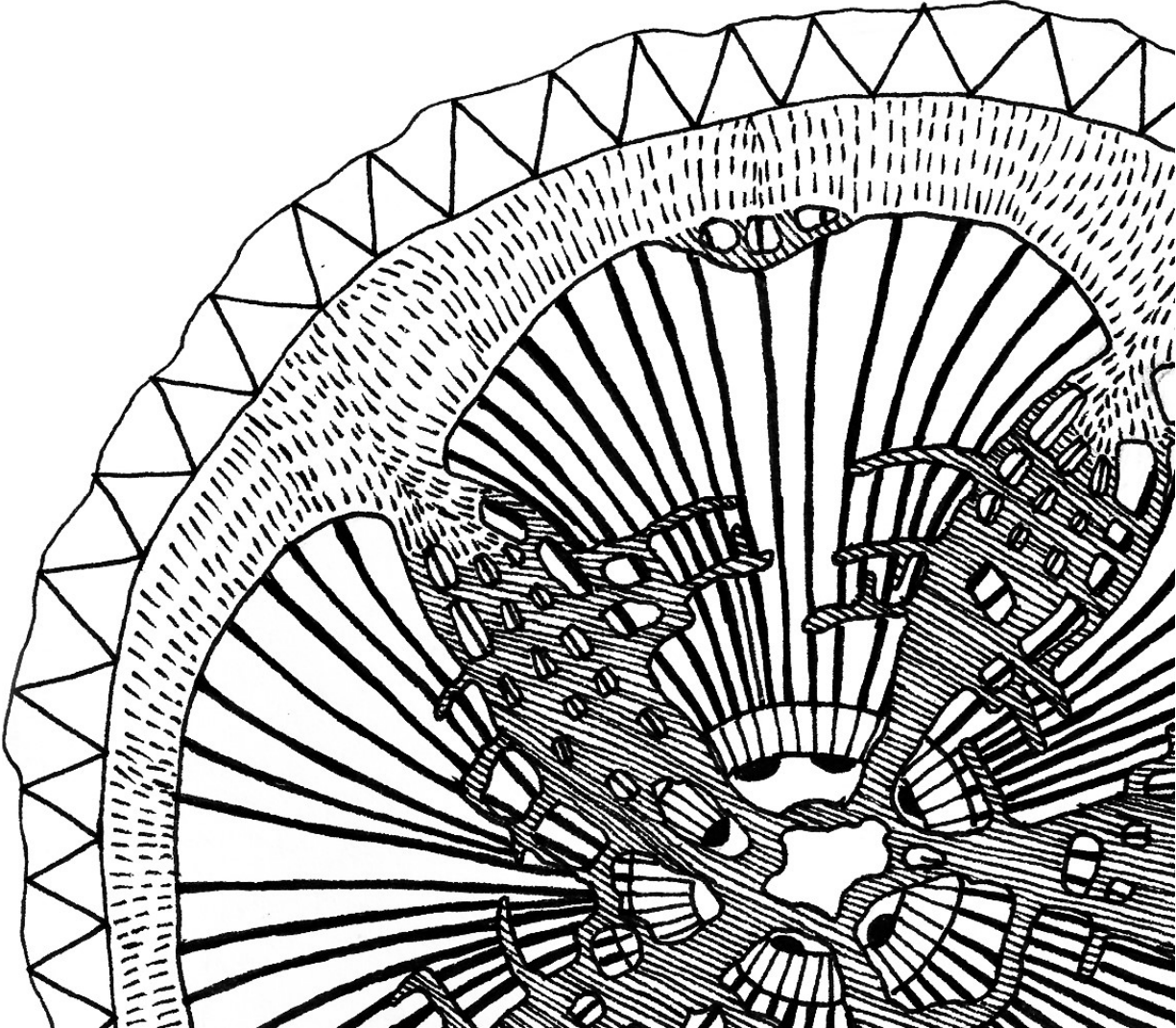
Tipo de sesgo	Sesgos de la información	Propuesto como sesgo en:
Sesgos de producción	Las raíces tienen baja chance de alcanzar los depocentros. La relación trepadora-suelo (etapa juvenil y ejes rastreros) tiene bajo potencial de preservación.	esta tesis
	La relación trepadora-soporte tiene más chances de preservarse cuanto mayor es su resistencia a la separación del mecanismo de ascenso en vida (en orden descendiente): vástagos volubles en soportes rugosos, estructuras punzantes, raíces adherentes, zarcillos enroscantes en soprtres delgados, vástagos volubles en soportes lisos; zarcillos adhesivos, pelos duros	esta tesis
	Las entidades tafonómicas producidas por las trepadoras son más abundantes y diversas en los trópicos secos, seguidas por los trópicos húmedos, y luego los ecosistemas templados.	esta tesis
	Las entidades tafonómicas producidas por las trepadoras radicales son más abundantes en las regiones sin estación seca, en los ambientes cerrados y en los lados umbríos de los soportes.	esta tesis
	Las entidades tafonómicas producidas por las plantas con zarcillos son más abundantes en los claros y bordes de los bosques y en las zonas perturbadas	esta tesis
	Las entidades tafonómicas producidas por las plantas trepadoras tienden a estar sobrerrepresentadas en los depósitos de borde de cuerpos de agua.	Spicer, 1989
	Las entidades tafonómicas producidas por las plantas trepadoras son más afectadas por la degradación de los márgenes ya que presentan hojas de margen dentado con mayor frecuencia que los otros tipos biológicos.	Burnham et al., 2001
	Las entidades tafonómicas producidas por las plantas trepadoras están subrepresentadas en la hojarasca de bosques aunque de forma local pueden representar hasta el 40% de la hojarasca, lo cual indica la proximidad de la fuente	esta tesis
	Las entidades tafonómicas producidas por las plantas trepadoras por las plantas trepadoras tienden a estar mejor representadas en el registro fósil de hojas por su relación tallo/hoja	esta tesis
	Las entidades tafonómicas derivadas de las hojas del sol de las trepadoras que llegan al dosel tienden a estar sobrerrepresentadas en los depósitos de claros abiertos.	Spicer et al., 2005
	Las entidades tafonómicas derivadas de las hojas de plantas con zarcillos tienden a estar mejor representadas en la hojarasca porque son las trepadoras que retienen menos tiempo sus hojas.	esta tesis
	Las entidades tafonómicas derivadas de trepadoras tienden a estar mejor representadas en los niveles fosilíferos formados por la caída de ceniza piroclástica.	Spicer 1991; Jacobs & Winkler, 1992; Ferguson, 2005
	Sesgos de preservación	Las entidades tafonómicas derivadas de las trepadoras tienden a estar mejor representadas en los depósitos de ambientes secos debido a sus tasas de reciclado bajas.
Las entidades tafonómicas derivadas de las hojas de trepadoras tienden a estar subrepresentadas en depósitos derivados de la hojarasca debido a que sus defensas químicas simples y altas concentraciones de fósforo y nitrógeno favorecen su rápida descomposición.		esta tesis
Las entidades tafonómicas derivadas de las hojas de trepadoras tienden a estar subrepresentadas en depósitos derivados de depósitos lacustres oligotróficos debido a su alta velocidad de descomposición.		Ferguson, 2005
Las entidades tafonómicas derivadas de las trepadoras tienden a estar subrepresentadas en el registro fósil ya que su cuerpo (en especial los tallos) son propensos a la temprana degradación fúngica.		esta tesis
Las entidades tafonómicas derivadas de las trepadoras gruesas y de corteza lisa tienden a estar subrepresentadas en el registro fósil debido a a que albergan la mayor diversidad de descomponedores fúngicos		esta tesis
Las entidades tafonómicas derivadas de las trepadoras de zonas tropicales tienden a estar subrepresentadas debido a que la degradación fúngica comienza en la trepadora viva, por lo que se degradan más rápido que el resto de las plantas		esta tesis
Las entidades tafonómicas derivadas de los leños de trepadoras tienden a estar subrepresentados debido a que los vasos gruesos, la gran cantidad de parénquima y el alto contenido de agua favorecen la acción de los descomponedores.		esta tesis

*(Página siguiente)* **Tabla 6.** Tabla resumen de los criterios de reconstrucción aplicados al registro fósil de plantas trepadoras y su principal interpretación (para una discusión detallada ver los apartados correspondientes).

Tipos de criterio	Criterios de reconstrucción	Interpretación
<b>Posición de vida</b>	Ejes enraizados en el suelo	planta terrestre (eje rastrero, epiclino o erecto)
	Ejes fijos al soporte	ejes epiclinos (trepadores) o epífitos
<b>Mecanismos de ascenso</b>	Punteadura evertidas; o células más pequeñas pero más profundas y menos cutinizadas que las del resto de la planta; o papilas formadas por repliegues de la pared externa, o bien repliegues de la cutícula asociados con las bandas colenquimáticas subepidérmicas; o anillo subepidérmico continuo o discontinuo de colénquima, con fibras gelatinosas esclerosado o no; o vibrógeno (células grandes desordenadas y con grandes espacios intercelulares conectados con los estomas)	presentes (eje tigmosensible: posible función prensil)/ ausentes (eje tigmosensible o no)
	Ejes filiformes, ramificados o no, en el extremo de las hojas o de los tallos	posible función prensil (zarcillo enroscante)
	Ejes filiformes rematados en discos, ramificados o no, en el extremo de las hojas o de los tallos	posible función adhesiva (zarcillo adhesivo)
	Ejes filiformes rematados en acúleos, ramificados o no, en el extremo de las hojas o de los tallos	posible función de fijación (zarcillo uncinado)
	Vástagos en espiral	posible función de fijación (vástago voluble)
	Maduración tardía de las fibras G	posible función de fijación (mecanismo de ascenso)
	Banda o anillo continuo o discontinuo que rodea la estela de fibras G	posible función prensil (zarcillo enroscante)
	Columna cntral de fibras G	posible función adhesiva (zarcillo adhesivo)
	Red de ejes entretejidos	posible función de fijación (entramado caulinar)
	Estructuras punzantes presentes (pelos duros, espinas, agujones entre otras)	posible función de fijación (mecanismo de ascenso no especializado), defensa contra herbivoría, xerofilia, entre otros
	Estructuras punzantes exclusivamente en la cara abaxial; o en forma de garfio apuntando hacia el ápice en la cara adaxial, o bien retrorsos en la cara abaxial o en ambas caras	posible función de fijación (mecanismo de ascenso no especializado)
	Extremos de los ejes u hojas recurvados en forma de gancho	posible función de fijación (mecanismo de ascenso no especializado)
	Bases foliares de gran tamaño; o nudos engrosados; u hojas y ramas opuestas, en especial, cuando se desarrollan en entrenudos cortos; o verrugas; o cortezas rugosas	posible función de fijación (mecanismo de ascenso no especializado)
	<b>Heterofilia</b>	Heterofilia presente
<b>Anatomía caulinar (Síndrome vascular lianescente)</b>	Anillo o bandas discontinuas de colénquima o esclerénquima (que puede incluir fibras gelatinosas) en torno a la estela o en la corteza (primaria o secundaria)	tejidos primarios colaboran con el sostén del vástago
	Xilema secundario diferenciado en dos zonas: interna (caracterizado por la gran cantidad de fibras, vasos de pequeño calibre en anillos o franjas radiales, y la ausencia de parénquima axial) y externa (de rasgos variados según el grupo, en general presentan dimorfismo vascular marcado, abundante parénquima y fibras más delgadas que en la etapa anterior).	el eje presenta dos etapas bien diferenciadas: etapa erecta (juvenil) y etapa epiclina (adulta)
	Radios anchos y/o agregados (conjunto de radios multiseriados estrechamente asociados) que pueden ser tan anchos que conforman la variante cambial xilema en placas; o Parénquima radial de paredes delgadas; o Gran cantidad de parénquima axial	el eje presenta especialización en la función de almacenamiento y reparación de daños; el eje presenta alta flexibilidad
	Traqueidas de gran calibre en especies homoxiladas.	alta conducción hidráulica en vástagos delgados
	Gran cantidad de traqueidas en especies heteroxiladas asociadas a los vasos (vasicéntricas) o no asociadas (tejido de fondo).	alta seguridad hídrica
	Poca cantidad de elementos de vaso de gran calibre en el xilema secundario o en el metaxilema en las plantas que no desarrollan tejidos secundarios de conducción (de diámetros comparables a los vasos del xilema secundario).	alta conducción hidráulica en vástagos delgados
	Gran cantidad de elementos de vaso de pequeño calibre, algunos incluso de diámetros comparables a traqueidas o fibras	alta seguridad hídrica
	Dimorfismo vascular: coexistencia de elementos de vaso de dos clases diamétricas en leños de porosidad difusa, que no está necesariamente asociada a una distribución bimodal de los diámetros	altas conducción y seguridad hídrica en vástagos delgados
Traqueidas largas en especies sin vasos	alta conducción hidráulica	

<b>Morfología</b>	<b>Anatomía caulinar (Síndrome vascular lianescente)</b>	Vasos largos	alta conducción hidráulica
		Zona central del tallo con una densa concentración de haces vasculares con vainas muy lignificadas; zona periférica con escasos haces poco lignificados	alta conducción y seguridad mecánica en vástagos delgados en especies sin crecimiento secundario
		Floema secundario con tubos cribosos de gran calibre y placas cribosas simples.	alta conducción de fotosintatos
		Xilema secundario de contorno aplanado, lobulado o surcado	vástagos flexibles
		Tallos de sección aplanada, lobulada, costillada o irregular	vástagos flexibles
		Floema intraxilemático; Múltiples ciclos de tejidos vasculares; o Tejidos vasculares dispersos por parénquima de dilatación	redundancia de tejidos de conducción
	<b>Proporciones del vástago</b>	Alta proporción longitud/diámetro del tallo	ejes no autoportados (epiclinos o rastreros)
		Estimación de la proporción longitud/diámetro del tallo: Variación del calibre de los vasos a lo largo de un eje=longitud del eje elevado a una potencia de 0,22	ejes no autoportados (epiclinos o rastreros)
		Ejes elongados con las hojas poco expandidas y los mecanismos de ascenso bien desarrollados	ejes buscadores
		Ejes buscadores y ejes asimiladores en una misma planta	especialización en funciones de fijación y fotosintética de los ejes
		Alta proporción superficie o biomasa foliar/diámetro del tallo	ejes epiclinos (trepadores)
		Baja proporción superficie o biomasa foliar/diámetro del tallo permite distinguir entre ejes trepadores y erectos	ejes erectos (planta trepadora o erecta)
		Peciolos largos	gran capacidad de captación de luz y rápida asimilación de materia orgánica
		Aumento de la biomasa del segmento (lámina + entrenudo)	aumento del diámetro del tallo
		Variación en la complejidad de la lámina, en especial, el grado de división	aumento con el diámetro del tallo con independencia del tamaño de la hoja
		hojas más expuestas al sol de las trepadoras tienden a ser compuestas o con lóbulos profundos, las hojas bien asoleadas tienden a presentar bases cordadas, en tanto que aquellas sombreadas tienden a desarrollar bases angostadas	variación en el asoleamiento de las hojas, asociado a la posición y altura sobre el soporte
	<b>Índices hidráulicos</b>	alta conductividad hidráulica relativa (CR); o alta relación tamaño-cantidad de vasos (S)	gran superficie foliar soportada por tallos delgados
		alta densidad de vasos	ejes no autoportados (epiclinos o rastreros o ramas apoyantes de arbustos)
		altos valores de seguridad hídrica al tener en cuenta los vasos de todos los tamaños (tanto los de gran diámetro como los menores)	ejes no autoportados (epiclinos o rastreros o ramas apoyantes de arbustos)
	<b>Modelos biomecánicos</b>	Altos valores estimados de flexibilidad	eje epiclino
Bajos valores estimados de resistencia a la torsión		eje epiclino	
Disminución del módulo de elasticidad (módulo de Young) a lo largo de la ontogenia		dicotiledóneas y gimnospermas escandentes, las trepadoras axilares y algunas trepadoras por órganos espinescentes	
Constancia del módulo de elasticidad (módulo de Young) a lo largo de la ontogenia		plantas apoyantes y en las monocotiledóneas escandentes	
<b>Afinidad taxonómica</b>	El fósil pertenece a un grupo taxonómico donde todas o gran parte de las especies son trepadoras	posible modo de vida trepador	

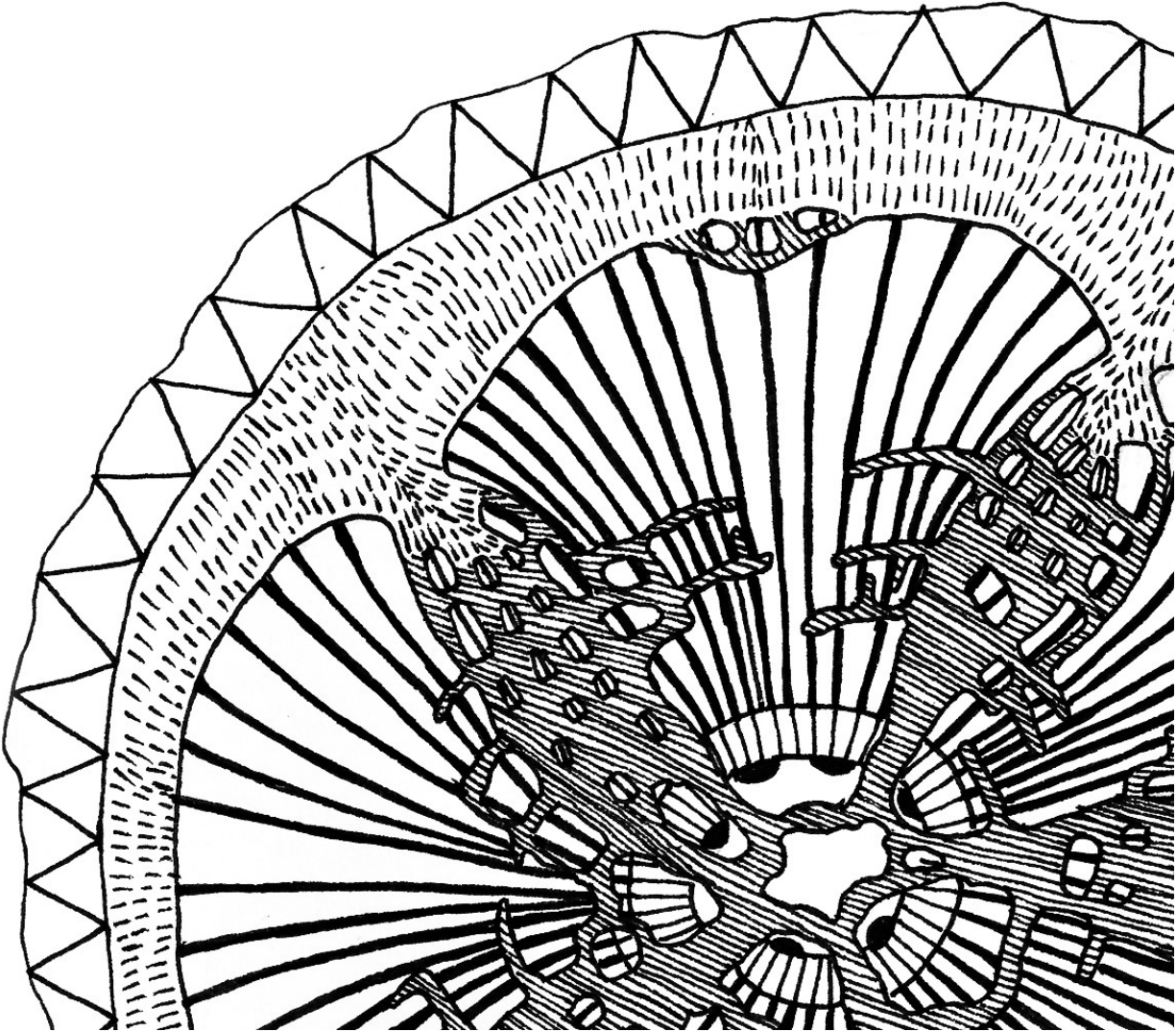
**4- APÉNDICE**



**(Página siguiente) Apéndice.** Reconstrucciones fósiles de plantas trepadoras ordenadas por grupos taxonómico, familia y especie por orden alfabético, órgano fosilizado [Es: Esporas; Ex: expansión laminar (hoja o fronde); Fl: Flores; Fr: Frutos; L: Leño; P: Polen; R: Raíces; S: Semilla; T: Tallo; Z: Zarcillo], tipo de preservación [C/I: Compresión/Impresión; P: Palinomorfo; T: Petrificación (silicificación) o Coal-Ball], procedencias geológica y geográfica, criterios de reconstrucción utilizados y nivel de validez para cada reconstrucción (I: primer orden, alto nivel de validez; II: segundo orden, nivel medio de validez; III: tercer orden, bajo nivel de validez) (Basado en Burnham, 2009, 2014, 2015).



**4- APÉNDICE**



**(Páginas siguientes) Apéndice.** Reconstrucciones fósiles de plantas trepadoras ordenadas por grupos taxonómico, familia y especie por orden alfabético, órgano fosilizado [Es: Esporas; Ex: expansión laminar (hoja o fronde); Fl: Flores; Fr: Frutos; L: Leño; P: Polen; R: Raíces; S: Semilla; T: Tallo; Z: Zarcillo], tipo de preservación [C/I: Compresión/Impresión; P: Palinomorfo; T: Petrificación (silicificación) o Coal-Ball], procedencias geológica y geográfica, criterios de reconstrucción utilizados y nivel de validez para cada reconstrucción (I: primer orden, alto nivel de validez; II: segundo orden, nivel medio de validez; III: tercer orden, bajo nivel de validez).



Ang	Angiospermas													1	III
8	Actinidiaceae	<i>Actinidia</i>	<i>sp.</i>	Se	T	Kreuzau	Alemania	Neógeno	Mioceno	Ferguson, D.K., M. Pinggen, R. Zetter, y C.-C. Hofmann	1998	Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany.	Review of Palaeobotany and Palynology 101:147-177.	1	III
9	Actinidiaceae	<i>Actinidioxylon</i>	<i>princeps</i>	L	T	Dernbach, Westerwald	Alemania	Neógeno	Plioceno	Müller-Stoll, W.R. y E. Mädler-Angeliewa	1969	Actinidioxylon princeps (Ludwig) n. comb. Ein lianenholz aus dem Pliozen von Dernbach in Westerwald.	Senckenbergiana lethaea 50: 105-115.	1	III
10	Anacardiaceae	<i>Rhus</i>	<i>magnifolia</i>	Ex	C/I	Weaverville	EE.UU. (California)	Neógeno	Mioceno	MacGinitie, H.D.	1937	The flora of the Weaverville Beds of Trinity County, California with descriptions of the plant-bearing beds.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 83-152.	1	III
11	Anacardiaceae	<i>Rhus</i>	<i>protoambigua</i>	Ex	C/I	Yoshioka	Japón	Neógeno	Mioceno	Tanai, T. y N. Suzuki	1963	Miocene Floras of Southwestern Hokkaido, Japan.	In: Tanai T, Suzuki N eds. Tertiary Floras of Japan, Miocene Floras. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the geological survey of Japan. 7-149.	1	III
12	Anacardiaceae	<i>Rhus</i>	<i>protoambigua</i>	Ex	C/I	Utto, Honshu	Japón	Neógeno	Mioceno	Huzioka, K.	1963	The Utto flora of Northern Honshu. I	in: Tanai T, Suzuki N eds. Tertiary Floras of Japan, Miocene Floras. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the geological survey of Japan. 153-216. in: Plants in Mesozoic Time	1	III
13	Angiosperma I.S.	<i>Munzingoxylon</i>	<i>delevoryasii</i>	Se	T	Montañas Cedar; Cañón del Burro	EE.UU. (Utah)	K	Temprano	Tidwell, W.D., S. Ash, y B.B. Brooks	2008	Oldest Known Dicotyledonous Lianas from the Early Cretaceous of Utah and New Mexico, U.S.A	C.T. Gee (ed.) pp: 271-291 in: Plants in Mesozoic Time	1	I
14	Angiosperma I.S.	<i>Rodoxylon</i>	<i>scheetzii</i>	Se	T	Fm. Mojado	EE.UU. (Nuevo México)	K	Temprano	Tidwell, W.D., S. Ash, y B.B. Brooks	2008	Oldest Known Dicotyledonous Lianas from the Early Cretaceous of Utah and New Mexico, U.S.A	C.T. Gee (ed.) pp: 271-291	1	I
15	Annonaceae	<i>Fissistigma</i>	<i>senii</i>	Ex	C/I	Uttar Pradesh	India	Neógeno	Mioceno	Prasad, M. J.S. Antal, y V.D. Tiwari	1997	Investigation on plant fossils from Seria Naka in the Himalayan foot-hills of Uttar Pradesh, India	The Palaeobotanist 46(3):13-30 Carnegie Institute of Washington Publication 534: 1-178.	1	III
16	Apocynaceae	<i>Asclepiadites</i>	<i>laterita</i>	Ex	C/I	Chalk Bluffs	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1941	A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada.	1-178.	1	III
17	Apocynaceae	<i>Mandevilla</i>	<i>sp.</i>	P	P	Sao Paulo, Colonia Crater	Brasil	Q	Pleistoceno	Ledru, Marie-Pierre, P. Mourguiart, y C. Riccomini	2008	Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic Rainforest since the last interglacial.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152.	1	III

Angiospermas	18	Apocynaceae	<i>Vincetoxicum (Cynanchum)</i>	<i>trinervatum</i>	Ex	C/I	Trout Creek	EE.UU. (Oregon)	Neógeno?	Mioceno?	MacGinitie, H.D.	1933	The trout creek flora of southeastern Oregon. palaeoenvironmental interpretation of the Neogene locality Caranceja (Reocín, Cantabria, N. Spain) from comparative studies of wood, charcoal, and pollen.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 21-68.	1	III
	19	Araliaceae	<i>Hedera</i>	<i>sp.</i>	P	P	Caranceja (Reocín, Cantabria)	España	Neógeno	Plioceno	Olivares, C.A., M.G. Anton, F. G. Mazaneque, y C.M. Juaristi Nemejc, F., Z. Kvacek, B. Pacltova, y M. Konzalova	2004	Tertiary plants of the Plzen Basin (west Bohemia)	Review of Palaeobotany and Palynology 123:133-157.	1	III
	20	Araliaceae	<i>Hedera</i>	<i>sp.</i>	P	P	Dnesice, Bohemia	República Checa	Neógeno	Mioceno		2002		Acta Univeritatis Carolinae - Geologica 46(4):121-176	1	III
Angiospermas	21*	Arecaceae	<i>Calamus</i>	<i>daemonoropsis</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	22	Arecaceae	<i>Calamus</i>	<i>sp.</i>	P	P	Cuenca Francolinglesa	Francia, Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Gruas-Cavagnetto, C.	1978	Etude palynologique de L'Eocene du bassin Anglo-Parisien. Impact of Paleocene/Eocene Greenhouse Warming on North American Paratropical Forests	Memoires de la Societe Geologique de France. 151:1-60.	1	III
	23	Arecaceae	<i>Calamus</i>	<i>sp.</i>	P	P	Hachetigbee Bluff	EE.UU. (Alabama)	Paleógeno	Eoceno	Harrington, G.	2001		Palaios 16(3):266-278.	1	III
	24	Arecaceae	<i>Eremospatha</i>	<i>chilgaensis</i>	Ex	C/I	Río Guang, Chilga	Etiopia	Paleógeno	Oligoceno	Pan, A.D.	2007	The Late Oligocene (28 – 27 Ma) Guang River flora from the Northwestern Plateau of Ethiopia, Chilga Ethiopia.	D. Phil. Dissertation, Southern Methodist University.	1	III
	25	Aristolochiaceae	<i>Aristolochia</i>	<i>mexiana</i>	Ex	C/I	Goshen	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Oligoceno	Chaney, R.W. y E. I. Sanborn	1933	The Goshen Flora of west central Oregon.	Carnegie Institute of Washington Publication 439: 1-103.	1	III
	26	Aristolochiaceae	<i>Aristolochia</i>	<i>mortuae</i>	Ex	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1953	Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado.	Carnegie Institute of Washington Publication 599:1-198.	1	III
	27	Aristolochiaceae	<i>Aristolochia</i>	<i>triangularis</i>	Ex	C/I	Weaverville	EE.UU. (California)	Neógeno	Mioceno	MacGinitie, H.D.	1937	The flora of the Weaverville Beds of Trinity County, California with descriptions of the plant-bearing beds. Aristolochioxylon prakashii from the Deccan Intertrappean beds of Wardha District, Maharashtra.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 83-152.	1	III
Angiospermas	28	Aristolochiaceae	<i>Aristolochioxylon</i>	<i>prakashii</i>	L	T	Wardha District, Maharashtra	India	Paleógeno	Eoceno	Kulkarni, AR y K.S. Patil	1977		Geophytology 7(1):44-49.	1	II
	29	Aristolochiaceae	<i>Aristolochites</i>	<i>heeri</i>	Ex	C/I	Court House Bluff, Río Cape Fear, Bladen	EE.UU. (Carolina del Norte)	K	Tardío	Berry, E.W.	1920	Contributions to the Mesozoic Flora of the Atlantic Coastal Plain, XIII.- North Carolina	Bulletin of the Torrey Botanical Club, Vol. 47(9):397-406	1	III

Angiospermas														Angiospermas		
Angiospermas	30	Aristolochiaceae	<i>Aristolochites</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Kamchatka	Rusia	K	Tardío	Herman, A.B.	1990	Late Cretaceous floras and climate of the Anadyr-Koryakian Subregion (northeast USSR)	Рубинский, Л. С. Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
	31	Asclepiadaceae	<i>Cynanchum</i>	<i>heerii</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D.H.	2000	The Lower Miocene floras of the Spremberger sequence and the second brown coal horizon in the Lusatica region. III.Dialypetalae and Sympetalae.	Palaeontographica Abteilung B 253: 1-106	1	III
	32	Bignoniaceae	<i>Arrabidaea</i>	<i>patagonica</i>	Ex	C/I	north of Rio Chubut (Patagonia)	Argentina	Neógeno?	Mioceno?	Berry, E.W.	1925	A Miocene flora from Patagonia	John Hopkins University Studies in Geology 6:183-251.	1	III
	33	Bignoniaceae	<i>Arrabidaea</i>	<i>sp.</i>	P	P	Sao Paulo, Colonia Crater	Brasil	Q	Pleistoceno	Ledru, Marie-Pierre, P. Mourguiart, y C. Riccomini	2008	Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic Rainforest since the last interglacial.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152.	1	III
	34	Bignoniaceae	<i>Bignonia</i>	<i>neogenia</i>	Ex	C/I	Loreto	Perú	Neógeno?	Mioceno?	Berry, E.W.	1925	Tertiary plants from Eastern Peru.	John Hopkins Studies in Geology 6:163-181	1	III
	35	Bignoniaceae	<i>Bignonites</i>	<i>americana</i>	Ex	C/I	Loreto	Perú	Neógeno?	Mioceno?	Berry, E.W.	1925	Tertiary plants from Eastern Peru.	John Hopkins Studies in Geology 6:163-181 Carnegie Institute of Washington	1	III
	36	Bignoniaceae	<i>Callichlamys</i>	<i>zeteki</i>	Ex	C/I	Goshen	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Oligoceno	Chaney, R.W. y E. I. Sanborn	1933	The Goshen Flora of west central Oregon.	Publication 439: 1-103. Smithsonian Institution Press, Washington DC	1	III
	37	Cannabaceae	<i>Humulus</i>	<i>florissantella</i>	Ex	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	Meyer, H.W.	2003	The fossils of Florissant	Smithsonian Institution Press, Washington DC	1	III
	38	Cannabaceae	<i>Humulus</i>	<i>japonicus</i>	Se	T	Estratos Stegodon, Akashi	Japón	Neógeno	Plioceno	Miki, S.	1937	Plant fossils from the Stegodon beds and the Elephas beds near Akashi.	Japan Journal of Botany 8: 303-341	1	III
	39	Celastraceae	<i>Celastrus</i>	<i>ferrugineus</i>	Ex	C/I	Comstock	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Sanborn, E.I.	1937	The Comstock Flora of west central Oregon.	Carnegie Institute of Washington Publication 465: 1-28.	1	III
	40	Celastraceae	<i>Celastrus</i>	<i>ferrugineus</i>	Ex	C/I	Laramie	EE.UU. (Wyoming)	Paleógeno	Eoceno	Sanborn, E.I.	1937	The Comstock Flora of west central Oregon.	Carnegie Institute of Washington Publication 465: 1-28. Carnegie Institute of Washington	1	III
	41	Celastraceae	<i>Celastrus</i>	<i>preangulata</i>	Ex	C/I	Chalk Bluffs	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1941	A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada.	Publication 534: 1-178. Carnegie Institute of Washington	1	III
	42	Celastraceae	<i>Celastrus</i>	<i>typica (typicus)</i>	Ex	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1953	Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado.	Publication 599:1-198. Carnegie Institute of Washington	1	III
	43	Celastraceae	<i>Celastrus</i>	<i>typica (typicus)</i>	Ex	C/I	Cuenca Beaverhead	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Eoceno	Becker, H.F.	1969	Fossil plants of the Tertiary Beaverhead Basins in southwestern Montana.	Palaeontographica Abt B 127:1-142	1	III

n.º	Familia	Género	Especie	Ciclo de vida		Localidad	País	Cronología	Estratigrama	Autor	Año	Referencia	Citas	Categoría	
				P	T										
44	Celastraceae	<i>Tontelea</i>	<i>sp.</i>	P	P	Sao Paulo, Colonia Crater	Brasil	Q	Pleistoceno	Ledru, Marie-Pierre, P. Mourguiart, y C. Riccomini	2008	Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic Rainforest since the last interglacial.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152.	1	III
45*	Connaraceae	<i>Rourea</i>	<i>blatta</i>	L	T	Las cucarachas	Panamá	Paleógeno	Mioceno	Jud, N.A. & Nelson, C.W.	2017	A liana from the lower Miocene of Panama and the fossil record of Connaraceae	American Journal of Botany 104(5): 685-693	1	II
46	Convolvulaceae	<i>Anisaea</i>	<i>sp.</i>	P	P	Bourke	Australia	Paleógeno-Neógeno	Oligoceno-Mioceno	Martin, H.	1997	The stratigraphic palynology of bores along the Darling River, downstream of Bourke, New South Wales.	Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. 118:51-67.	1	III
47	Convolvulaceae	<i>Calystegia</i>	<i>sp.</i>	P	P		Nueva Zelanda	Neógeno	Plioceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
48	Convolvulaceae	<i>Calystegia</i>	<i>sp.</i>	P	P		Alemania	Neógeno	Plioceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
49	Convolvulaceae	<i>Calystegiopollis</i>	<i>microechinatus</i>	P	p		Camerún	Paleógeno	Eoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234 Carnegie Institute of Washington Publication 599:1-198.	1	III
50	Convolvulaceae	<i>Convolvulites</i>	<i>orichitus</i>	Ex	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1953	Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado.	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
51	Convolvulaceae	<i>Merremia</i>	<i>macrocalyx</i>	P	P		Nueva Zelanda	Paleógeno-Neógeno	Oligoceno-Mioceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
52	Convolvulaceae	<i>Merremia</i>	<i>sp.</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Paleógeno	Oligoceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun.	Palaeobotany and Palynology 32:401-439. Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
53	Convolvulaceae	<i>Merremia</i>	<i>sp.</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Paleógeno	Eoceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun.	Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
54	Convolvulaceae	<i>Merremia</i>	<i>sp.</i>	P	P		Puerto Rico	Paleógeno	Oligoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
55	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P		Borneo	Neógeno	Plioceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
56	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P		Papúa Nueva Guinea	Neógeno		Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
57	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P		Bélgica	Paleógeno	Oligoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
58	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P	Isla Fraser, Queensland	Australia	Paleógeno	Oligoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
59	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P		Nueva Zelanda	Paleógeno-Neógeno	Oligoceno-Mioceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III

Angiospermas		Angiospe													
60	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P		Nigeria	Paleógeno	Eoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
61	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P		Brasil	Paleógeno	Eoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
62	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P		Antártida	Paleógeno	Eoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
63	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P	Cuenca Murray	Australia	Paleógeno	Eoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
64	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P	Cuenca Eucla	Australia	Paleógeno	Eoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
65	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P		Caribe	Paleógeno	Eoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
66	Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites</i>	<i>digitatus</i>	P	P		Brasil	Paleógeno	Eoceno-Oligoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
67	Convolvulaceae	<i>Tricolpites</i>	<i>trioblatus</i>	P	P		Nueva Zelanda	Neógeno	Mioceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
68	Convolvulaceae	<i>Tricolpites</i>	<i>trioblatus</i>	P	P	Cuenca Gisspland	Australia	Neógeno	Mioceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
69	Convolvulaceae	<i>Tricolpites</i>	<i>trioblatus</i>	P	P	Lago Frome	Australia	Neógeno	Mioceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
70	Convolvulaceae	<i>Tricolpites</i>	<i>trioblatus</i>	P	P	Lago Hydra	Australia	Neógeno	Mioceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
71	Convolvulaceae	<i>Tricolpites</i>	<i>trioblatus</i>	P	P	Cuenca Murray	Australia	Paleógeno	Eoceno	Martin, H.	2001	The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen The family Convolvulaceae in the Tertiary of Australia: evidence from pollen	Australian Journal of Botany 49:221-234	1	III
72	Cucurbitaceae	<i>Cucurbitites</i>	<i>compressus</i>	Fr	T	Belen, Piura	Perú	Paleógeno?	Eoceno?	Berry, E.W.	1929	Early Tertiary fruits and Seeds from Belen Peru	John Hopkins Studies in Geology 10:137-176.	1	III
73	Cucurbitaceae	<i>Cucurbitospermum</i>	<i>cooperi</i>	Se	T	Bahía Herne	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III



Angiospermas	74	Cucurbitaceae	<i>Cucurbitospermum</i>	<i>equilaterale</i>	Se	T	Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	75	Cucurbitaceae	<i>Cucurbitospermum</i>	<i>lakense</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D.H.	2000	The Lower Miocene floras of the Spremberger sequence and the second brown coal horizon in the Lusatica region. III. Dialypetalae and Sympetalae.	Palaeontographica Abteilung B 253: 1-106	1	III
Angiospermas	76	Cucurbitaceae	<i>Cucurbitospermum</i>	<i>lakense</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	77	Cucurbitaceae	<i>Cucurbitospermum</i>	<i>obliquum</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
Angiospermas	78	Cucurbitaceae	<i>Cucurbitospermum</i>	<i>obliquum</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III

79	Cucurbitaceae	<i>Cucurbitospermum</i>	<i>sheppeyense</i>	Se	T	Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
80	Cucurbitaceae	<i>Cucurbitospermum</i>	<i>triangulare</i>	Se	T	Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
81	Cucurbitaceae	<i>Sicyos</i>	<i>sp.</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Paleógeno	Oligoceno	Salard-Cheboldaef, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun.	Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
82	Cucurbitaceae	<i>Trichosanthes</i>	<i>fragilis</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D. H.	2001	The Middle and Upper Miocene floras of the Meuro and Rauno sequences in the Lusatica region. II. Dicotyledones.	Palaeontographica Abteilung B 257: 35-174.	1	III
83	Dichapetalaceae	<i>Dichapetalum</i>	cf. <i>mombuttense</i>	L	T	Cuevas Sterkfontein, Gauteng	Sudáfrica	Neógeno	Plioceno	Bamford, M	1999	Pliocene fossil woods from an early hominid cave deposit, Sterkfontein, South Africa.	South African Journal of Science 95:31-237	1	III
84	Dilleniaceae	<i>Dollocarpus</i>	<i>oblongifolia</i>	Ex	C/I	Concepcion-Arauco	Chile	Neógeno?	Plioceno?	Berry, E.W.	1922	The flora of the Concepcion-Arauco coal measures of Chile.	John Hopkins Studies in Geology 4:73-143	1	III
85	Dilleniaceae	<i>Dollocarpus</i>	<i>sp.</i>	P	P	Sao Paulo, Colonia Crater	Brasil	Q	Pleistoceno	Ledru, Marie-Pierre, P. Mourguiart, y C. Riccomini	2008	Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic Rainforest since the last interglacial.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152.	1	III
86	Dilleniaceae	<i>Tetracera</i>	<i>belensis</i>	Fr	T	Belen, Piura	Perú	Paleógeno?	Eoceno?	Berry, E.W.	1929	Early Tertiary fruits and Seeds from Belen Peru	John Hopkins Studies in Geology 10:137-176.	1	III
87	Dilleniaceae	<i>Tetracera</i>	<i>castaneaefolia</i>	Ex	C/I	San Pablo	EE.UU. (California)	Neógeno	Plioceno	Condit, C.	1938	The San Pablo Flora of west Central California	Carnegie Institute of Washington Publication 476: 217-268.	1	III
88	Dilleniaceae	<i>Tetracera</i>	<i>castaneaefolia</i>	Ex	C/I	Weaverville	EE.UU. (California)	Neógeno	Mioceno	MacGinitie, H.D.	1937	The flora of the Weaverville Beds of Trinity County, California with descriptions of the plant-bearing beds.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 83-152.	1	III
89	Dilleniaceae	<i>Tetracera</i>	<i>elliptica</i>	Ex	C/I	Concepcion-Arauco	Chile	Neógeno?	Plioceno?	Berry, E.W.	1922	The flora of the Concepcion-Arauco coal measures of Chile.	John Hopkins Studies in Geology 4:73-143	1	III

Angiospermas	90	Dilleniaceae	<i>Tetracera</i>	<i>oregona</i>	Ex	C/I	Goshen	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Oligoceno	Chaney, R.W. y E. I. Sanborn	1933	The Goshen Flora of west central Oregon.	Carnegie Institute of Washington Publication 439: 1-103.	1	III
	91	Dilleniaceae	<i>Tetracera</i>	<i>patagonica</i>	Ex	C/I	north of Rio Chubut (Patagonia)	Argentina	Neógeno?	Mioceno?	Berry, E.W.	1925	A Miocene flora from Patagonia	John Hopkins University Studies in Geology 6:183-251.	1	III
	92	Dilleniaceae	<i>Tetracera</i>	<i>tertiaria</i>	Ex	C/I	Loreto	Perú	Neógeno?	Mioceno?	Berry, E.W.	1925	Tertiary plants from Eastern Peru.	John Hopkins Studies in Geology 6:163-181	1	III
	93	Dilleniaceae	<i>Tetracera</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Río Guang, Chilga	Etiopia	Paleógeno	Oligoceno	Pan, A.D.	2007	The Late Oligocene (28 – 27 Ma) Guang River flora from the Northwestern Plateau of Ethiopia, Chilga Ethiopia.	D. Phil. Dissertation, Southern Methodist University.	1	III
	94	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i>	<i>liblarensis</i>	Ex	C/I	Spreetal	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D.H.	2001	The Middle and Upper Miocene floras of the Meuro and Rauno sequences in the Lusatica region. II. Dicotyledones.	Palaeontographica Abteilung B 257: 35-174.	1	III
	95	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i>	<i>cf. longicuspis</i>	Ex	C/I	Flora de Ngorora del Rift Valley	Kenia	Neógeno	Mioceno	Jacobs & Kabuye	1987	A middle Miocene (12.2 Ma) forest in the East African Rift Valley, Kenya.	Journal of Human Evolution 16:147-155.	1	III
	96	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i>	<i>wilkinii</i>	Ex	C/I	Río Guang, Chilga	Etiopia	Paleógeno	Oligoceno	Pan, A.D.	2007	The Late Oligocene (28 – 27 Ma) Guang River flora from the Northwestern Plateau of Ethiopia, Chilga Ethiopia.	D. Phil. Dissertation, Southern Methodist University. III: KUBICKI, K., ed. The Families and Genera of Vascular Plants III: Flowering Plants, Monocotyledons, Liliaceae (except Orchidaceae). Springer, Berlin, 216-235.	1	III
	97	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Rheinland	Alemania	Paleógeno-Neógeno	Oligoceno-Mioceno	Huber	1998	Dioscoreaceae.	In Evanoff, E., Gregory-Wodzicki K.M., Johnson K.R., Editors. Fossil flora and stratigraphy of the Florissant Formation, Colorado. Proceedings of the Denver Museum of Nature and Science, Series 4, No. 1, p. 137-161 Bulletin of the Torrey Botanical Club 63:53-66	1	III
	98	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i>	<i>sp.</i>	Fr	T	Florissant Valle	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	2001	Update on the megafossil flora of Florissant, Colorado, USA.		1	III
	99	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Magdalena, Santander	Colombia	Neógeno?	Mioceno?	Berry, E.W.	1936	Miocene plants from Colombia, South America.		1	III
Angiospermas	100	Dioscoreaceae	<i>Dioscoreaeacar pum</i>	<i>marginatum</i>	Fr	C/I		Hungría	Paleógeno	Oligoceno	Andreánszky, G.	1959	Contribution a la connaissance de la Flore de l' Oligocene inferieur de la Hongrie et un essai sur la reconstitution de la Flore contemporaine.	Acta Botanica Hungarica 5 (1959) (1-2), pp. 1-37.	1	III
	101	Dioscoreaceae	<i>Dioscoreites</i>	<i>agriensis</i>	Ex	C/I		Hungría	Paleógeno	Oligoceno	Andreánszky, G.	1959	Contribution a la connaissance de la Flore de l' Oligocene inferieur de la Hongrie et un essai sur la reconstitution de la Flore contemporaine.	Acta Botanica Hungarica 5 (1959) (1-2), pp. 1-37.	1	III

Angiospermas																	
Angiospermas	102	Dioscoreaceae	<i>Dioscoreites</i>	<i>giganteus</i>	Ex	C/I		Hungría	Paleógeno	Oligoceno	Andreánszky, G.	1959	Contribution a la connaissance de la Flore de l' Oligocene inferieur de la Hongrie et un essai sur la reconstitution de la Flore contemporaine.	Acta Botanica Hungarica 5 (1959) (1-2), pp. 1-37.	1	III	
	103	Dioscoreaceae	<i>Dioscorites</i>	<i>lyelli</i>	Ex	C/I	Cuenca Paris	Francia	Paleógeno	Eoceno	Pan, A.D.	2007	The Late Oligocene (28 – 27 Ma) Guang River flora from the Northwestern Plateau of Ethiopia, Chilga Ethiopia.	D. Phil. Dissertation, Southern Methodist University.	1	III	
	104	Dioscoreaceae	<i>Dioscoroides</i>	<i>resurgens</i>	Ex	C/I	S de Francia	Francia	Paleógeno	Eoceno	Pan, A.D.	2007	The Late Oligocene (28 – 27 Ma) Guang River flora from the Northwestern Plateau of Ethiopia, Chilga Ethiopia.	D. Phil. Dissertation, Southern Methodist University. United States Geological Survey Professional Paper 375	1	III	
	105	Fabaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>wyomingiana</i>	Ex	C/I	Fort Union	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Paleoceno	Brown, R.W.	1962	Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains	United States Geological Survey Professional Paper 375	1	III	
	106	Fabaceae	<i>Bauhinia</i>	<i>sp.</i>	P	P	Sao Paulo, Colonia Crater	Brasil	Q	Pleistoceno	Ledru, Marie-Pierre, P. Mourguiart, y C. Riccomini	2008	Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic Rainforest since the last interglacial.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152. Bulletin du Museum National D'Histoire Naturelle 3rd series, 172:81-89	1	III	
	107	Fabaceae	<i>Caesalpinioxylon</i>	<i>faurei</i>	L	T	Kolinga, Koro-Toro	Chad, Etiopia	Neógeno-Q	Plioceno-Q	Koeniguer, J.-C.	1973	Sur une liane plio-quadernaire du Tchad.	Bulletin du Museum National D'Histoire Naturelle 3rd series, 172:81-89	1	1	II
	108	Fabaceae	<i>Caesalpinioxylon</i>	<i>sp.</i>	L	T	Melka Kontouré	Etiopia	Q	Pleistoceno	Chavaillon, M.M.J. y J.-C. Koeniguer	1970	Deecouverte d'un fragment de liane dans le sol oldowayan de Melka Kontour (Ethiopie)	Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris Serie D, 270:1969-1972	1		II
	109	Fabaceae	<i>Canavalia</i>	<i>miocenica</i>	Ex	C/I	Siparia	Trinidad	Neógeno	Mioceno	Berry, E.W.	1925	The Tertiary Flora of the Island of Trinidad, B.W.I.	John Hopkins Studies in Geology 6:71-161	1	III	
	110	Fabaceae	<i>Dalbergia</i>	<i>miovolibilis</i>	Ex	C/I	Uttar Pradesh	India	Neógeno	Mioceno	Prasad, M. J.S. Antal, y V.D. Tiwari	1997	Investigation on plant fossils from Seria Naka in the Himalayan foot-hills of Uttar Pradesh, India	The Palaeobotanist 46(3):13-30	1	III	
	111	Fabaceae	<i>Entada</i>	<i>boweni</i>	Se	T	Mesa Pablo, Río Caus	Venezuela	Neógeno	Mioceno	Berry, E.W.	1920	A fossil sea bean from Venezuela	American Journal of Science 50:310-313 Proceedings of the National Museum 59: 553-583	1	III	
	112	Fabaceae	<i>Entada</i>	<i>boweni</i>	Se	T	Betijoque, Trujillo	Venezuela	Neógeno	Mioceno	Berry, E.W.	1921	Tertiary fossil plants from Venezuela	National Museum 59: 553-583	1	III	
	113	Fabaceae	<i>Phaseolites</i>	<i>dedal</i>	Ex	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1953	Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado.	Carnegie Institute of Washington Publication 599:1-198. National Science Museum, Tokyo, Japan. 197 pp.	1	III	
	114	Fabaceae	<i>Pueraria</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Takamine	Japón	Neógeno	Mioceno	Uemura, K.	1988	Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan	National Science Museum, Tokyo, Japan. 197 pp.	1	III	
	115	Fabaceae	<i>Pueraria</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Cordón volcánico Sikhote-Alin	Rusia	Paleógeno	Eoceno-Oligoceno	Akhmetiev, M	2006	The Cenozoic floras of the Sikhote-Alin volcanic belt ecological aspect.	Abstract, P3, In 7th European Paleobotany-Palynology Conference, Prague Septemeber 2006 Carnegie Institute of Washington Publication 534: 1-178.	1	III	
	116	Fabaceae	<i>Strongylodon</i>	<i>falcata</i>	Ex	C/I	Chalk Bluffs	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1941	A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada.	Carnegie Institute of Washington Publication 534: 1-178.	1	III	

Angiospermas	117	Fabaceae	<i>Vicia</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1953	Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado.	Carnegie Institute of Washington Publication 599:1-198.	1	1	II
	118	Fabaceae	<i>Wisteria</i>	<i>fallax</i>	Ex	C/I	Takamine	Japón	Neógeno	Mioceno	Uemura, K.	1988	Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan	National Science Museum, Tokyo, Japan. 197 pp.	1	1	III
	119	Fabaceae	<i>Wisteria</i>	<i>fallax</i>	Ex	C/I	Miyata	Japón	Neógeno	Mioceno	Uemura, K.	1988	Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan	National Science Museum, Tokyo, Japan. 197 pp.	1	1	III
	120	Fabaceae	<i>Wisteria</i>	<i>fallax</i>	Ex	C/I	Tayama	Japón	Neógeno	Mioceno	Uemura, K.	1988	Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan	National Science Museum, Tokyo, Japan. 197 pp.	1	1	III
	121	Fabaceae	<i>Wisteria</i>	<i>fallax</i>	Ex	C/I	Utto, Honshu	Japón	Neógeno	Mioceno	Huzioka, K.	1963	The Utto flora of Northern Honshu. I	In: Tanai T, Suzuki N eds. Tertiary Floras of Japan, Miocene Floras. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the geological survey of Japan. 153-216.	1	1	III
	122	Fabaceae	<i>Wisteria</i>	<i>floribunda</i>	Ex, Fr	C/I	Estratos Stegodon, Akashi	Japón	Neógeno	Plioceno	Miki, S.	1937	Plants fossils from the Stegodon beds and the Elephas beds near Akashi.	Japan Journal of Botany 8: 303-341	1	1	III
	123	Fabaceae	<i>Wisteria</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Cordón volcánico Sikhote-Alin	Rusia	Paleógeno	Eoceno-Oligoceno	Akhmetiev, M	2006	The Cenozoic floras of the Sikhote-Alin volcanic belt ecological aspect.	Abstract, P3, In 7th European Paleobotany-Palynology Conference, Prague Septemeber 2006	1	1	III
	124	Hernandiaceae	<i>Sparattanthelium</i>	<i>pliocenicum</i>	Ex	C/I	Cuenca Rio Jurua, Acre	Brasil	Q?		Berry, E.W.	1937	Late Tertiary plants from the Territory of Acre, Brazil	John Hopkins Studies in Geology 12:81-90.	1	1	III
	125	Hernandiaceae	<i>Sparattanthelium</i>	<i>pliocenicum</i>	Ex	C/I	Rio Tablona	Colombia	Neógeno	Mioceno	Berry, E.W.	1945	Late Tertiary fossil plants from Eastern Colombia.	Johns Hopkins University Studies in Geology 14:171-188	1	1	III
	126	Hernandiaceae	<i>Sparattanthelium</i>	<i>pliocenicum</i>	Ex	C/I	Loja	Ecuador	Neógeno	Mioceno	Berry, E.W.	1937	Late Tertiary plants from the Territory of Acre, Brazil	John Hopkins Studies in Geology 12:81-90.	1	1	III
	127	Hippocrateaceae	<i>Hippocratea</i>	<i>cf. volubilis</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Neógeno	Mioceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun.	Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	1	III
	128	Hippocrateaceae	<i>Hippocratea</i>	<i>cf. volubilis</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Paleógeno	Oligoceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun.	Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	1	III
	129	Icacinaceae	<i>Goweria</i>	<i>bibaiensis</i>	Ex	C/I	Hokkaido	Japón	Paleógeno	Eoceno	Tanai, T.	1990	Euphorbiaceae and Icacinaceae from the Paleogne of Hokkaido, Japan	Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series C (Geology, Paleontology)16(3):91-118.	1	1	III
130	Icacinaceae	<i>Goweria</i>	<i>dilleri</i>	Ex	C/I	S de Alaska	EE.UU. (Alaska)	Paleógeno	Eoceno	Wolfe, J.A.	1969	Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region	USGS Open File Report 374(?)	1	1	III	
131	Icacinaceae	<i>Goweria</i>	<i>alaskana</i>	Ex	C/I	S de Alaska	EE.UU. (Alaska)	Paleógeno	Eoceno	Wolfe, J.A.	1969	Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region	USGS Open File Report 374(?)	1	1	III	
132	Icacinaceae	<i>Goweria</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Steel's Crossing, Grupo Puget	EE.UU. (Washington)	Paleógeno	Eoceno	Wolfe, J.A.	1969	Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region	USGS Open File Report 374(?)	1	1	III	

Angiospermas	133	Icacinaceae	<i>Icacinacarya</i>	<i>collinsonae</i>	Fr	T	Beicegel Creek	EE.UU. (Dakota del Norte)	Paleógeno	Paleoceno	Pigg, K.B., S.R. Manchester, y M. L. DeVore	2008	Fruits of Icacinaceae (Tribe Iodeae) from the late Paleocene of western North America.	American Journal of Botany 95(7):824-832.	1	III
	134	Icacinaceae	<i>Icacinacarya</i>	<i>dictyota</i>	Fr	T	Beicegel Creek	EE.UU. (Dakota del Norte)	Paleógeno	Paleoceno	Pigg, K.B., S.R. Manchester, y M. L. DeVore	2008	Fruits of Icacinaceae (Tribe Iodeae) from the late Paleocene of western North America.	American Journal of Botany 95(7):824-832.	1	III
	135	Icacinaceae	<i>Icacinacarya</i>	<i>budvarensis</i>	Se	T	Bohemia	República Checa	K	Tardío	Knobloch, E., y D. H. Mai	1986	Monographie der Früchten und Samenin der Kreide von Mitteleuropa.	Rozpravy Ústředního ústavu geologického, Praha 47: 1- 223.	1	III
	136	Icacinaceae	<i>Icacinacarya</i>	<i>papillaris</i>	Se	T	Eisleben	Alemania	K	Tardío	Knobloch, E., y D. H. Mai	1986	Monographie der Früchten und Samenin der Kreide von Mitteleuropa.	Rozpravy Ústředního ústavu geologického, Praha 47: 1- 223.	1	III
	137	Icacinaceae	<i>Iodes</i>	<i>germanica</i>	Se	T	Becken von Gonna	Alemania	Paleógeno	Paleoceno	Knobloch, E., y D. H. Mai	1986	Monographie der Früchten und Samenin der Kreide von Mitteleuropa.	Rozpravy Ústředního ústavu geologického, Praha 47: 1- 223.	1	III
	138	Icacinaceae	<i>Iodes</i>	<i>germanica</i>	Se	T	Eisleben	Alemania	K	Tardío	Knobloch, E., y D. H. Mai	1986	Monographie der Früchten und Samenin der Kreide von Mitteleuropa.	Rozpravy Ústředního ústavu geologického, Praha 47: 1- 223. Review of	1	III
	139	Icacinaceae	<i>Iodes</i>	<i>cf. africana</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Neógeno	Mioceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun. Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
	140	Icacinaceae	<i>Iodes</i>	<i>multireticulata</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits of Icacinaceae from the Eocene Apian Way Locality of Vancouver Island, British Columbia.	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	141	Icacinaceae	<i>Paleophytocrene</i>	<i>pseudopersica</i>	Fr	T	Appian Way, Isla de Vancouver	Canadá (Columbia Británica)	Paleógeno	Eoceno	Rankin, B.D., R.A. Stockey, y G. Beard	2008	Fruits of Icacinaceae from the Eocene Apian Way Locality of Vancouver Island, British Columbia.	International Journal of Plant Sciences 169(2):305-314.	1	III
	142	Icacinaceae	<i>Paleophytocrene</i>	<i>vancouverensis</i>	Fr	T	Appian Way, Isla de Vancouver	Canadá (Columbia Británica)	Paleógeno	Eoceno	Rankin, B.D., R.A. Stockey, y G. Beard	2008	Fruits of Icacinaceae from the Eocene Apian Way Locality of Vancouver Island, British Columbia.	International Journal of Plant Sciences 169(2):305-314.	1	III
	143	Icacinaceae	<i>Paleophytocrene</i>	<i>manchesteri</i>	Fr	T	Appian Way, Isla de Vancouver	Canadá (Columbia Británica)	Paleógeno	Eoceno	Rankin, B.D., R.A. Stockey, y G. Beard	2008	Fruits of Icacinaceae from the Eocene Apian Way Locality of Vancouver Island, British Columbia.	International Journal of Plant Sciences 169(2):305-314.	1	III
	144	Icacinaceae	<i>Paleophytocrene</i>	<i>sp.</i>	Fr	T	Altmont	EE.UU. (Dakota del Norte)	Paleógeno	Paleoceno	Crane, P.R., S.R. Manchester, y D.L. Dilcher	1990	A preliminary survey of fossil leaves and well-preserved reproductive structures from the Sentinel Butte Formation (Paleocene) near Almont, North Dakota.	Fieldiana, Geology, New Series No. 20, Publication 1418, Field Museum of Natural History, Chicago.	1	III
	145	Icacinaceae	<i>Phytocrene</i>	<i>aff. blancoi</i>	Ex	C/I	S de Alaska	EE.UU. (Alaska)	Paleógeno	Eoceno	Wolfe, J.A.	1969	Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region	USGS Open File Report 374	1	III
	146	Icacinaceae	<i>Phytocrene</i>	<i>aff. blancoi</i>	Ex	C/I	Steel's Crossing, Grupo Puget	EE.UU. (Washington)	Paleógeno	Eoceno	Wolfe, J.A.	1969	Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region	USGS Open File Report 374 Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series C (Geology, Paleontology)16(3):91-118.	1	III
147	Icacinaceae	<i>Phytocrene</i>	<i>ozakii</i>	Ex	C/I	Hokkaido	Japón	Paleógeno	Eoceno	Tanai, T.	1990	Euphorbiaceae and Icacinaceae from the Paleogene of Hokkaido, Japan	1-118.	1	III	

Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas	
148	Icacinaceae	<i>Phytocrene</i>	<i>sordida</i>	Ex	C/I	S de Alaska	EE.UU. (Alaska)	Paleógeno	Eoceno	Wolfe, J.A.	1969	Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region	USGS Open File Report 374(?) Carnegie Institute of Washington Publication 534: 1-178.	1	III				
149	Icacinaceae	<i>Phytocrene</i>	<i>sordida</i>	Ex	C/I	Chalk Bluffs	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1941	A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada. Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III				
150	Icacinaceae	<i>Pyrenacantha</i>	<i>occidentalis</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Angiosperm wood from the upper Cretaceous of central California III.	American Journal of Botany 57(9):1139-1144.	1	III				
151	Lardizabalaceae	<i>Lardizabaloxylon</i>	<i>cocculoides</i>	L	T	Fm. Panoche	EE.UU. (California)	K Paleógeno-Neógeno	Tardío	Page, V.M.	1970	Uber eine fossile liane aus Patagonien.	Palaeontographica Abt. B 97:23-35.	1	II				
152	Lardizabalaceae	<i>Lardizabaloxylon</i>	<i>lardizabaloides</i>	L	T	Patagonia	Argentina	Neógeno	Plioceno	Schonfeld, E.	1954	Plants fossils from the Stegodon beds and the Elephas beds near Akashi.	Japan Journal of Botany 8: 303-341	1	II				
153	Lardizabalaceae	<i>Stauntonia</i>	<i>hexaphylla</i>	Ex	C/I	Estratos Stegodon, Akashi	Japón	Neógeno	Plioceno	Miki, S.	1937	Flora Cenozoica do Brasil: Fm. Tremembe, Bacia de Taubate, S.P., I. Celastraceae, Loganiaceae e Typhaceae.	Anais da Academia Brasileira de Ciencias 64(1):29-41.	1	III				
154	Loganiaceae	<i>Strychnos</i>	<i>fossilium</i>	Ex	C/I	Fm. Tremembe, Sao Paolo	Brasil	Paleógeno	Oligoceno	Duarte, L. y A.F. Mandarim-de-laCerde	1992	A Miocene flora from Patagonia	John Hopkins University Studies in Geology 6:183-251. Carnegie Institute of Washington Publication 439: 1-103.	1	II				
155	Loganiaceae	<i>Strychnos</i>	<i>mirhojana</i>	Ex	C/I	north of Rio Chubut (Patagonia)	Argentina	Neógeno?	Mioceno?	Berry, E.W.	1925	The Late Oligocene (28 – 27 Ma) Guang River flora from the Northwestern Plateau of Ethiopia, Chilga Ethiopia.	D. Phil. Dissertation, Southern Methodist University.	1	III				
156	Loganiaceae	<i>Strychnos</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Goshen	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Oligoceno	Chaney, R.W. y E. I. Sanborn	1933	Tertiary plants from Eastern Peru.	John Hopkins Studies in Geology 6:163-181	1	III				
157	Loganiaceae	<i>Strychnos</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Río Guang, Chilga	Etiopia	Paleógeno	Oligoceno	Pan, A.D.	2007	Tertiary plants from Brazil.	Proceedings of the American Philosophical Society, 75 (7): 565-590.	1	III				
158	Malpighiaceae	<i>Banisteria</i>	<i>bassleri</i>	Ex	C/I	Loreto	Perú	Neógeno?	Mioceno?	Berry, E.W.	1925	The fossil higher plants from the Canal Zone.	United States National Museum Bulletin 103: 15-44.	1	III				
159	Malpighiaceae	<i>Banisteria</i>	<i>oblongifolia</i>	Ex	C/I	Fonseca	Brasil	Paleógeno	Eoceno	Berry, E.W.	1935	Miocene fossil plants from Northern Peru.	Proceedings of the U.S. National Museum 55:279-294.	1	III				
160	Malpighiaceae	<i>Banisteria</i>	<i>praenuntia</i>	Ex	C/I	Fm. Culebra	Panamá	Neógeno?	Mioceno?	Berry, E.W.	1918	Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic Rainforest since the last interglacial. Systematic Revision of the Sucker Creek and Trout Creek Miocene Floras of Southeastern Oregon.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152.	1	III				
161	Malpighiaceae	<i>Banisteria</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Tumbez	Perú	Neógeno?	Mioceno?	Berry, E.W.	1920	American Journal of Botany 50 (9): 921-936	1	III					
162	Malpighiaceae	<i>Heteropterys</i>	<i>sp.</i>	P	P	Sao Paulo, Colonia Crater	Brasil	Q	Pleistoceno	Ledru, Marie-Pierre, Mourguiart, y C. Riccomini	2008			1	III				
163	Malpighiaceae	<i>Hiraea</i>	<i>knowltoni</i>	Ex, Fr	C/I	Trout Creek	EE.UU. (Oregon)	Neógeno	Mioceno	Graham, A.	1963			1	III				

Angiospermas	164	Malpighiaceae	<i>Hiraea</i>	<i>knowltoni</i>	Ex, Fr	C/I	Sucker Creek	EE.UU. (Oregon)	Neógeno	Mioceno	Graham, A.	1963	Systematic Revision of the Sucker Creek and Trout Creek Miocene Floras of Southeastern Oregon.	American Journal of Botany 50 (9): 921-936	1	III
	165	Malpighiaceae	<i>Hiraea</i>	<i>oligocenica</i>	Ex	C/I	Fm. Culebra	Panamá	Paleógeno	Oligoceno	Graham, A.	1963	Systematic revision of the Sucker Creek and Trout Creek Miocene floras of southeastern Oregon. Systematic Revision of the Sucker Creek and Trout Creek Miocene Floras of Southeastern Oregon.	American Journal of Botany 50 (9): 921-936	1	III
	166	Malpighiaceae	<i>Hiraea</i>	<i>wilcoxiana</i>	Ex	C/I	Wilcox	EE.UU. (Tennessee)	Paleógeno	Eoceno	Graham, A.	1963	Systematic Revision of the Sucker Creek and Trout Creek Miocene Floras of Southeastern Oregon.	American Journal of Botany 50 (9): 921-936 Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
	167	Malpighiaceae	<i>Hiraea</i>	<i>sp.</i>	P	P	Uscari, Culebra, Cucharacha, La Boca	Panamá, Costa Rica	Neógeno	Mioceno	Graham, A.	1990	Paleoclimatic changes in the Tertiary of Northern Latin America	Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region	1	III
	168	Menispermaceae	<i>Anamirta</i>	<i>cf. cocculus</i>	Ex	C/I	Fm. Kultheith	EE.UU. (Alaska)	Paleógeno	Eoceno	Wolfe, J.A.	1969	1969 Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	169	Menispermaceae	<i>Anamirta</i>	<i>leiocarpa</i>	Fr	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fossil dicotyledonous liana <i>Anamirta pfeiffer</i> sp. nov. (Menispermaceae) from the Intertrappean Beds of India.	The Palaeobotanist 46:89-94.	1	III
	170	Menispermaceae	<i>Anamirta</i>	<i>pfeiffer</i>	L	T	Maharastra	India	K	Tardío	Bonde, S.D.	1997	Endocarps of Menispermaceae from the Le Quesnoy outcrop (Spranacian facies, Lower Eocene, Paris Basin). Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Review of Palaeobotany and Palynology 135:61-70.	1	II
	171	Menispermaceae	<i>Anamirta</i>	<i>sp.</i>	Se	T	Cuenca Paris	Francia	Paleógeno	Eoceno	Jacques, F.M.B y D. DeFranceschi	2005	Endocarps of menispermaceae from the Le Quesnoy outcrop (Spranacian facies, Lower Eocene, Paris Basin).	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	172	Menispermaceae	<i>Atriaecarpum</i>	<i>clarnese</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III	
	173	Menispermaceae	<i>Atriaecarpum</i>	<i>deltiforme</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	Review of Palaeobotany and Palynology 135:61-70.	1	III
174	Menispermaceae	<i>Atriaecarpum</i>	<i>venablesii</i>	Se	T	Cuenca Paris	Francia	Paleógeno	Eoceno	Jacques, F.M.B y D. DeFranceschi	2005	Endocarps of menispermaceae from the Le Quesnoy outcrop (Spranacian facies, Lower Eocene, Paris Basin).	1	III		



Angiospermas															
175	Menispermaceae	<i>Atriaecarpum</i>	<i>venablesii</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
176	Menispermaceae	<i>Atriaecarpum</i>	<i>venablesii</i>	Se	T	Dormaal	Bélgica	Paleógeno	Paleoceno-Eoceno	Fairon-Demaret, M y T. Smith	2002	Fruits and seeds from the Tienen Foramtion at Dormaal, Palaeocene-Eocene transition in eastern Belgium	Review of Palaeobotany and Palynology 122:47-62.	1	III
177	Menispermaceae	<i>Bowerbankella</i>	<i>tiliacordoidea</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
178	Menispermaceae	<i>Calycocarpum</i>	<i>crassicrustae</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
179	Menispermaceae	<i>Calycocarpum?</i>	<i>jenkinsii</i>	Se	T	Bahía Herne	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
180	Menispermaceae	<i>Cebatha</i>	<i>heteromorpha (triloba)</i>	Ex	C/I	Cedarville	EE.UU. (Nevada, California)	Neógeno	Mioceno	LaMotte, R.S.	1936	The Upper Cedarville flora of northwestern Nevada and adjacent California	Carnegie Institute of Washington Publication 455:57-142.	1	III
181	Menispermaceae	cf. <i>Canticocculus</i>	<i>sp.</i>	Fr	T	Altmont	EE.UU. (Dakota Norte)	Paleógeno	Paleoceno	Crane, P.R., S.R. Manchester, y D.L. Dilcher	1990	A preliminary survey of fossil leaves and well-preserved reproductive structures from the Sentinel Butte Formation (Paleocene) near Almont, North Dakota.	Fieldiana, Geology, New Series No. 20, Publication 1418, Field Museum of Natural History, Chicago.	1	III

Angiospermas	182	Menispermaceae	cf. <i>Sinomenium</i>	<i>sp.</i>	Se	T	Dormaal	Bélgica	Paleógeno	Paleoceno	Fairon-Demaret, M y T. Smith	2002	Fruits and seeds from the Tienen Foramtion at Dormaal, Palaeocene-Eocene transition in eastern Belgium	Review of Palaeobotany and Palynology 122:47-62.	1	III
	183	Menispermaceae	<i>Chandlera</i>	<i>lacunosa</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	184	Menispermaceae	<i>Chondrodendron</i>	<i>brasilense</i>	Ex	C/I		Brasil	Neógeno	Plioceno	Dolianiti, E.	1949	Contribuicao a flora Pliocenica de Fonseca, Minas Gerais.	Anais da Academia Brasileira de Ciencias 21 : 239 – 244 Carnegie Institute of Washington Publication 465: 29-82.	1	III
	185	Menispermaceae	<i>Cissampelos</i>	<i>rotundifolia</i>	Ex	C/I	La Porte	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	Potbury, S.S.	1937	The La Porte Flora of Plumas County, California	Publication 465: 29-82.	1	III
	186	Menispermaceae	<i>Cissampelos</i>	<i>sp.</i>	P	P	Sao Paulo, Colonia Crater	Brasil	Q	Pleistoceno	Ledru, Marie-Pierre, P. Mourguiart, y C. Riccomini	2008	Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic Rainforest since the last interglacial.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152.	1	III
	187	Menispermaceae	<i>Cocculus</i>	<i>heteromorpha</i>	Ex	C/I	Cuenca Beaverhead	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Eoceno	Becker, H.F.	1969	Fossil plants of the Tertiary Beaverhead Basins in southwestern Montana.	Palaeontographica Abt B 127:1-142	1	III
	188	Menispermaceae	<i>Curvitospora</i>	<i>formanii</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	189	Menispermaceae	<i>Daviscarpum</i>	<i>gibbosum</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	190	Menispermaceae	<i>Daviscarpum</i>	<i>limacioides</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	191	Menispermaceae	<i>Diploclisia</i>	<i>auriformis</i>	Se	T	Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
192	Menispermaceae	<i>Diploclisia</i>	<i>auriformis</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III	

Angiospermas															
193	Menispermaceae	<i>Diploclisia</i>	<i>auriformis</i>	Se	T	Dormaal	Bélgica	Paleógeno	Paleoceno-Eoceno	Fairon-Demaret, M y T. Smith	2002	Fruits and seeds from the Tienen Foramtion at Dormaal, Palaeocene-Eocene transition in eastern Belgium	Review of Palaeobotany and Palynology 122:47-62.	1	III
194	Menispermaceae	<i>Diploclisia</i>	<i>sp.</i>	Se	T	Provincia Jilin	China	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R., Z. Chen, B. Geng, y J. Tao	2005	Middle Eocene flora of Huadin, Jilin Province, Northeastern China.	Acta Paleobotanica 45(1):3-26. Paleontographica Supplement III (2): 59-91.	1	III
195	Menispermaceae	<i>Entoneuron</i>	<i>melastomaceum</i>	Ex	C/I		Borneo	Paleógeno	Eoceno	Geyler H Th.	1878	Ueber Fossile Pflanzen von Borneo.	Review of Palaeobotany and Palynology 135:61-70.	1	III
196	Menispermaceae	<i>Eohypserpa</i>	<i>parsonii</i>	Se	T	Cuenca Paris	Francia	Paleógeno	Eoceno	Jacques, F.M.B y D. DeFranceschi	2005	Endocarps of menispermaceae from the Le Quesnoy outcrop (Spranacian facies, Lower Eocene, Paris Basin).	Review of Palaeobotany and Palynology 135:61-70.	1	III
197	Menispermaceae	<i>Eohypserpa</i>	<i>parsonii</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
198	Menispermaceae	<i>Eohypserpa</i>	<i>scottii</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p. Carnegie Institute of Washington	1	III
199	Menispermaceae	<i>Hyperbaena</i>	<i>diforma</i>	Ex	C/I	Chalk Bluffs	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1941	A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada.	Publication 534: 1-178. Carnegie Institute of Washington	1	III
200	Menispermaceae	<i>Hyperbaena</i>	<i>diforma</i>	Ex	C/I	La Porte	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	Potbury, S.S.	1937	The La Porte Flora of Plumas County, California	Publication 465: 29-82. Carnegie Institute of Washington	1	III
201	Menispermaceae	<i>Iodes</i>	<i>chandlerae</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p. Carnegie Institute of Washington	1	III
202	Menispermaceae	<i>Jatororrhiza</i>	<i>gilliamii</i>	Se	T	Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
203	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>carringtoniana</i>	Ex	C/I	Tavarede	Portugal	K	Temprano (Albiano)	Coiffard, C. B. Gomez, y F. Thevenard	2007	Early Cretaceous angiosperm invasion of western Europe and major environmental changes.	Annals of Botany 100:545-553.	1	III

Angiospermas	204	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>cebathoides</i>	Ex	C/I	Grupo Wilcox	EE.UU. (Tennessee)	Paleógeno	Eoceno	Berry, E.W.	1922	Additions to the flora of the Wilcox Group Early Cretaceous angiosperm invasion of western Europe and major environmental changes.	United States Geological Survey Professional Paper 131 — A	1	III
	205	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>cercidifolius</i>	Ex	C/I	Buarcos y Casa de Quinta (?)	Portugal?	K	Temprano (Albiano)	Coiffard, C. B. Gomez, y F. Thevenard	2007		Annals of Botany 100:545-553.	1	III
	206	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>cerrejonensis</i>	Ex	C/I	Fm. Cerrejón	Colombia	Paleógeno	Paleoceno	Doria, G. C. A. Jaramillo, y F. Herrera	2008	Menispermaceae from the Cerrejón Formation, Middle to late Paleocene, Colombia.	American Journal of Botany 95(8):954-973.	1	III
	207	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>cordatus</i>	Ex	C/I	Fm. Cerrejón	Colombia	Paleógeno	Paleoceno	Doria, G. C. A. Jaramillo, y F. Herrera	2008	Menispermaceae from the Cerrejón Formation, Middle to late Paleocene, Colombia.	American Journal of Botany 95(8):954-973.	1	III
	208	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>cuspidentatus</i>	Ex	C/I	Gerofit Flora, southern Negev, Levant	Israel	K	Tardío	Dobruskina, I.A.	2000	Levant in the geological past: a bridge or a barrier? Bull. MOIP (Bull. Of Moscow Society of Naturalists), otd. Geol., # 75, vyp. 3, p. 3-12. Moscow (in Russian).	Bulletin Of Moscow Society of Naturalists, otd. Geol., 75, vyp. 3, p. 3-12. Moscow (in Russian). Translated at <a href="http://alpha.ch.huji.ac.il/MyLevant2.html">http://alpha.ch.huji.ac.il/MyLevant2.html</a>	1	III
	209	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>cyclophyllum</i>	Ex	C/I	Court House Bluff, Río Cape Fear, Bladen	EE.UU. (Carolina del Norte)	K Paleógeno-Neógeno	Tardío	Berry, E.W.	1920	Contributions to the Mesozoic Flora of the Atlantic Coastal Plain, XIII.- North Carolina	Bulletin of the Torrey Botanical Club, Vol. 47(9):397-406	1	III
	210	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>germanicus</i>	Ex	C/I		Alemania			Krausel, R.	1930	Tertiarpflanzen von Schnauderhainichen bei Altenburg.	Senckenbergiana 12(1):32-37	1	III
	211	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>guajiranensis</i>	Ex	C/I	Fm. Cerrejón	Colombia	Paleógeno	Paleoceno	Doria, G. C. A. Jaramillo, y F. Herrera	2008	Menispermaceae from the Cerrejón Formation, Middle to late Paleocene, Colombia.	American Journal of Botany 95(8):954-973.	1	III
	212	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>horizontalis</i>	Ex	C/I	Fm. Cerrejón	Colombia	Paleógeno	Paleoceno	Doria, G. C. A. Jaramillo, y F. Herrera	2008	Menispermaceae from the Cerrejón Formation, Middle to late Paleocene, Colombia.	American Journal of Botany 95(8):954-973.	1	III
	213	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>katiae</i>	Ex	C/I	Lesser Kruil Islands		K	Tardío	Krassilov, V.A.	1997	Angiosperm Origins: Morphological and Ecological Aspects	Pensoft Publishers 1997-2000 in L. Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
Angiospermas	214	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>kujiensis</i>	Ex	C/I	Fm. Wuyun, Heilongjiang	China	Paleógeno	Paleoceno	Guo, S.	1990	A brief review of megafloora successions and climate changes of the Cretaceous and early Tertiary in China		1	III
	215	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>obtusiloba</i>	Ex	C/I	Salina, Dakota Sandstone	EE.UU. (Kansas)	K	Tardío	Hickey, L.J.	1977	Stratigraphy and Paleobotany of the Golden Valley Foramation (Early Tertiary) of western North Dakota.	Geological Society of America, Memoir 150.	1	III

216	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>obtusiloba</i>	Ex	C/I	Fm. Wuyun, Povia Heilongjiang	China	Paleógeno	Paleoceno	Guo, S.	1990	A brief review of megaflo ra successions and climate changes of the Cretaceous and early Tertiary in China	Early Cretaceous angiosperm invasion of western Europe and major environmental changes.	Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
217	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>reniformis</i>	Ex	C/I	Grupo Potomac	EE.UU. (Maryland)	K	Temprano (Albiano)	Coiffard, C. B. Gomez, y F. Thevenard	2007			Annals of Botany 100:545-553. Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
218	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>septentrionalis</i>	Ex	C/I	Kamchatka	Rusia	K	Tardío	Herman, A.B.	1990	Late Cretaceous floras and climate of the Anadyr-Koryakian Subregion (northeast USSR)		Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
219	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Río Chauna Región del Río	Rusia	K	Tardío	Kelley, S.P., R.A. Spicer, y A. Herman Skelton, P.W., R.A. Spicer, y I. Gilmour	1999	New 40Ar/39Ar dates for Cretaceous Chauna Group tephra, north-eastern Russia, and their implications for the geologic history and floral evolution of the North Pacific Region.		Cretaceous Research 20:97-106. Cambridge University Press, New York, 360p.	1	III
220	Menispermaceae	<i>Menispermites</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Grebenka	Rusia	K	Tardío	Serra, C., C. Privé-Gil y L. Ginsburg	2003	The Cretaceous World,		Review of Palaeobotany and Palynology 58:333-355.	1	III
221	Menispermaceae	<i>Menispermoxylon</i>	<i>circumvallatum</i>	L	T	NO de Amphoe	Tailandia	Neógeno	Mioceno	Privé-Gil y L. Ginsburg	1989	Bois Miocenes du gisement de Pong, nord-ouest de la Thailand.			1	II
222	Menispermaceae	<i>Menispermoxylon</i>	<i>sp.</i>	L	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.		In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
223	Menispermaceae	<i>Menispermum</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Abura	Japón	Neógeno	Mioceno	Tanai, T. y N. Suzuki	1963	Miocene Floras of Southwestern Hokkaido, Japan.		In: Tanai T, Suzuki N eds. Tertiary Floras of Japan, Miocene Floras. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the geological survey of Japan. 7-149.	1	III

Angiospermas	224	Menispermaceae	<i>Menispermum?</i>	<i>taylorii</i>	Se	T	Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	225	Menispermaceae	<i>Microtinomiscium</i>	<i>foveolatum</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	226	Menispermaceae	<i>Odontocaryoides</i>	<i>nodulosa</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	227	Menispermaceae	<i>Palaeococculus</i>	<i>lakensis</i>	Se	T	Cuenca Paris	Francia	Paleógeno	Eoceno	Jacques, F.M.B y D. DeFranceschi	2005	Endocarps of menispermaceae from the Le Quesnoy outcrop (Spranacian facies, Lower Eocene, Paris Basin).	Review of Palaeobotany and Palynology 135:61-70.	1	III
	228	Menispermaceae	<i>Palaeococculus</i>	<i>lakensis</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	229	Menispermaceae	<i>Palaeosinomenium</i>	<i>venablesii</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon.	Palaeontographica Americana 58:1-205	1	III
	230	Menispermaceae	<i>Palaeosinomenium</i>	<i>venablesii</i>	Se	T	Provincia Jilin	China	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R., Z. Chen, B. Geng, y J. Tao	2005	Middle Eocene flora of Huadin, Jilin Province, Northeastern China	Acta Paleobotanica 45(1):3-26.	1	III

Angiospermas	231	Menispermaceae	<i>Palaeosinomenium</i>	<i>venablesii</i>	Se	T	Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	232	Menispermaceae	<i>Palaeoskapha</i>	<i>sichuanensis</i>	Fr	T	Sichuan	China	Paleógeno	Eoceno	Jacques, F.M.B. y S.-X. Guo	2007	Palaeoskapha sichuanensis ge. et sp. nov. (Menispermaceae) from the Eocene Relu Formation in western Sichuan, West China.	Acta Phytotaxonomica Sinica 45(4):576-582.	1	III
	233	Menispermaceae	<i>Parabaena</i>	<i>bognorensis</i>	Se	T	Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	234	Menispermaceae	<i>Prototinosium</i>	<i>testudinarum</i>	Se	T	Walbeck	Alemania	K	Tardío	Knobloch, E., y D. H. Mai	1986	Monographie der Früchten und Samen in der Kreide von Mitteleuropa.	Rozprawy Ústředního ústavu geologického, Praha 47: 1– 223.	1	III
	235	Menispermaceae	<i>Prototinosium</i>	<i>vangerowii</i>	Se	T	Hergenrath	Alemania	K	Tardío	Knobloch, E., y D. H. Mai	1986	Monographie der Früchten und Samen in der Kreide von Mitteleuropa.	Rozprawy Ústředního ústavu geologického, Praha 47: 1– 223.	1	III
	236	Menispermaceae	<i>Sinomenium</i>	<i>catalense</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D. H.	2001	The Middle and Upper Miocene floras of the Meuro and Rauno sequences in the Lusatica region. II. Dicotyledones. Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds	Palaeontographica Abteilung B 257: 35–174.	1	III
	237	Menispermaceae	<i>Thnikaimonia</i>	<i>geniculata</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	238	Menispermaceae	<i>Tinosium</i>	<i>occidentalis</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III

239	Menispermaceae	<i>Tinomiscium</i>	<i>taylorii</i>	Se	T	Bahía Herne y Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
240	Menispermaceae	<i>Tinomiscoidea</i>	<i>scaphiformis</i>	Se	T	Cuenca Paris	Francia	Paleógeno	Eoceno	Jacques, F.M.B y D. DeFranceschi	2005	Endocarps of menispermaceae from the Le Quesnoy outcrop (Spranacian facies, Lower Eocene, Paris Basin).	Review of Palaeobotany and Palynology 135:61-70.	1	III
241	Menispermaceae	<i>Tinomiscoidea</i>	<i>scaphiformis</i>	Se	T	Bahía Herne y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
242	Menispermaceae	<i>Tinospora</i>	<i>arnensis</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
243	Menispermaceae	<i>Tinospora</i>	<i>elongata</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
244	Menispermaceae	<i>Tinospora</i>	<i>excavata</i>	Se	T	Cuenca Paris	Francia	Paleógeno	Eoceno	Jacques, F.M.B y D. DeFranceschi	2005	Endocarps of menispermaceae from the Le Quesnoy outcrop (Spranacian facies, Lower Eocene, Paris Basin).	Review of Palaeobotany and Palynology 135:61-70.	1	III



Angiospermas													1		III
245	Menispermaceae	<i>Tinospora</i>	<i>excavata</i>	Se	T	Bahía Herne, Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
246	Menispermaceae	<i>Tinospora</i>	<i>cf. excavata</i>	Se	T	Dormaal	Bélgica	Paleógeno	Paleoceno-Eoceno	Fairon-Demaret, M y T. Smith	2002	Fruits and seeds from the Tienen Formation at Dormaal, Palaeocene-Eocene transition in eastern Belgium	Review of Palaeobotany and Palynology 122:47-62.	1	III
247	Menispermaceae	<i>Tinospora</i>	<i>hardmanae</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
248	Menispermaceae	<i>Tinospora</i>	<i>rugosa</i>	Se	T	Bahía Herne	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
249	Menispermaceae	<i>Tinospora</i>	<i>wilkinsonii</i>	Se	T	Cuenca Paris	Francia	Paleógeno	Eoceno	Jacques, F.M.B y D. DeFranceschi	2005	Endocarps of menispermaceae from the Le Quesnoy outcrop (Spranacian facies, Lower Eocene, Paris Basin).	Review of Palaeobotany and Palynology 135:61-70.	1	III
250	Menispermaceae	<i>Tinospora</i>	<i>wilkinsonii</i>	Se	T	Bahía Herne	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
251	Menispermaceae	<i>Wardensheppeya</i>	<i>davisii</i>	Se	T	Cuenca Paris	Francia	Paleógeno	Eoceno	Jacques, F.M.B y D. DeFranceschi	2005	Endocarps of menispermaceae from the Le Quesnoy outcrop (Spranacian facies, Lower Eocene, Paris Basin).	Review of Palaeobotany and Palynology 135:61-70.	1	III

Angiospermas		Angiospermas													
252	Menispermaceae	<i>Wardensheppeya</i>	<i>davisii</i>	Se	T	Bahía Herne, Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
253	Menispermaceae	<i>Wardensheppeya</i>	<i>davisii</i>	Se	T	Bahía Herne, Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
254	Menispermaceae	<i>Wardensheppeya</i>	<i>poolensis</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
255	Menispermaceae	<i>gen. indet.</i>	<i>sp. indet.</i>	Ex	C/I	Isla Axel Heiberg	Canadá	Paleógeno	Eoceno	McIver, E.E. y J.F. Basinger	1999	Early Tertiary floral evolution in the Canadian high arctic.	Annals of the Missouri Botanical Garden 86:523-545.	1	III
256	Menispermaceae	<i>gen. indet.</i>	<i>sp. indet.</i>	Se	T	Post	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y W.C. McIntosh	2007	Late Eocene silicified fruits and seeds from the John Day Formation near post, Oregon.	PaleoBios 27(1):7-17.	1	III
257	Menispermaceae	<i>gen. indet.</i>	<i>sp. indet.</i>	Ex	C/I	Provincia Jilin	China	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R., Z. Chen, B. Geng, y J. Tao	2005	Middle Eocene flora of Huadin, Jilin Province, Northeastern China.	Acta Paleobotanica 45(1):3-26.	1	III
258	Menispermaceae o Lardizabalaceae	<i>Ranunculodendron</i>	<i>anzoteguiiae</i>	L	T	Salta	Argentina	Neógeno	Mioceno	Lutz, A. I., y L. Martínez	2007	Nuevo género y especie de liana del Mioceno Superior (Formación Palo Pintado), provincia de Salta, Argentina.	Ameghiniana 44: 205 – 213.	1	III
259	Passifloraceae	<i>Passiflora</i>	<i>kirchheimeri</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D.H.	2000	The Lower Miocene floras of the Spremberger sequence and the second brown coal horizon in the Lusatia region. III. Dialypetalae and Sympetalae.	Palaeontographica Abteilung B 253: 1-106	1	III

Angiospermas	260	Passifloraceae	<i>Passiflora</i>	<i>sp.</i>	P	P	Paraje Solo, Veracruz	México	Neógeno	Plioceno	Graham, A.	1990	Paleoclimatic changes in the Tertiary of Northern Latin America	Prasad, M. J.S. and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
	261	Polygalaceae	<i>Paleosecuridaca</i>	<i>curtisii</i>	Fr	T	Altmont	EE.UU. (Dakota del Norte)	Paleógeno	Paleoceno	Pigg, K.B., M. L. DeVore, y M.F. Wojciechowski	2008	Paleosecuridaca curtisii gen. et sp. nov., Securidaca-similar a samaras (Polygalaceae) from the Late Paleocene of North Dakota and their significance to the divergence of families within the Fabales.	International Journal of Plant Sciences 169(9) in press	1	III
	262	Polygalaceae	<i>Securidaca</i>	<i>miocenica</i>	Ex	C/I	Uttar Pradesh	India	Neógeno	Mioceno	Prasad, M. J.S. Antal, y V.D. Tiwari	1997	Investigation on plant fossils from Seria Naka in the Himalayan foot-hills of Uttar Pradesh, India	The Palaeobotanist 46(3):13-30	1	III
	263	Ranunculaceae	<i>Clematis</i>	<i>ellensbergensis</i>	Ex	C/I	Cuenca Beaverhead	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Eoceno	Becker, H.F.	1969	Fossil plants of the Tertiary Beaverhead Basins in southwestern Montana.	Palaeontographica Abt B 127:1-142 Carnegie Institute of Washington Publication 416: 21-68.	1	III
	264	Ranunculaceae	<i>Clematis</i>	<i>reticulata</i>	Ex	C/I	Trout Creek	EE.UU. (Oregon)	Neógeno?	Mioceno?	MacGinitie, H.D.	1933	The Trout creek flora of southeastern Oregon.	Publication 416: 21-68.	1	III
	265	Ranunculaceae	<i>Clematis</i>	<i>xinjiangensis</i>	Ex	C/I	Provincia Xinjiang	China	Paleógeno	Paleoceno	Guo S-X, Sun Z-H, Li H-M, y Dou Y-W.	1984	Paleocene megafossil flora from Altai of Xinjiang.	Bulletin of Nanjing Institute of Geology & Palaeontology, Academia Sinica 8: 119-146.	1	III
	266	Ranunculaceae o Menispermaceae	<i>Menispermophyllum</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Two Medicine	EE.UU. (Montana)	K	Tardío (Campaniano)	Crabtree, D.	1987	Angiosperms of the Northern Rocky Mountains: Albian to Campanian (Cretaceous) Megafossil floras. Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 707-747	Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 707-747	1	III
	267	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>huanoides</i>	Ex	C/I	Cuenca Beaverhead	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Eoceno	Becker, H.F.	1969	Fossil plants of the Tertiary Beaverhead Basins in southwestern Montana.	Palaeontographica Abt B 127:1-142 National Science Museum, Tokyo, Japan. 197 pp.	1	III
	268	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>miofloribunda</i>	Ex	C/I	Takamine	Japón	Neógeno	Mioceno	Uemura, K.	1988	Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan	Japan. 197 pp.	1	III
	269	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>multinervis</i>	Ex	C/I	San Pablo	EE.UU. (California)	Neógeno	Mioceno	MacGinitie, H.D.	1937	The flora of the Weaverville Beds of Trinity County, California with descriptions of the plant-bearing beds.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 83-152.	1	III
270	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>multinervis</i>	Ex	C/I	Redding Creek	EE.UU. (California)	Neógeno	Mioceno	MacGinitie, H.D.	1937	The flora of the Weaverville Beds of Trinity County, California with descriptions of the plant-bearing beds.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 83-152.	1	III	

Angiospermas	271	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>multinervis</i>	Ex	C/I	Batoti	Rumania	Neógeno	Mioceno	Diaconu, F.	2004	New contribution in the study of the Pontian flora from Batoti (Mehedinti County). Flora of the auriferous gravels of California. Pp.1-28 the Tertiary gravels of the Sierra Nevada of California, ed W. Lindgren, Menlo Park California.	Studia Universitatis babes-bolyai, Geologia 49(2):95-104	1	III
	272	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>multinervis</i>	Ex	C/I	Complejo Susanville	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	Knowlton, F.H.	1911	The flora of the Weaverville Beds of Trinity County, California with descriptions of the plant-bearing beds.	Pp.1-28 the Tertiary gravels of the Sierra Nevada of California, ed W. Lindgren, Menlo Park California.	1	III
	273	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>multinervis</i>	Ex	C/I	Cedarville inferior	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1937	The flora of the Weaverville Beds of Trinity County, California with descriptions of the plant-bearing beds.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 83-152.	1	III
	274	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>multinervis</i>	Ex	C/I	Weaverville	EE.UU. (California)	Neógeno	Mioceno	MacGinitie, H.D.	1937	The flora of the Weaverville Beds of Trinity County, California with descriptions of the plant-bearing beds.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 83-152.	1	III
	275	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>multinervis</i>	Ex	C/I	Remington Hills	EE.UU. (California)	Neógeno	Mioceno	Condit, C.B.	1944	The Table Mountain Flora	In Pliocene floras of California and Oregon, edited by R.W. Chaney 57-90. Carnegie Institute of Washington Publication 553	1	III
	276	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>racemosa</i>	L, T	C/I	Estratos Stegodon, Akashi	Japón	Neógeno	Plioceno	Miki, S.	1937	Plants fossils from the Stegodon beds and the Elephas beds near Akashi.	Japan Journal of Botany 8: 303-341	1	III
	277	Rhamnaceae	<i>Berchemia</i>	<i>sp.</i>	Ex, P	C/I	Kreuzau	Alemania	Neógeno	Mioceno	Ferguson, D.K., M. Pinggen, R. Zetter, y C.-C. Hofmann	1998	Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany.	Review of Palaeobotany and Palynology 101:147-177.	1	III
	278	Rhamnaceae	<i>Gouania</i>	<i>sp.</i>	P	P	Sao Paulo, Colonia Crater	Brasil	Q	Pleistoceno	Ledru, Marie-Pierre, P. Mourguiart, y C. Riccomini	2008	Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic Rainforest since the last interglacial.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152.	1	III
	279	Rhamnaceae	<i>Ventilago</i>	<i>tistaensis</i>	Ex	C/I	Bengal	India	Neógeno	Mioceno	Antal, JS y M Prasad	1997	Angiospermous fossil leaves from the Siwalik seiments (Middle Miocene) of Darjeeling District, West Bengal	The Palaeobotanist 46(3):95-104 National Science Museum, Tokyo, Japan. 197 pp.	1	III
	280	Sabiaceae	<i>Sabia</i>	<i>cf. japonica</i>	Ex	C/I	Takamine	Japón	Neógeno	Mioceno	Uemura, K.	1988	Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
281	Sabiaceae	<i>Sabia</i>	<i>prefoetida</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III	
282	Sabiaceae	<i>Sabia</i>	<i>prefoetida</i>	Se	T	Christensen Ranch, Cuenca Beaverhead	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. Jud, N.A., Allen, S.E., Nelson, C.W., Bastos, C.L., & Chery, J.G.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III	
283*	Sapindaceae	<i>Ampelorrhiza</i>	<i>heteroxylon</i>	L	T	Las cucarachas	Panamá	Paleógeno	Mioceno		2021	Climbing since the early Miocene: The fossil record of Paullinieae (Sapindaceae)	Plos one 16(4): 1-22 (e0248369).	1	II	

Angiospermas	284	Sapindaceae	<i>Cardiospermum</i>	<i>coloradensis</i>	Ex	C/I	Fm. Green River	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	Smith, D.M.	2008	A comparison of plant-insect associations in the middle Eocene Green River Formation and the Upper Eocene Florissant Formation and their climatic imlications.	Geological Society of America Special Paper 435: 89-103.	1	III
	285	Sapindaceae	<i>Cardiospermum</i>	<i>terminalis</i>	Ex	C/I	Cuenca Beaverhead	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Eoceno	Becker, H.F.	1969	Fossil plants of the Tertiary Beaverhead Basins in southwestern Montana.	Palaeontographica Abt B 127:1-142 Carnegie Institute of Washington Publication 599:1-198.	1	III
	286	Sapindaceae	<i>Cardiospermum</i>	<i>terminalis</i>	Ex	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1953	Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado.	Palaeontographica Abt B 127:1-142 Carnegie Institute of Washington Publication 599:1-198.	1	III
	287	Sapindaceae	<i>Paullinia</i>	<i>sp.</i>	P	P	Sao Paulo, Colonia Crater	Brasil	Q	Pleistoceno	Ledru, Marie-Pierre, P. Mourguiart, y C. Riccomini	2008	Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic Rainforest since the last interglacial.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152. Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
	288	Sapindaceae	<i>Paullinia</i>	<i>sp.</i>	P	P	Paraje Solo, Veracruz	México	Neógeno	Plioceno	Graham, A.	1990	Paleoclimatic changes in the Tertiary of Northern Latin America	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152. Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
Angiospermas	289	Sapindaceae	<i>Paullinia</i>	<i>sp.</i>	P	P	Gatun	Panamá	Neógeno	Plioceno	Graham, A.	1990	Paleoclimatic changes in the Tertiary of Northern Latin America	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152. Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
	290	Sapindaceae	<i>Serjania</i>	<i>sp.</i>	P	P	Sao Paulo, Colonia Crater	Brasil	Q	Pleistoceno	Ledru, Marie-Pierre, P. Mourguiart, y C. Riccomini	2008	Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic Rainforest since the last interglacial.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152. Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
	291	Sapindaceae	<i>Serjania</i>	<i>sp.</i>	P	P	Gatun	Panamá	Neógeno	Plioceno	Graham, A.	1990	Paleoclimatic changes in the Tertiary of Northern Latin America	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 271:140-152. Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III

Angiospermas																
Angiospermas	292	Sapindaceae	<i>Serjania</i>	<i>sp.</i>	P	P	Paraje Solo, Veracruz	México	Neógeno	Plioceno	Graham, A.	1990	Paleoclimatic changes in the Tertiary of Northern Latin America	Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
	293	Schisandraceae	<i>Kadsura</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Kreuzau	Alemania	Neógeno	Mioceno	Ferguson, D.K., M. Pinggen, R. Zetter, y C.-C. Hofmann	1998	Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany.	Review of Palaeobotany and Palynology 101:147-177. Mitteilungen des badischen Landesvereins Naturkunde und Naturschutz 12:241-247.	1	III
	294	Schisandraceae	<i>Schisandra</i>	<i>geissertii</i>	Se	T	Sessenheim, Alsace	Francia	Neógeno	Plioceno	Gregor, H.-J.	1981	Schizandra geissertii nova spec. ein exotisches Element im Elsasser Pliozan (Sessenheim, Brunsumien). Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p. Carnegie Institute of Washington Publication 476: 217-268.	1	III
	295	Schisandraceae	<i>Schisandra</i>	<i>oregonensis</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994			1	III
	296	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>diforma</i>	Ex	C/I	San Pablo	EE.UU. (California)	Neógeno	Plioceno	Condit, C.	1938	The San Pablo Flora of west Central California	In Pliocene floras of California and Oregon, edited by R.W. Chaney 57-90. Carnegie Institute of Washington Publication 553	1	III
	297	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>diforma</i>	Ex	C/I	Remington Hills	EE.UU. (California)	Neógeno	Mioceno	Condit, C.B.	1944	The Table Mountain Flora	Carnegie Institute of Washington Publication 439: 1-103.	1	III
	298	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>goshenensis</i>	Ex	C/I	Goshen	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Oligoceno	Chaney, R.W. y E. I. Sanborn	1933	The Goshen Flora of west central Oregon.	Carnegie Institute of Washington Publication 465: 29-82.	1	III
	299	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>goshenensis</i>	Ex	C/I	La Porte	EE.UU. (California)	Paleógeno-Paleógeno-Neógeno	Eoceno	Potbury, S.S.	1937	The La Porte Flora of Plumas County, California	Senckenbergiana 12(1):51-63	1	III
	300	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>grandifolia</i>	Ex	C/I	Leoben-Moskenberg	Alemania	Neógeno-Paleógeno-Neógeno		Menzel, P., W. Weiler, y K. Krejci-Graf	1930	Pflanzen und Tiere aus dem Tertiar von Leoben	Senckenbergiana 12(1):51-63	1	III
	301	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>haidingeri</i>	Ex	C/I	Trifail	Alemania	Neógeno		Menzel, P., W. Weiler, y K. Krejci-Graf	1930	Pflanzen und Tiere aus dem Tertiar von Leoben	Senckenbergiana 12(1):51-63	1	III
	302	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>labidurommae</i>	Ex	C/I	Chalk Bluffs	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1941	A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada.	Carnegie Institute of Washington Publication 534: 1-178.	1	III
	303	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>labidurommae</i>	Ex	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1953	Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado.	Carnegie Institute of Washington Publication 599:1-198.	1	III
	304	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>lamarensis</i>	Ex	C/I	Weaverville	EE.UU. (California)	Neógeno	Mioceno	MacGinitie, H.D.	1937	The flora of the Weaverville Beds of Trinity County, California with descriptions of the plant-bearing beds.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 83-152.	1	II
	305	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>magna</i>	Ex	C/I	Eagle Creek	EE.UU. (Oregon)	Neógeno?	Mioceno?	MacGinitie, H.D.	1933	The trout creek flora of southeastern Oregon.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 21-68.	1	III

Angiospermas	306	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>magna</i>	Ex	C/I	Trout Creek	EE.UU. (Oregon)	Neógeno?	Mioceno?	MacGinitie, H.D.	1933	The trout creek flora of southeastern Oregon.	Carnegie Institute of Washington Publication 416: 21-68.	1	III
	307	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>magna</i>	Ex	C/I	Clarkia	EE.UU. (Idaho)	Neógeno	Mioceno	Logan, G.A., C.J. Smiley, y G. Eglinton	1995	Preservation of fossil leaf waxes in association with their source tissues, Clarkia, northern Idaho, USA.	Geochimica et Cosmochimica Acta 59(4): 751-763	1	III
	308	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>mauritanica</i>	Ex	C/I	Rhone	Francia	Neógeno	Plioceno	Depape, G.	1929	Recherches sur la flore pliocene de la Vallee du Rhone.	Ann. Des SC. Nat Bot., 10th Serie, Paris 177-248.	1	III
Angiospermas	309	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>minor</i>	Ex	C/I	Utto, Honshu	Japón	Neógeno	Mioceno	Huzioka, K.	1963	The Utto flora of Northern Honshu. I	in: Tanai T, Suzuki N eds.Tertiary Floras of Japan, Miocene Floras. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the geological survey of Japan. 153-216.	1	III
	310	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>mnuscadiniodes</i>	Ex	C/I	Cuenca Ruby River	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Oligoceno	Becker, H.F.	1961	Oligocene Plants from the Upper Ruby River basin, South-western montana.	Geological Society of American Memoir 82. 127pp.	1	III
	311	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>rubyensis</i>	Ex	C/I	Cuenca Ruby River	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Oligoceno	Becker, H.F.	1961	Oligocene Plants from the Upper Ruby River basin, South-western montana.	Geological Society of American Memoir 82. 127pp.	1	III
	312	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>targionii</i>	Ex	C/I	Rhone	Francia	Neógeno	Plioceno	Depape, G.	1929	Recherches sur la flore pliocene de la Vallee du Rhone.	Ann. Des SC. Nat Bot., 10th Serie, Paris 177-248.	1	III
	313	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>trinervis</i>	Ex	C/I	Takamine	Japón	Neógeno	Mioceno	Uemura, K.	1988	Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan	National Science Museum, Tokyo, Japan. 197 pp.	1	III
	314	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>trinervis</i>	Ex	C/I	Yoshioka	Japón	Neógeno	Mioceno	Tanai, T. y N. Suzuki	1963	Miocene Floras of Southwestern Hokkaido, Japan.	In: Tanai T, Suzuki N eds.Tertiary Floras of Japan, Miocene Floras. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the geological survey of Japan. 7-149.	1	III
Angiospermas	315	Smilaceae	<i>Smilax</i>	<i>trinervis</i>	Ex	C/I	Utto, Honshu	Japón	Neógeno	Mioceno	Huzioka, K.	1963	The Utto flora of Northern Honshu. I	in: Tanai T, Suzuki N eds.Tertiary Floras of Japan, Miocene Floras. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the geological survey of Japan. 153-216.	1	III
	316	Smilaceae	<i>Smilax</i>	<i>trinervis</i>	Ex	C/I	Noto Peninsula	Japón	Neógeno	Mioceno	Matsuo, Hidekuni	1963	The Notonakajima flora of Noto Peninsula	In: Tanai T, Suzuki N eds.Tertiary Floras of Japan, Miocene Floras. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the geological survey of Japan. 219-243.	1	III

Angiospermas	317	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>trinervis</i>	Ex	C/I	Cuenca Beaverhead	EE.UU. (Montana)	Paleó- geno	Eoceno	Becker, H.F.	1969	Fossil plants of the Tertiary Beaverhead Basins in southwestern Montana.	Palaeontographica Abt B 127:1-142 Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague United States Geological Survey Professional Paper 158:129-135	1	III
	318	Smilacaceae	<i>Smilax</i>	<i>sp.</i>	P	P	Paraje Solo, Veracruz	México	Neó- geno	Plioceno	Graham, A.	1990	Paleoclimatic changes in the Tertiary of Northern Latin America	Geological Survey Publisher, Prague United States Geological Survey Professional Paper 158:129-135	1	III
	319	Smilacaceae	cf. <i>Smilax</i>	<i>coloradensis</i>	Ex	C/I	Fm. Upper Frontier, Lincoln Co	EE.UU. (Wyomin g)	K	Tardío	Berry, E.W.	1929	The flora of the Frontier Formation.	Professional Paper 158:129-135	1	III
	320	Smilacaceae	aff. <i>Smilax</i>	<i>sp. indet.</i>	Ex	C/I	Kreuzau	Alemania	Neó- geno	Mioceno	Ferguson, D.K.,M. Pinggen, R. Zetter, y C.- C. Hofmann	1998	Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany.	Review of Palaeobotany and Palynology 101:147-177. Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie. Monatshefte 5: 225- 229.	1	III
	321	Sterculiaceae	<i>Buetternia</i> ( <i>Byttneria</i> )	<i>tiliaefolia</i>	Ex	C/I	Rhone	Francia	Neó- geno	Plioceno	Palmarev, E.	1962	Über die Lebensform der fossilen Art <i>Buetternia</i> <i>tiliaefolia</i> (A. Br.) Dep. Über zwei neue Laubh lzer aus dem Miozän.	Senckenbergiana 12:111-126. Proceedings of the National Museum 59: 553-583	1	III
	322	Ternstroemia- ceae	<i>Terstroemioxyl</i> <i>on</i>	<i>krauseli</i>	L	T		Alemania	Neó- geno?	Mioceno?	Schonfeld, E.	1930		Proceedings of the National Museum 59: 553-583	1	III
	323	Trigoniaceae	<i>Trigonia</i>	<i>varians</i>	Ex	C/I	Betijoque, Trujillo, La Salvadore	Venezuel a	Neó- geno	Mioceno	Berry, E.W.	1921	Tertiary fossil plants from Venezuela	Carnegie Institute of Washington Publication 599:1- 198.	1	III
	324	Verbenaceae	<i>Petraea</i>	<i>perplexans</i>	Fl	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorad o)	Paleó- geno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1953	Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado.	Carnegie Institute of Washington Publication 465: 29- 82.	1	III
	325	Verbenaceae	<i>Petraea</i>	<i>rotunda</i>	Ex	C/I	La Porte	EE.UU. (Californi a)	Paleó- geno	Eoceno	Potbury, S.S.	1937	The La Porte Flora of Plumas County, California Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon.	Palaeontographica Americana 58:1-114.	1	III
	326	Vitaceae	<i>Ampelocissites</i>	<i>auriforma</i>	Se	T	Green River	EE.UU. (Colorad o)	Paleó- geno	Eoceno	Manchester S.R.	1994			1	III
Angiospermas	327	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>auriforma</i>	Se	T	Nut Beds	EE.UU. (Oregon)	Paleó- geno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil <i>Ampelocissus</i> (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534- 1553	1	III
	328	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>bravoi</i>	Se	T	Fm. Mancora, Belen	Perú	Paleó- geno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil <i>Ampelocissus</i> (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534- 1553	1	III
	329	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>chandleri</i>	Se	T		Alemania , Polonia	Neó- geno	Mioceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil <i>Ampelocissus</i> (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534- 1553	1	III
	330	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>lobatum</i>	Se	T	Wiesa, Turow, Hartau, Lusiatia	Europa	Neó- geno	Mioceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil <i>Ampelocissus</i> (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534- 1553	1	III



Angiospermas	331	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>lobatum</i>	Se	T	Hordle	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553	1	III
	332	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>lobatum</i>	Se	T	Arcillas Londres	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553 in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	333	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>lytlensis</i>	Se	T	Atascosa	EE.UU. (Texas)	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	334	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>parachandeleri</i>	Se	T	Nut Beds	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553	1	III
	335	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>parvisemina</i>	Se	T	Beicegal Ck, Fm. Bullion Ck	EE.UU. (Dakota del Norte)	Paleógeno	Paleoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553	1	III
	336	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>parvisemina</i>	Se	T	Nut Beds	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553	1	III
	337	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>scotii</i>	Fr	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	338	Vitaceae	<i>Ampelocissus</i>	<i>wildei</i>	Se	T	Messel	Alemania	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553 in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	339	Vitaceae	<i>Ampelophyllites</i>	<i>attenuatus</i>	Ex	C/I	Fort Harker	EE.UU. (Kansas)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	340	Vitaceae	<i>Ampelophyllites</i>	<i>firmus</i>	Ex	C/I		EE.UU. (Kansas)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
341	Vitaceae	<i>Ampelophyllites</i>	<i>ovatus</i>	Ex	C/I	Decatur	EE.UU. (Nebraska)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland.	1	III	

342	Vitaceae	<i>Ampelophyllum</i>	<i>noeticum</i>	Ex	C/I	Verona Fort Union, Coalmont, Dawson, Denver, Evanston, Livingston, Middle Park	Italia	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
343	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>acerifolia</i>	Ex	C/I	EE.UU. (Colorado)	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Paleoceno	Brown, R.W.	1962	Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains	United States Geological Survey Professional Paper 375 in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
344	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>bohemica</i>	Ex	C/I	Sulldoditz	República Checa	Paleógeno	Oligoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
345	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>brevipedunculata</i>	Se	T	Akashi	Japón	Neógeno	Plioceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
346	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>brevipedunculata</i>	Se	T	Estratos Stegodon, Akashi	Japón	Neógeno	Plioceno	Miki, S.	1937	Plants fossils from the Stegodon beds and the Elephas beds near Akashi.	Japan Journal of Botany 8: 303-341 in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
347	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>bruneri</i>	Ex	C/I	Carbón	EE.UU. (Wyoming)	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	pages 297-313. in M.C. Boulter and H.C. Fisher editors. Cenozoic plants and climates of the Arctic. Springer-Verlag, Berlin.	1	III
348	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>cordifolia</i>	Ex	C/I	Kamchatka	Rusia	Paleógeno	Eoceno	Budantsev, L. Yu	1994	The fossil flora of the Paleogene climatic optimum in north eastern Asia.	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
349	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>crenulata</i>	Se	T	Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
350	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>crenulata</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III

Angiospermas	351	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>denticulata</i>	Ex	C/I	Kreuzau	Alemania	Paleógeno	Oligoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	352	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>malvaeformis</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D.H.	2000	The Lower Miocene floras of the Spremberger sequence and the second brown coal horizon in the Lusatica region. III. Dialypetalae and Sympetalae.	Palaeontographica Abteilung B 253: 1-106	1	III
Angiospermas	353	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>monasteriensis</i>	Se	T	Bahía Herne, Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	354	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>montanensis</i>	Ex	C/I	Glendive	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
Angiospermas	355	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>montanensis</i>	Ex	C/I	Whitemud, Saskatchewan	Canadá	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	356	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>rooseae</i>	Se	T	Post	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y W.C. McIntosh	2007	Late Eocene silicified fruits and seeds from the John Day Formation near post, Oregon.	PaleoBios 27(1):7-17.	1	III
	357	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>rooseae</i>	Se	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	358	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>rotundata</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D.H.	2000	The Lower Miocene floras of the Spremberger sequence and the second brown coal horizon in the Lusatica region. III. Dialypetalae and Sympetalae.	Palaeontographica Abteilung B 253: 1-106	1	III
	359	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>tertiaria</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D. H.	2001	The Middle and Upper Miocene floras of the Meuro and Rauno sequences in the Lusatica region. II. Dicotyledones.	Palaeontographica Abteilung B 257: 35-174.	1	III

360	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>tertiaria</i>	Se	T	SO de Howenegg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Wahnert, V., S. Giersch, y J. Kovar-Eder	2006	Palaeobotanic investigations at Howenegg (Southwest Germany, Late Miocene)	Abstract, P155, In 7th European Paleobotany-Palynology Conference, Prague Septemeber 2006	1	III
361	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>turneri</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
362	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>xanthholithensis</i>	Ex	C/I	Glendive	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153		1	III
363	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>sp.</i>	Se	T	Kreuzau	Alemania	Neógeno	Mioceno	Ferguson, D.K., M. Pinggen, R. Zetter, y C.-C. Hofmann	1998	Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany.	Review of Palaeobotany and Palynology 101:147-177.	1	III
364	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Provincia Xinjiang	China	Paleógeno	Paleoceno	Guo S-X, Sun Z-H, Li H-M, y Dou Y-W.	1984	Paleocene megafossil flora from Altai of Xinjiang.	Bulletin of Nanjing Institute of Geology & Palaeontology, Academia Sinica 8: 119-146.	1	III
365	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i> o <i>Vitis</i> subg <i>Vitis</i>	<i>sp.</i>	Se	T		EE.UU.	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553	1	III
366	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i> o <i>Vitis</i> subg <i>Vitis</i>	<i>sp.</i>	Se	T		EE.UU. (Texas)	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553	1	III
367	Vitaceae	<i>Ampelopsis</i> o <i>Vitis</i> subg <i>Vitis</i> o <i>Parthenocissus</i>	<i>sp.</i>	Se	T	Chert de Princeton	Canadá (Columbia Británica)	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553	1	III
368	Vitaceae	<i>Ampeloxylon</i>	<i>cineritarium</i>	L	T	Cantal	Francia	Neógeno	Plioceno	Fliehe, P.	1899	Note sur un bois de vigne des cinerites du Cantal	Bulletin de la societe geologique de France, Paris, 3 e Serie 27:318-321.	1	III
369	Vitaceae	<i>Archeampelos</i>	<i>acerifolia</i>	Ex	C/I	Isla Axel Heiberg	Canadá	Paleógeno	Eoceno	McIver, E.E. y J.F. Basinger	1999	Early Tertiary floral evolution in the Canadian high arctic.	Annals of the Missouri Botanical Garden 86:523-545.	1	III
370	Vitaceae	<i>Archeampelos</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Strand Fiord, Isla Axel Heiberg	Canadá	Paleógeno	Eoceno	McIver, E.E. y J.F. Basinger	1999	Early Tertiary floral evolution in the Canadian high arctic.	Annals of the Missouri Botanical Garden 86:523-545.	1	III

Angiospermas	371	Vitaceae	<i>Archeampelos</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Fm. Iceberg Bay, Isla Ellesmere Fm. Expedition, Strathcona Fiord, Isla Ellesmere	Canadá	Paleógeno	Eoceno	McIver, E.E. y J.F.Basinger	1999	Early Tertiary floral evolution in the Canadian high arctic.	Annals of the Missouri Botanical Garden 86:523-545.	1	III
	372	Vitaceae	<i>Archeampelos</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Fm. Iceberg Bay, Isla Ellesmere	Canadá	Paleógeno	Paleoceno	McIver, E.E. y J.F.Basinger	1999	Early Tertiary floral evolution in the Canadian high arctic.	Annals of the Missouri Botanical Garden 86:523-545.	1	III
	373	Vitaceae	<i>Carpolithus</i>	<i>olssoni</i>	Se	T	Fm. Mancora, Belen	Perú	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553	1	III
	374	Vitaceae	<i>Cayratia</i>	<i>jungii</i>	Se	T	Schwandorf	Alemania	Neógeno	Mioceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553 in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	375	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>acerifolius</i>	Ex	C/I	Fort Harker	EE.UU. (Kansas)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	376	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>aceroides</i>	Ex	C/I	Aaschen	Alemania	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	377	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>acuminatus</i>	Ex	C/I	Fort Harker	EE.UU. (Kansas)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	378	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>acutilobus</i>	Ex	C/I	Fort Harker	EE.UU. (Kansas)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	379	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>asymmetricus</i>	Ex	C/I	Fayette County	EE.UU. (Tennessee)	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	380	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>brownii</i>	Ex	C/I	Delphos	EE.UU. (Kansas)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland.	1	III

381	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>collinsii</i>	Ex	C/I	Hardeman County	EE.UU. (Tennessee)	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
382	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>comparabilis</i>	Ex	C/I	Río Yukon	EE.UU. (Alaska)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in W. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
383	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>crispus</i>	Ex	C/I	Bohemia	República Checa	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in W. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
384	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>crispus</i>	Ex	C/I	McNairy County, Fm. Ripley	EE.UU. (Tennessee)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
385	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>harkerianus</i>	Ex	C/I	Fort Harker	EE.UU. (Tennessee)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
386	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>heeri</i>	Ex	C/I	Fort Harker	EE.UU. (Tennessee)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
387	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>kryshstofovichianus</i>	Ex	C/I		Kazajstan	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
388	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>newberryii</i>	Ex	C/I	Woodbridge	EE.UU. (Nueva Jersey)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
389	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>obtusilobus</i>	Ex	C/I	Ellsworth County	EE.UU. (Kansas)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III

Angiospermas	390	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>parvifolius</i>	Ex	C/I	Baltimore	EE.UU. (Maryland)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	391	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>parvifolius</i>	Ex	C/I	Buarcos	Portugal	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	392	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>patagonicus</i>	Ex	C/I	Cerro Funes, Patagonia	Argentina	Paleógeno	Paleoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	393	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>platanoideus</i>	Ex	C/I	Fort Harker	EE.UU. (Kansas)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	394	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>populoides</i>	Ex	C/I	delphos	EE.UU. (Kansas)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	395	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>pseudoplatanus</i>	Ex	C/I	Río Yukon	EE.UU. (Alaska)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	United States Geological Survey Professional Paper 375	1	III
	396	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>rocklandensis</i>	Ex	C/I	Raton	EE.UU. (Nuevo México)	Paleógeno	Paleoceno	Brown, R.W.	1962	Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	397	Vitaceae	<i>Cissites</i>	<i>uralensis</i>	Ex	C/I	Djurun	Rusia	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
Angiospermas	398	Vitaceae	<i>Cissophyllum</i>	<i>vitifolium</i>	Ex	C/I	Prague	República Checa	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	Netherland.	1	III

mas	399	Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>acerooides</i>	Ex	C/I	Vicenza	Italia	Paleógeno	Oligoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	400	Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>ambigua</i>	Ex	C/I	Cantal	Francia	Neógeno	Plioceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	401	Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>ampelopsidea</i>	Ex	C/I	Sezanne	Francia	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	402	Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>appeldiculata</i>	Ex	C/I	Vicenza	Italia	Paleógeno	Oligoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	403	Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>atlantica</i>	Ex	C/I	Bilin	República Checa	Paleógeno	Oligoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	404	Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>browniana</i>	Ex	C/I	New Ulm	EE.UU. (Minnesota)	K	Tardío	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	405	Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>coloradensis</i>	Ex	C/I	Golden y Sedalia	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. Carnegie Institute of Washington	1	III
	406	Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>pyriformis</i>	Ex	C/I	Chalk Bluffs	EE.UU. (California)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D. Adams, N.F., Collinson, M.E., Smith, S.Y., Bamford, M.K., Forest, F., Malakasi, P., Marone, F. & Sykes, D.	1941	A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada.  X-rays and virtual taphonomy resolve the first <i>Cissus</i> (Vitaceae) macrofossils from Africa as early-diverging members of the genus	Publication 534: 1-178.  American Journal of Botany 103(9): 1657-1677	1	III
	407*	Vitaceae	<i>Cissus</i>	sp.	Se	T	Varios yacimientos	Africa	Paleógeno	Mioceno					1	III



Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas		Angiospermas	
408	Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>willardi</i>	Se	T	Fm. Mancora, Belen	Perú	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553 in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III				
409	Vitaceae	<i>Palaeovitis</i>	<i>paradoxa</i>	Se	T	Warden Point, Sheppey, Kent	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153 Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III				
410	Vitaceae	<i>Parthenocissus</i>	<i>angustisulcata</i>	Fr	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	The Middle and Upper Miocene floras of the Meuro and Rauno sequences in the Lusatica region. II. Dicotyledones. Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeontographica Abteilung B 257: 35-174.	1	III				
411	Vitaceae	<i>Parthenocissus</i>	<i>britannica</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D. H.	2001	The Middle and Upper Miocene floras of the Meuro and Rauno sequences in the Lusatica region. II. Dicotyledones. Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeontographica Americana 58, 205p.	1	III				
412	Vitaceae	<i>Parthenocissus</i>	<i>clarnensis</i>	Fr	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	The Middle and Upper Miocene floras of the Meuro and Rauno sequences in the Lusatica region. II. Dicotyledones.	Palaeontographica Abteilung B 257: 35-174.	1	III				
413	Vitaceae	<i>Parthenocissus</i>	<i>langsдорffii</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D. H.	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. Carnegie Institute of Washington Publication 599:1-198. United States Geological Survey Professional Paper 375	1	III				
414	Vitaceae	<i>Parthenocissus</i>	<i>monasteriensis</i>	Se	T	Bahía Herne, Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado.	Review of Palaeobotany and Palynology 101:147-177.	1	III				
415	Vitaceae	<i>Parthenocissus</i>	<i>obsornii</i>	Ex	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1953	Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains	Acta Univeritatis Carolinae - Geologica 46(4):121-176	1	III				
416	Vitaceae	<i>Parthenocissus</i>	<i>ursina</i>	Ex	C/I	Crazy Mountains	EE.UU. (Montana)	Paleógeno	Paleoceno	Brown, R.W.	1962	Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany.	Review of Palaeobotany and Palynology 122:47-62.	1	III				
417	Vitaceae	<i>Parthenocissus</i>	<i>sp.</i>	P	P	Kreuzau	Alemania	Neógeno	Mioceno	Ferguson, D.K., M. Pinggen, R. Zetter, y C.-C. Hofmann Nemejc, F. Z. Kvacek, B. Pacltova, y M. Konzalova	1998	Tertiary plants of the Plzen Basin (west Bohemia)	Review of Palaeobotany and Palynology 122:47-62.	1	III				
418	Vitaceae	<i>Parthenocissus</i>	<i>sp.</i>	P	P	Dnesice, Bohemia	República Checa	Neógeno	Mioceno		2002	Fruits and seeds from the Tienen Foramtion at Dormaal, Palaeocene-Eocene transition in eastern Belgium		1	III				
419	Vitaceae	<i>aff. Parthenocissus</i>	<i>sp.</i>	Se	T	Dormaal	Bélgica	Paleógeno	Paleoceno-Eoceno	Fairon-Demaret, M y T. Smith	2002			1	III				

Angiospermas															
420	Vitaceae	<i>Tetrastigma</i>	<i>acuminata</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
421	Vitaceae	<i>Tetrastigma</i>	<i>chandleri</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D. H.	2001	The Middle and Upper Miocene floras of the Meuro and Rauno sequences in the Lusatica region. II. Dicotyledones.	Palaeontographica Abteilung B 257: 35-174. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
422	Vitaceae	<i>Tetrastigma</i>	<i>chandleri</i>	Se	T	Wiesa near Kamenz	Alemania	Paleógeno	Oligoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153		1	III
423	Vitaceae	<i>Tetrastigma</i>	<i>corrugata</i>	Se	T	Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
424	Vitaceae	<i>Tetrastigma</i>	<i>davisii</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III

425	Vitaceae	<i>Tetrastigma</i>	<i>globosa</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
426	Vitaceae	<i>Tetrastigma</i>	<i>sheppeyensis</i>	Se	T	Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
427	Vitaceae	<i>Tetrastigma</i>	<i>sp.</i>	P, Se	T	Kreuzau	Alemania	Neógeno	Mioceno	Ferguson, D.K., M. Pinggen, R. Zetter, y C.-C. Hofmann	1998	Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany.	Review of Palaeobotany and Palynology 101:147-177.	1	III
428	Vitaceae	<i>Tetrastigma</i>	<i>sp.</i>	Se	T		Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Chen, I y S.R. Manchester	2007	Seed morphology of modern and fossil Ampelocissus (Vitaceae) and implications for phytogeography	American Journal of Botany 94(9):1534-1553	1	III
429	Vitaceae	<i>Tetrastigma?</i>	<i>elliottii</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
430	Vitaceae	<i>Tetrastigma?</i>	<i>lobatum</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D.H.	2000	The Lower Miocene floras of the Spremberger sequence and the second brown coal horizon in the Lusatica region. III. Dialypetalae and Sympetalae.	Palaeontographica Abteilung B 253: 1-106	1	III

Angiospermas																
431	Vitaceae	<i>Tetrastigma?</i>	<i>lobatum</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. Botanical Journal of the Linnean Society 133:1-26. Review of Palaeobotany and Palynology 80:175-207.	1	III	
432	Vitaceae	<i>Tetrastigma?</i>	<i>longisulcatum</i>	Se	T	Minster I Kent	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153		1	III	
433	Vitaceae	<i>Vitaceoxylon</i>	<i>ampelopsoides</i>	L	T		Hungría	Neógeno	Mioceno	Poole & Wilkinson	2000	Two early Eocene vines from Southeast England.		1	III	
434	Vitaceae	<i>Vitaceoxylon</i>	<i>carlquistii</i>	L	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Wheeler, E y C. LaPasha	1994	Woods of the Vitaceae - fossil and modern.		1	III	
435	Vitaceae	<i>Vitaceoxylon</i>	<i>megyazoense</i>	L	T	Megyas	Hungría	Neógeno	Plioceno	Greguss, P.	1969	Tertiary angiosperm woods in Hungary.	Budapest: Akademiai Kiado. 151p	1	1	II
436	Vitaceae	<i>Vitaceoxylon (Vitoxylon)</i>	<i>ramunculiformis</i>	L	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. Review of Palaeobotany and Palynology 80:175-207.	1	III	
437	Vitaceae	<i>Vitaceoxylon (Vitoxylon)</i>	<i>tiffneyi</i>	L	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Wheeler, E y C. LaPasha	1994	Woods of the Vitaceae - fossil and modern.		1	III	
438	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>ambigua</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III	

439	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>arctica</i>	Se	T	Atanikerdluk	Groenlandia	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
440	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>arnensis</i>	Se	T	Sheppey; Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
441	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>bilobata</i>	Se	T	Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
442	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>bognorensis</i>	Se	T	Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
443	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>bonseri</i>	Ex	C/I	Remington Hills	EE.UU. (California)	Neógeno	Mioceno	Condit, C.B.	1944	The Table Mountain Flora	In Pliocene floras of California and Oregon, edited by R.W. Chaney 57-90. Carnegie Institute of Washington Publication 553 in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
444	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>bonseri</i>	Se	T	Grand Coulee (Latah)	EE.UU. (Washington)	Neógeno	Mioceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III

445	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>borealis</i>	Ex	C/I	Kamchatka	Rusia	Paleógeno	Paleoceno	Lavrenko, O.D. y L.I. Fot'janova	1994	Some early paleogene species from western Kamchatka.	Pages 315-325. In M.C.Boulter and H.C. Fisher editors. Cenozoic plants and climates of the Arctic. Springer-Verlag, Berlin.	1	III
446	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>bracknellensis</i>	Se	T	Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. Carnegie Institute of Washington Publication 416: 21-68.	1	III
447	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>chaneyi</i>	Ex	C/I	Trout Creek	EE.UU. (Oregon)	Neógeno?	Mioceno?	MacGinitie, H.D.	1933	The trout creek flora of southeastern Oregon.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
448	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>cuneata</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
449	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>elegans</i>	Se	T	Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
450	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>excavata</i>	Se	T	Bognor y Sheppey; Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III

Angios		Angiospermas													Angiospermas	
451	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>flexuosa</i>	Se	T	Estratos Stegodon, Akashi	Japón	Neógeno	Plioceno	Miki, S.	1937	Plants fossils from the Stegodon beds and the Elephas beds near Akashi.	Japan Journal of Botany 8: 303-341 in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur	1	III	
452	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>cf. flexuosa</i>	Se	T	Akashi	Japón	Neógeno	Plioceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	's-Gravenhage, Netherland. Carnegie Institute of Washington Publication 599:1-198.	1	III	
453	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>florissantella</i>	Ex	C/I	Florissant	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1953	Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado.	Palaeontographica Abteilung B 253: 1-106	1	III	
454	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>globosa</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D.H.	2000	The Lower Miocene floras of the Spremberger sequence and the second brown coal horizon in the Lusatica region. III. Dialypetalae and Sympetalae.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur	1	III	
455	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>goodhartii</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. Carnegie Institute of Washington Publication 416: 21-68.	1	III	
456	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>hookeri</i>	Se	T	Bovey Tracey, Devonshire	Inglaterra	Paleógeno	Oligoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III	
457	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>inominata</i>	Ex	C/I	Raton	EE.UU. (Nuevo México)	Paleógeno	Paleoceno	MacGinitie, H.D.	1933	The trout creek flora of southeastern Oregon.	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	1	III	
458	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>lakensis</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.		1	III	

459	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>lanata</i>	Se	T	Pont-de-Gail in Cantal (Frankreich)	Francia	Neó- geno	Plioceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1- 153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. Carnegie Institute of Washington Publication 416: 21- 68. United States Geological Survey Professional Paper 375	1	III
460	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>leei</i>	Ex	C/I	Raton	EE.UU.	Paleó- geno	Paleocen o	MacGinitie, H.D.	1933	The trout creek flora of southeastern Oregon.		1	III
461	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>lobata</i>	Ex	C/I	Fort Union, Animas	EE.UU. (Colorad o)	Paleó- geno	Paleocen o	Brown, R.W.	1962	Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains		1	III
462	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>longisulcata</i>	Se	T	Bahía Herne, Bognor y Sheppey	Inglaterr a	Paleó- geno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian- Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
463	Vitaceae	<i>Vitis</i>	aff. <i>longisulcata</i>	Se	T	Dormaal	Bélgica	Paleó- geno	Paleocen o-Eoceno	Fairon-Demaret, M y T. Smith	2002	Fruits and seeds from the Tienen Foramtion at Dormaal, Palaeocene- Eocene transition in eastern Belgium Beitrage zur naheren Kenntnis von Vitaceen- Samenformen tertiaren Alters.	Review of Palaeobotany and Palynology 122:47- 62.	1	III
464	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>ludwigii</i>	Se	T	Carbón Brown, Hessen	Alemania	Neó- geno	Plioceno	Kirchheimer, F.	1938		Planta 28: 582-598.	1	III
465	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>lusatica</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neó- geno	Mioceno	Mai, D.H.	2000	The Lower Miocene floras of the Spremberger sequence and the second brown coal horizon in the Lusatica region. III. Dialypetalae and Sympetalae.	Palaeontographica Abteilung B 253: 1-106	1	III
466	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>lusatica</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterr a	Paleó- geno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian- Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
467	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>magnisperma</i>	Fr	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleó- geno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III



Angiospermas	468	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>magnisperma</i>	Se	T	Bahía Herne, Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für	1	III
	469	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>minuta</i>	Se	T	Assington en Suffolk	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland. pages 315-325. in M.C.Boulter and H.C. Fisher editors. Cenozoic plants and climates of the Arctic. Springer-Verlag, Berlin. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für	1	III
	470	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>mirodentata</i>	Ex	C/I	Kamchatka	Rusia	Paleógeno	Eoceno	Lavrenko, O.D. y L.I. Fot'janova	1994	Some early paleogene species from western Kamchatka.	Springer-Verlag, Berlin. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für	1	III
	471	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>nodulosa</i>	Se	T	Pont-de-Gail in Cantal (Frankreich)	Francia	Neógeno	Plioceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
	472	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>obovoidea</i>	Se	T	Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. United States Geological Survey Professional Paper 375	1	III
	473	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>olriki</i>	Ex	C/I	Raton	EE.UU. (Nuevo México)	Paleógeno	Paleoceno	Brown, R.W.	1962	Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains	United States Geological Survey Professional Paper 375	1	III
	474	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>olriki</i>	Ex	C/I	Fort Union, Dawson, Evanston, Middle Park, Castle Rock, Plum Creek	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Paleoceno	Brown, R.W.	1962	Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains	United States Geological Survey Professional Paper 375 in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für	1	III
	475	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>orientalis</i>	Se	T	Reuver en Limburg	Países Bajos	Neógeno	Plioceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III

Angiospermas															
476	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>palaeomuscandinia</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D.H.	2000	The Lower Miocene floras of the Spremberger sequence and the second brown coal horizon in the Lusatica region. III. Dialypetalae and Sympetalae.	Palaeontographica Abteilung B 253: 1-106	1	III
477	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>parasilvestris</i>	Se	T	Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Mai, D. H.	2001	The Middle and Upper Miocene floras of the Meuro and Rauno sequences in the Lusatica region. II. Dicotyledones.	Palaeontographica Abteilung B 257: 35-174.	1	III
478	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>platyformis</i>	Se	T	Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
479	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>platysperma</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
480	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>pliocenica</i>	Se	T	Niederrad, Frankfurt	Alemania	Neógeno	Plioceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
481	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>poolensis</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III

482	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>praeteutonica</i>	Se	T	Bahía Alum- Isla de Wight	Inglaterr a	Paleó- geno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1- 153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III
483	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>pygmaea</i>	Se	T	Sheppey; Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterr a	Paleó- geno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian- Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
484	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>rectisulcata</i>	Se	T	Bognor y Sheppey	Inglaterr a	Paleó- geno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian- Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
485	Vitaceae	<i>Vitis</i>	aff. <i>rectisulcata</i>	Se	T	Dormaal	Bélgica	Paleó- geno	Paleocen o-Eoceno	Fairon-Demaret, M y T. Smith	2002	Fruits and seeds from the Tienen Foramtion at Dormaal, Palaeocene- Eocene transition in eastern Belgium	Review of Palaeobotany and Palynology 122:47- 62.	1	III
486	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>semenlabrusco ides</i>	Se	T	Bognor y Sheppey	Inglaterr a	Paleó- geno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian- Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
487	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>silvestris</i>	Se	T	Carbón Brown, Ambers	Países Bajos, Dinamarc a, Alemania	Neó- geno	Plioceno	Kirchheimer, F.	1938	Beitrage zur naheren Kenntnis von Vitaceen- Samenformen tertiaren Alters.	Planta 28: 582-598.	1	III

Angiospermas	488	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>subglobosa</i>	Se	T	Bahía Herne, Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	489	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>symmetrica</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
Angiospermas	490	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>teutonica</i>	Se	T	Carbón Brown, Saxony y Brandenburg	Alemania	Neógeno	Mioceno	Kirchheimer, F.	1938	Beitrage zur naheren Kenntnis von Vitaceen-Samenformen tertiaren Alters.	Planta 28: 582-598.	1	III
	491	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>tiffneyi</i>	Se	T	Post	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y W.C. McIntosh	2007	Late Eocene silicified fruits and seeds from the John Day Formation near post, Oregon.	PaleoBios 27(1):7-17.	1	III
	492	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>tiffneyi</i>	Fr	T	Clarno	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R.	1994	Fruits and seeds of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon	Palaeonographica Americana 58, 205p.	1	III
	493	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>triangularis</i>	Se	T	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
Angiospermas	494	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>uncinata</i>	Se	T	Hordle, Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Kirchheimer, F.	1939	Rhamnales I: Vitaceae. 1-153	in w. Jongmans [ed.], Fossilium catalogus II: Plantae. Dr. W. Junk, Verlag fur Naturwissenschaften, 's-Gravenhage, Netherland.	1	III

495	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>venablesii</i>	Se	T	Bognor	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
496	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>sp.</i>	P, Se	T	Kreuzau	Alemania	Neógeno	Mioceno	Ferguson, D.K., M. Pinggen, R. Zetter, y C.-C. Hofmann	1998	Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany.	Review of Palaeobotany and Palynology 101:147-177.	1	III
497	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Utto, Honshu	Japón	Neógeno	Mioceno	Huzioka, K.	1963	The Utto flora of Northern Honshu. I	n: Tanai T, Suzuki N eds. Tertiary Floras of Japan, Miocene Floras. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the geological survey of Japan. 153-216. National Science Museum, Tokyo, Japan. 197 pp.	1	III
498	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Miyata	Japón	Neógeno	Mioceno	Uemura, K.	1988	Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan	Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
499	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Fm. Wuyun, Póvincia Heilongjiang	China	Paleógeno	Paleoceno	Guo, S.	1990	A brief review of megaflora successions and climate changes of the Cretaceous and early Tertiary in China		1	III
500	Vitaceae	<i>Vitis</i>	<i>sp.</i>	Z	C/I	Bognor y Sheppey	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
501	Vitaceae	<i>Vitoxylon</i>	<i>opalinum</i>	L	T	Humboldt County	EE.UU. (Nevada)	Neógeno	Mioceno	Brown, R.W.	1942	A Miocene grapevine from the valley of Virgin Creek in northwestern Nevada.	Journal of the Washington Academy of Science 32:287-291.	1	III
502	Vitaceae	<i>gen. indet.</i>	<i>sp. indet.</i>	P, Se	T	Kreuzau	Alemania	Neógeno	Mioceno	Ferguson, D.K., M. Pinggen, R. Zetter, y C.-C. Hofmann	1998	Advances in our knowledge of the Miocene plant assemblage from Kreuzau, Germany.	Review of Palaeobotany and Palynology 101:147-177.	1	III





Order	Family	Genus	Species	Fossil		Locality	Country	Age	Stratigraphy	Author	Year	Description	Reference	Occurrence		Significance
				T	Ex									1	2	
Callystophytales	Callistophyta- ceae	<i>Callistophyton</i>	<i>boysseti</i>	T	T	Carbón Bevier	EE.UU. (Kansas)	Cb	Pensilvaniano Medio- Tardío	Smoot, E.L.	1984	Secondary Phloem anatomy in <i>Callistophyton boyssetii</i> (Renault) Rothwell and histological changes in the outer phloem	Botanical Gazette 145(3):395-406	1		III
	Callistophyta- ceae	<i>Callistophyton</i>	<i>boysseti</i>	T	T	Carbón Sahara	EE.UU. (Illinois)	Cb	Pensilvaniano Medio- Tardío	Smoot, E.L.	1984	Secondary Phloem anatomy in <i>Callistophyton boyssetii</i> (Renault) Rothwell and histological changes in the outer phloem	Botanical Gazette 145(3):395-406	1		III
	Callistophyta- ceae	<i>Callistophyton</i>	<i>boyssetii</i>	T	T	Autun	Francia	Pm	Cisuraliano	Galtier, J.	2008	A new look at the permineralized flora of Grand-Croix, Saint Etienne Basin, France	Palaeobotany and Palynology 152:129-140	1		III
	Callistophyta- ceae	<i>Callistophyton</i>	<i>cf. boyssetii</i>	R	T	Chemnitz	Alemania	Pm	Cisuraliano	Rößler, R.	2000	The late Palaeozoic tree fern <i>Psaronius</i> - an ecosystem unto itself A new look at the permineralized flora of Grand-Croix, Saint Etienne Basin, France	Palaeobotany and Palynology 108:55-74.	1	1	I
	Callistophyta- ceae	<i>Callistophyton</i>	<i>cf. boyssetii</i>	Se, T Ex, P, Se, T	T	Grand-Croix	Francia	Cb	Pensilvaniano Pensilvaniano	Galtier, J.	2008	Callisophytaceae (Pteridospermopsida) I. Vegetative Structures	Palaeobotany and Palynology 152:129-140.	1		III
	Callistophyta- ceae	<i>Callistophyton</i>	<i>poroxyloides</i>	Se, T Ex, P, Se, T	T	Berryville,IL	EE.UU. y Francia	Cb	Medio- Tardío Pensilvaniano	Rothwell, G.W.	1975	Callisophytaceae (Pteridospermopsida) I. Vegetative Structures	Palaeontographica Abt. B 151:171-196.	1	1	II
	Callistophyta- ceae	<i>Callistophyton</i>	<i>poroxyloides</i>	Se, T Ex, P, Se, T	T	Serie Des Moines, KS	EE.UU. y Francia	Cb	Medio- Tardío Pensilvaniano	Rothwell, G.W.	1975	Callisophytaceae (Pteridospermopsida) I. Vegetative Structures	Palaeontographica Abt. B 151:171-196.	1	1	II
	Callistophyta- ceae	<i>Callistophyton</i>	<i>poroxyloides</i>	Se, T Ex, P, Se, T	T	OH	EE.UU. y Francia	Cb	Medio- Tardío Pensilvaniano	Rothwell, G.W.	1975	Callisophytaceae (Pteridospermopsida) I. Vegetative Structures	Palaeontographica Abt. B 151:171-196.	1	1	II
	Callistophyta- ceae	<i>Callistophyton</i>	<i>poroxyloides</i>	Se, T Ex, P, Se, T	T	KY	EE.UU. y Francia	Cb	Medio- Tardío	Rothwell, G.W.	1975	Callisophytaceae (Pteridospermopsida) I. Vegetative Structures	Palaeontographica Abt. B 151:171-196.	1	1	II
	Callistophyta- ceae	<i>Dicksonites</i>	<i>irregularis</i>	Ex	C/I	Doubrava- Blatnice, Carbón Radnice inferior	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Oplustil, S., J. Psenicka, M. Libertin, y Z. Simunek	2007	Vegetation patterns of Westphalian and Lower Stephanian mire assemblages preserved in tuff beds of the continental basins of Czech Republic.	Review of Palaeobotany and Palynology 143:107-154.	1		III
	Callistophyta- ceae	<i>Dicksonites</i>	<i>leptophylla</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Alemania	Cb	Pensilvaniano Tardío	Cleal, C.J.	2008	biostratigraphy of the Ottweiler Group in Saar-Lorraine and its consequences for Stephanian palynostratigraphy and geochronology.	Studia Geologica Polonica 129:9-23	1		III
	Callistophyta- ceae	<i>Dicksonites</i>	<i>leptophylla</i>	Ex	C/I	Cuenca Blanzý Montceau	Francia	Cb	Pensilvaniano Tardío	Krings, M.	2000	Remains of secretory cavities in pinnules of Stephanian Pteridosperms from Blanzý-Montceau (Central France): a comparative study.	Botanical Journal of the Linnaean Society 132:369-383.	1		III
	Callistophyta- ceae	<i>Dicksonites</i>	<i>pluckenetii</i>	Ex	C/I	Rotliegend of Bad Sobernheim y Cuenca Saar-Nahe	Alemania	Pm	Cisuraliano	Krings, M.,H. Kerp, T.N. Taylor, y E.N. Taylor	2003	How Paleozoic Vines and Lianas got off the ground: on scrambling and climbing Carboniferous - Early Permian Pteridosperms.	The Botanical Review 69(2): 204-224.	1		II





Filicales														1	III
Filicales															
Filicales														1	III
4	Botryopterida-ceae	<i>Botryopteris</i>	<i>sp. (tipo pseudoantigua)</i>	Ex	T	Grand' Croix	Francia	Cb	Pensilvaniano Tardío	Galtier, J. y Phillips, T.L.	1977	Morphology and evolution of Botryopteris - a Carboniferous age fern, 2. Observations on Stephanian species from Grand' Croix, France.	Palaeontographica 164 B: 1-32.		
5	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>gillotii</i>	T	T	Carbón Secor	EE.UU. (Oklahoma)	Cb	Pensilvaniano Temprano	DiMichele, W.A., T.L. Phillips, y G.E. McBrinn	1991	Quantitative analysis and paleoecology of the Secor Coal and roof-shale floras (Middle Pennsylvanian, Oklahoma).	Palaios 6(4): 390-409	1	III
6	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>gillotii</i>	T	T	Truebano	España	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
7	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>gillotii</i>	T	T	Bouxharmon t Seam, Werister	Bélgica	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
8	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>involuta</i>	T	T	Grand-Croix, Cuenca Saint Etienne	Francia	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	2008	A new look at the permineralized flora of Grand-Croix, Saint Etienne Basin, France Upper Pennsylvanian	Review of Palaeobotany and Palynology 152:129-140	1	III
9	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>involuta</i>	T	T	Steubenville	EE.UU. (Ohio)	Cb	Pensilvaniano	Rothwell, G.W	1988	Steubenville Coal-Ball Flora	Ohio Journal of Science 88(1):61-65	1	III
10	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>involuta</i>	T	T	Carbón Secor	EE.UU. (Oklahoma)	Cb	Pensilvaniano Temprano	DiMichele, W.A., T.L. Phillips, y G.E. McBrinn	1991	Quantitative analysis and paleoecology of the Secor Coal and roof-shale floras (Middle Pennsylvanian, Oklahoma).	Palaios 6(4): 390-409	1	III
11	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>laveinii</i>	T	T	Truebano	España	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
12	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>pulchra</i>	Ex	T	Chemnitz	Alemania	Pm	Cisuraliano	Rößler, R.	2000	The late paleozoic tree fern Psaronius - an ecosystem unto itself.	Palaeobotany and Palynology 108:55-74.	1	I
13	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>robusta</i>	T	T	Grand-Croix, Cuenca Saint Etienne	Francia	Cb	Pensilvaniano Tardío	Galtier, J. y J.C. Holmes	1982	New observations on the branching of Carboniferous ferns and Pteridosperms	Annals of Botany 49:737-746.	1	III
14	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>"selena"</i>	T	T	Union Seam Lancashire	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
15	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>"selena"</i>	T	T	Bouxharmon t Seam, Werister	Bélgica	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
16	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>williamsonii</i>	T	T	First Chesire, Upper Foot y Union Seam Lancashire	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
17	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>williamsonii</i>	T	T	Bouxharmon t Seam, Werister	Bélgica	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
18	"coenopterideae" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>williamsonii</i>	T	T	Truebano	España	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III

Filicales	19	"coenopteridea" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>williamsonii</i>	T	T	Finefrau	Países Bajos, Alemania	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III		
	20	"coenopteridea" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>williamsonii</i>	T	T	Katharina	Alemania	Cb	Pensilvaniano Temprano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III		
	21	"coenopteridea" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>sp.</i>	Ex, T	T	Union Seam? Burnley, Lancashire	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano Medio	Faithfull, J.	2008	Hunterian Museum and Art gallery Collections, University of Glasgow	J.Faithfull@museum.gla.ac.uk or <a href="http://www.huntsearch.gla.ac.uk/cgi-bin/foxweb/huntsearch/DetailedResults.fwx?collection=all&amp;searchTerm=Pb4563&amp;mdaCode=GLAHM">http://www.huntsearch.gla.ac.uk/cgi-bin/foxweb/huntsearch/DetailedResults.fwx?collection=all&amp;searchTerm=Pb4563&amp;mdaCode=GLAHM</a>	1	III		
	22	"coenopteridea" I.S.	<i>Anachoropteris</i>	<i>sp.</i>	T	T	Shanjianoshu, Provincia Guizhou	China	Pm	Lopingiano	Hilton, J., Wang Shi-Jun, Galtier, J., Glasspool, I. y Steven, L.	2004	An Upper Permian permineralized plant assemblage in volcanoclastic tuffs from the Xuanwei Formation, Guizhou Province, China.	Geological Magazine 114: 661-674.	1	III		
Filicales	23	"zygopteridea" I.S.	<i>Alloiopteris</i>	<i>sternbergii</i>	Ex, T	T	Lutitas Drury, Caseyville	EE.UU. (Illinois)	Cb	Pensilvaniano Temprano	Jennings, J.R.	1975	Structurally preserved Alloiopteris from the Drury Shale	Journal of Paleontology 49(1):52-57.	1	III		
	24	"zygopteridea" I.S.	<i>Alloiopteris</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Townley, Walker County	EE.UU. (Alabama)	Cb	Pensilvaniano Temprano	Gastaldo, R.A., I,N, Stevanovic-Walls, W.M. Ware, S.F. Greb	2004	Community heterogeneity of early Pennsylvanian peat mires.	Geology 32(8):693-696	1	III		
	25	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	Ex, L	T	Carrier Mills, Carbón Springfield	EE.UU. (Illinois)	Cb	Pensilvaniano	Mickle, J.E.	1980	Ankyropteris from the Pennsylvanian of Eastern Kentucky	Botanical Gazette 141(2):230-243	1	1	1	II
	26	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	Ex, L	T	West Mineral	EE.UU. (Kansas)	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Mickle, J.E.	1980	Ankyropteris from the Pennsylvanian of Eastern Kentucky	Botanical Gazette 141(2):230-243	1	1	1	II
	27	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	Ex, L	T	Waukee	EE.UU. (Iowa)	Cb	Pensilvaniano	Mickle, J.E.	1980	Ankyropteris from the Pennsylvanian of Eastern Kentucky	Botanical Gazette 141(2):230-243	1	1	1	II
	28	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	Ex, L	T	Oldham Carbones Union, Upper	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano	Mickle, J.E.	1980	Ankyropteris from the Pennsylvanian of Eastern Kentucky	Botanical Gazette 141(2):230-243	1	1	1	II
	29	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	Ex, L	T	Foot, Yorkshire	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1	II
	30	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	Ex	T	Star Wood Oakamoor, Staffordshire	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano Temprano	Scott, A.C., J. Galtier, R.H. Mapes y G. Mapes	1997	Palaeoecological and evolutionary significance of anatomically preserved terrestrial plants in Upper Carboniferous marine goniatite bullions.	Journal of the Geological Society (London) 154:61-68	1	1	1	II
	31	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	Ex, L	T	Bouxharmon t Seam	Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1	II

Filicales	32	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	T	T	Fm. Fayetteville	EE.UU. (Arkansas)	Cb	Mississippiano	Dunn, M.T.	2004	One Fayetteville Flora 1: Upper Mississippian (middle Chesterian/ lower Namurian A) Plant assemblages of permineralized and compression remains from Arkansas, USA. Ankyropteris from the Pennsylvanian of Eastern Kentucky	Review of Palaeobotany and Palynology 132(1-2):79-102.					1	III
	33	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	Ex, L	C/I	Champ du Borgis	Francia	Pm	Cisuraliano	Mickle, J.E.	1980	The late Palaeozoic tree fern <i>Psaronius</i> - an ecosystem unto itself	Botanical Gazette 141(2):230-243 Review of Palaeobotany and Palynology 108:55-74.	1	1	1			II
	34	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	Ex, L	T	Chemnitz	Alemania	Pm	Cisuraliano	Rößler, R.	2000	The late Palaeozoic tree fern <i>Psaronius</i> - an ecosystem unto itself	Palaeobotany and Palynology 108:55-74. Review of Palaeobotany and Palynology 108:55-74.	1					I
	35	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>brongniartii</i>	Ex, L	T	Cuenca Podkrkonose	República Checa	Pm	Cisuraliano?	Rößler, R.	2000	The late Palaeozoic tree fern <i>Psaronius</i> - an ecosystem unto itself Phloem anatomy of the Carboniferous Coenopterid Ferns <i>Anachoropteris</i> and <i>Ankyropteris</i>	Palaeobotany and Palynology 108:55-74. American Journal of Botany 72(2):191-208.	1					I
	36	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>corrugata</i>	T	T	Hayden y Lewis Creek	EE.UU. (Kentucky)	Cb	Pensilvaniano	Smoot, E.	1985	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1			II
	37	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>corrugata</i>	T	T	Bouxharmon t Seam	Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1			II
	38	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>corrugata</i>	T	T	Union Seam Lancashire	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1			II
	39	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>corrugata</i>	T	T	Finefrau	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1			II
	40	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>corrugata</i>	T	T	Ruhr	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1			II
	41	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>wetphaliensis</i>	T	T	Finefrau	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1			II
42	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>wetphaliensis</i>	T	T	Ruhr	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1			II	
43	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i>	<i>wetphaliensis</i>	T	T	Bouxharmon t Seam	Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1			II	
44	"zygopteridea" I.S.	<i>Ankyropteris</i> (+ <i>Senftenbergia</i> )	<i>wetphaliensis</i>	T	T	Carbones First, Union, Upper Foot, Yorkshire	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	1	1			II	
45	"zygopteridea" I.S.	<i>Corynepteris</i>	<i>angustissima</i>	Es, Ex	C/I	Cuenca Radnice	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Oplustil, S., J. Psenicka, M. Libertin, A. Bashforth, Z. Simunek, J. Drabkova, y J. Daskova	2009	A Middle Pennsylvanian (Bolsovian) peat-forming forest preserved in situ in volcanic ash: the Whetstone Horizon in the Radnice Basin, Czech republic.	Review of Palaeobotany and Palynology (in press)	1	1				I	

Filicales	46	Blechnaceae	<i>Lomariopsis o Stenochlaena Scolocyamus (=Stenochlaena areolaris)</i>	<i>sp.</i>	P	P	Paraje Solo, Veracruz	México	Neógeno	Plioceno	Graham, A.	1990	Paleoclimatic changes in the Tertiary of Northern Latin America	Flora of the Tertiary of Northern Latin America. Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
	47	Blechnaceae	<i>Stenochlaena areolaris</i>	<i>magnus</i>	Es	P		Borneo	Neógeno	Mioceno-Plioceno	Collinson, M.	2001	Cainozoic ferns and their distributon.	Brittonia 53:173-235. Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
	48	Blechnaceae	<i>Stenochlaena</i>	<i>cf. palustris</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Neógeno	Mioceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et tertiaire du Cameroun.	Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
	49	Blechnaceae	<i>Stenochlaena</i>	<i>cf. palustris</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Paleógeno	Oligoceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et tertiaire du Cameroun.	Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
	50	Blechnaceae	<i>Stenochlaena</i>	<i>cf. palustris</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Paleógeno	Eoceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun.	Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
Filicales	51	Blechnaceae	<i>Stenochlaenidites</i>	<i>papuanus</i>	Es	P		Nueva Guinea	Paleógeno	Oligoceno	Collinson, M.	2001	Cainozoic ferns and their distributon.	Brittonia 53:173-235.	1	III
	52	Filicales I.S.	<i>Botryopteris</i>	<i>cratis</i>	Es, Ex, R	T	Carbón Sahara #6, Carrier Mills	EE.UU. (Illinois)	Cb	Pensilvaniano	Millay, M. y T.L. Taylor	1980	An unusual Botryopteris sporangial aggregation from the Middle Pennsylvanian of North America. American Journal of Botany 67:758-773.	Review of Palaeobotany and Palynology. 119:143-159	1	II
	53	Filicales I.S.	<i>Botryopteris</i>	<i>dichotoma</i>	Es, Ex	T	Dohlen Basin	Alemania	Pm	Cisuraliano Pensilvaniano	Rößler, R. y J. Galtier	2003	The first evidence of the fern Botryopteris from the Permian of the Southern Hemisphere reflecting growth form diversity.	Review of Palaeobotany and Palynology 127:99-124.	1	III
	54	Filicales I.S.	<i>Botryopteris</i>	<i>hirsuta</i>	T	T	Truebano	España	Cb	Temprano Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
	55	Filicales I.S.	<i>Botryopteris</i>	<i>hirsuta</i>	T	T	Truebano	España	Cb	Temprano Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
	56	Filicales I.S.	<i>Botryopteris</i>	<i>mucilaginoso</i>	T	T	Boucharmont Seam	Bélgica	Cb	Pensilvaniano Medio Pensilvaniano	Rößler, R. y J. Galtier	2003	The first evidence of the fern Botryopteris from the Permian of the Southern Hemisphere reflecting growth form diversity.	Review of Palaeobotany and Palynology 127:99-124.	1	III
	57	Filicales I.S.	<i>Botryopteris</i>	<i>ramosa</i>	T	T	Hauptflos	Alemania	Cb	Temprano Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
	58	Filicales I.S.	<i>Botryopteris</i>	<i>ramosa</i>	T	T	Truebano	España	Cb	Temprano Pensilvaniano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
	59	Filicales I.S.	<i>Botryopteris</i>	<i>sp.</i>	Es, Ex	T	Dohlen Basin	Alemania	Pm	Cisuraliano	Rößler, R. y J. Galtier	2003	The first evidence of the fern Botryopteris from the Permian of the Southern Hemisphere reflecting growth form diversity.	Review of Palaeobotany and Palynology 127:99-124.	1	III

Filicales	60	Filicales I.S.	<i>Desmopteris</i>	<i>longifolia</i>	Ex, Se	C/I	Radnice, Bohemia	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Libertin, M., J. Psenicka, F. Dakova, S. Oplustil, J. Bek, J. Drabkova y Z. Simunek	2004	In situ peat-swamp forest from the tuff bed of the Whetstone Horizon (Czech Republic, Bolsovian)	Abstract 15th Plant Taphonomy Meeting. Leiden, The Netherlands	1	III	
	61	Filicales I.S.	<i>Dicranopteris</i>	<i>hantonensis</i>	Ex	C/I	Bournemouth	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson, M.	2001	Cainozoic ferns and their distribution.	Brittonia 53:173-235. Review of Palaeobotany and Palynology 108:55-74.	1	II	
	62	Filicales I.S.	<i>Grammatopteris</i>	<i>sp.</i>	R, T	T	Chemnitz, Saxony	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Rößler, R.	2002	The late Palaeozoic tree fern Psaronius - an ecosystem unto itself	Palaeobotany and Palynology 108:55-74.	1	III	
	63	Filicales I.S.	<i>Tubicaulis</i>	<i>berthierei</i>	T	T	Autun	Francia	Pm	Cisuraliano	Mamay, S.H.	1952	An epiphytic American speices of Tubicaulis Cotta	Annals of Botany 16(62):145-163.	1	1	II
	64	Filicales I.S.	<i>Tubicaulis</i>	<i>berthierei</i>	T	T	Leukersdorf Formation Rotliegend	Alemania	Pm	Cisuraliano	Rößler, R.	2001	Der Versteinerte Wald von Chemnitz	Museum fur Naturkune Chemnitz, Chemnitz, Germany Review of Palaeobotany and Palynology 108:55-74.	1	III	
	65	Filicales I.S.	<i>Tubicaulis</i>	<i>scandens</i>	T	T	Berryville	EE.UU. (Illinois)	Cb	Pensilvaniano	Tardío	Rößler, R.	2000	The late Palaeozoic tree ferns Psaronius - an ecosystem unto itself	Palaeobotany and Palynology 108:55-74.	1	II
	66	Filicales I.S.	<i>Tubicaulis</i>	<i>solenites</i>	T	T	Leukersdorf Formation Rotliegend	Alemania	Pm	Cisuraliano	Rößler, R.	2001	Der Versteinerte Wald von Chemnitz	Museum fur Naturkune Chemnitz, Chemnitz, Germany	1	III	
	67	Filicales I.S.	<i>Tubicaulis</i>	<i>solenites</i>	T	T	Saxony	Francia	Pm	Cisuraliano	Mamay, S.H.	1952	An epiphytic American speices of Tubicaulis Cotta	Annals of Botany 16(62):145-163.	1	III	
	68	Filicales I.S.	<i>Tubicaulis</i>	<i>sutcliffii</i>	T	T	Lancashire	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano	Medio	Mamay, S.H.	1952	An epiphytic American speices of Tubicaulis Cotta	Annals of Botany 16(62):145-163.	1	III
	69	Filicales I.S.	<i>Tubicaulis</i>	<i>sutcliffii</i>	T	T	Star Wood Oakamoor, Staffordshire	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano	Temprano	Scott, A.C., J. Galtier, R.H. Mapes y G. Mapes	1997	Palaeoecological and evolutionary significance of anatomically preserved terrestrial plants in Upper Carboniferous marine goniatite bullions.	Journal of the Geological Society (London) 154:61-68	1	III
Filicales	70*	Filicales I.S.	Filicales I.S.	Filicales I.S.	Ex	C/I	Wuda Tuff	China	Pm	Temprano	Zhou, W., Li, D., Pšenička, J., Boyce, C.K., & Wang, J.	2019	A left-handed fern twiner in a Permian swamp forest	Current Biology 29 (22): R1172-R1173. pp269-290 in Gred, S.F. and W.A. DiMichele, eds. Wetlands through time, Geological Society of America Special Paper 399.	1	I	
	71	Gleicheniaceae	<i>Gleichenia</i>	<i>circinidites</i>	P	P	Carbón Greymouth, South Island	Nueva Zelanda	K	Tardío	Moore, T.A., Z. Li, y N.A. Moore	2006	Controls on the formation of an anomalously thick Cretaceous-age coal mire. Early Cretaceous Gleicheniaceae and Matoniaceae	Review of Palaeobotany and Palynology 138:73-93.	1	III	
	72	Gleicheniaceae	<i>Gleicheniaceaphyllum</i>	<i>acutum</i>	Es, Ex	C/I	Isla de Alejandro	Antártida	K	Temprano (Albiano)	Nagalingum, N.S. y D.J. Cantrill	2006	Mid-Cretaceous ferns in situ from the Albino Member of the Mowry Shale Southwestern Montana.	Palaeontographica Abt B 209:1-27	1	III	
	73	Gleicheniaceae	<i>Gleicheniaceaphyllum</i>	<i>falcatum</i>	Ex	C/I	Lutitas Mowry	EE.UU. (Montana)	K	Temprano (Albiano)	Crabtree, D.R.	1988	Early Cretaceous Gleicheniaceae and Matoniaceae	Review of Palaeobotany and Palynology 138:73-93.	1	III	
74	Gleicheniaceae	<i>Microphylloteris</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Isla de Alejandro	Antártida	K	Temprano (Albiano)	Nagalingum, N.S. y D.J. Cantrill	2006	(Gleicheniales) from Alexander Island, Antarctica.	Review of Palaeobotany and Palynology 138:73-93.	1	III		

Filicales	75	Gleicheniaceae	<i>Oligocarpia</i>	<i>brongniartii</i>	Ex, Se	C/I	Fern Ledges, New Brunswick	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Falcon-Lang, HJ & Miller, RF.	2007	Paleoenvironments and paleoecology of the Pennsylvanian Lancaster Formation ("Fern Ledges") of Saint John, New Brunswick, Canada.	Journal of the Geological Society 164 (5):783-796.	1	III		
	76	Gleicheniaceae	<i>Oligocarpia</i>	<i>lindsaeoides</i>	Ex, Se	C/I	Radnice, Bohemia	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Libertin, M., J. Psenicka, F. Dakova, S. Oplustil, J. Bek, J. Drabkova y Z. Simunek	2004	In situ peat-swamp forest from the tuff bed of the Whetstone Horizon (Czech Republic, Bolsovian)	Abstract 15th Plant Taphonomy Meeting. Leiden, The Netherlands	1	III		
	77	Kaplanopterida ceae	<i>Kaplanopteris</i>	<i>clavata</i>	Ex, Se, T	T	Carbón Calhoun, Berryville	EE.UU. (Illinois)	Cb	Pensilvaniano	Tomescu, A.M.F., G.W. Rothwell, y M.L. Trivett	2006	Kaplanopteridaceae fam. nov., additional diversity in the initial radiation of Filicalean ferns.	International Journal of Plant Sciences 167(3):615-630.	1	1	1	I
	78	Kaplanopterida ceae	<i>Kaplanopteris</i>	<i>clavata</i>	Ex, T	T	Carbón Duquesne, Steubenville	EE.UU. (Ohio)	Cb	Pensilvaniano	Tomescu, A.M.F., G.W. Rothwell, y M.L. Trivett	2006	Kaplanopteridaceae fam. nov., additional diversity in the initial radiation of Filicalean ferns.	International Journal of Plant Sciences 167(3):615-630.				III
	79	Lindsaeaceae	<i>Lindsaeaceae</i>	<i>sp.</i>	R	T	Lutitas Aspen	EE.UU. (Wyoming)	K	Temprano (Albiano)	Schneider, H. y P. Kenrick	2001	An early Cretaceous root-climbing epiphyte (Lindsaeaceae) and its significance for calibrating the diversification of polypodiaceous ferns.	Review of Palaeobotany and Palynology 115:3-41.	1	1		I
	80	Polypodiaceae	<i>Grammitis</i>	<i>succinea</i>	Ex	T		República Dominicana	Paleógeno	Oligoceno	Gomez, L.D.	1982	Grammitis succinea, the first New World fern found in Amber. On a new species of Dineuron and of Botryopteris from Pettycur, Fife.	American Fern Journal 72(2):49-52.				III
	81	Psalixochlaenaceae	<i>Psalixochlaena</i>	<i>antiqua</i>	T	T	Pettycur, Fife	Escocia	Cb	Mississippiano	Kidston, R. Galtier, J., R.E. Brown, A.C.	1908	A late Dinantian flora from Weaklaw, East Lothian, Scotland.	Trans R. Soc Edinburgh 46:361-364.				II
	82	Psalixochlaenaceae	<i>Psalixochlaena</i>	<i>antiqua</i>	T	T	Weaklaw	Escocia	Cb	Mississippiano Medio	Scott, G.M. Rex, y N. P. Rowe	1993	A late Dinantian flora from Weaklaw, East Lothian, Scotland.	Special Papers in Palaeontology 49:57-74	1			III
	83	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>bierhorstiana</i>	Es, Ex	C/I	Sayreville	EE.UU. (Nueva Jersey)	K	Tardío (Turoniano)	Gandolfo, M.A., Nixon, K.C. Crepet, W.L. y Ratcliffe, G.E.	2000	Sorophores of the genus Lygodium from the Late Cretaceous of New Jersey.	Plant Systematics and Evolution 221: 113-123.	1			III
	84	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>bifidum</i>	Ex	C/I	Loja	Ecuador	Neógeno	Mioceno	Berry, E.W.	1933	A new Lygodium from the late Tertiary of Ecuador.	Journal of the Washington Academy of Science 23(4):208-210.	1			III
Filicales	85	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>coloradense</i>	Ex	C/I	Coalmont, Denver, Fort Union	EE.UU. (Colorado)	Paleógeno	Paleoceno	Brown, R.W.	1962	Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains Sorophores of <i>Lygodium</i> Sw. (Schizaeaceae) from the Late Cretaceous of New Jersey.	United States Geological Survey Professional Paper 375	1			III
	86	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>cretaceum</i>	Es, Ex	C/I		Alemania	K	Tardío	Gandolfo, M.A. et al	2000	Sorophores of the genus Lygodium from the Late Cretaceous of New Jersey.	Plant Systematics and Evolution 221:113-123	1			III
	87	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>dimorphophyllum</i>	Ex	C/I	Queensland, Victoria	Australia	Paleógeno	Eoceno-Oligoceno	Churchill, D.M.	1969	The fossil occurrence of Lygodium in Australia.	Neues Jahrb. Geol. Palaont. Monatshefte 5:257-265.	1			III
	88	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>gaudini</i>	Es, Ex	C/I		República Checa	Neógeno	Mioceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399).	1			III

Filicales	89	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>gaudini</i>	Ex	C/I	Bélgica, Suiza, Bohemia, Bulgaria	Bélgica, Suiza, Bohemia, Bulgaria	Neógeno	Mioceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399).	1	III
	90	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I		Suiza	Neógeno	Mioceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399).	1	III
	91	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I		Francia	Paleógeno	Oligoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399).	1	III
	92	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I		Alemania	Paleógeno	Oligoceno	Collinson, M.	2001	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming. Cainozoic ferns and their distributon.	Brittonia 53:173-235.	1	III
	93	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I	Funshun, Provincia Liaoning	China	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399).	1	III
	94	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I		EE.UU. (Tennessee)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399).	1	III
	95	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I		EE.UU. (Mississippi)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399).	1	III
	96	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I	Sweetwater Cty in Bridger Fmn and Wind River Flora too	EE.UU. (Alabama)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399).	1	III
	97	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I		EE.UU. (Wyoming)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399).	1	III
	98	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I	Yellowstone	EE.UU. (Wyoming)	Paleógeno	Eoceno	Wing, S.L.	1987	Eocene and Oligocene floras and vegetastion of the Rocky Mountains.	Annals of the Missouri Botanical Garden 74:748-784.	1	III
Filicales	99	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I	Green River	EE.UU. (Utah)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148: 392-399.	1	III
	100	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I	Golden Valley	EE.UU. (Dakota del Norte)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148: 392-399.	1	III
	101	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I	Clarno Geiseltal y	EE.UU. (Oregon)	Paleógeno	Eoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming. Cainozoic ferns and their distributon.	Botanical Gazette 148: 392-399.	1	III
	102	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I	Eckfield	Alemania	Paleógeno	Eoceno	Collinson, M.	2001	Lygodium foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming. Cainozoic ferns and their distributon.	Brittonia 53:173-235.	1	III
	103	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Es	P	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterra	Paleógeno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	104	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I	Chemurnaut, Kamchaka	Rusia	Paleógeno	Eoceno	Collinson, M.	2001	Cainozoic ferns and their distributon.	Brittonia 53: 173-235.	1	III



Filicales	105	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I	Regans Dunn, Cuenca Denver	EE.UU. (Colorad o)	Paleó- geno	Paleocen o	Johnson, K.R., M.L. Reynolds, K.W. Werth, y J.R. Thomasson	2003	Overview of the Late Cretaceous and Early Paleocene and early Eocene Megafloras of Denver Basin, Colorado	Rocky Mountain geology 38(1): 101- 120 Carnegie Institute of Washington Publication 534: 1- 178.	1	III
	106 *	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>kaulfussii</i>	Ex	C/I	Chalk Bluffs	EE.UU. (Californi a)	Paleó- geno	Eoceno	MacGinitie, H.D.	1941	A Middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada.		1	III
	107	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>larsoni</i>	Ex	C/I		EE.UU. (Alaska)	Paleó- geno	Eoceno	Collinson, M.	2001	Cainozoic ferns and their distributon.	Brittonia 53:173-235.	1	III
Filicales	108	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>mioscandens</i>	Es, Ex	C/I	Noto Peninsula	Japón	Neó- geno	Mioceno	Matsuo, Hidekuni	1963	The Notonakajima flora of Noto Peninsula	In: Tanai T, Suzuki N eds.Tertiary Floras of Japan, Miocene Floras. The collaborating association to commemorate the 80th anniversary of the geological survey of Japan. 219-243.	1	III
	109	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>poolensis</i>	Se	C/I	Arcillas Dorset Pipe, Cuenca Hampshire	Inglaterr a	Paleó- geno	Eoceno	Collinson M. y C. Cleal	2001	Early and early Middle Eocene (Ypresian- Lutetian) palaeobotany of Great Britain.	In C. J. Cleal, B. A. Thomas, D. J. Batten, and M. E. Collinson [eds.], Mesozoic and Tertiary Palaeobotany of Great Britain, Geological Conservation Review Series, no. 22. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.	1	III
	110	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>prestwichi</i>	Ex	C/I	Wollrich and Reading Beds	Inglaterr a	Paleó- geno	Eoceno	Chandler, M.E.J.	1964	The Lower Tertiary Floras of Southern England. IV. A summary and survey of findings in the light of recent botanical observations.	Trustees of the British Museum	1	III
Filicales	111	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>pumilum</i>	Ex	C/I		EE.UU. (Wyomin g)	K	Tardío	Collinson, M.	2001	Cainozoic ferns and their distributon.	Brittonia 53:173-235.	1	III
	112	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>skottsbergii</i>	Es, Ex	C/I	S de Chile	Chile	Paleó- geno	Eoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	<i>Lygodium</i> foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399).	1	III
	113	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>skottsbergii</i>	Es	P	Angelsea	Australia	Paleó- geno	Eoceno	Manchester, S.R. y Zavada, M.S.	1987	<i>Lygodium</i> foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming.	Botanical Gazette 148:392-399). Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
	114	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>sp.</i>	P	P	Paraje Solo, Veracruz	México	Neó- geno	Plioceno	Graham, A.	1990	Paleoclimatic changes in the Tertiary of Northern Latin America		1	III

Filicales																
Filicales	115	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>sp.</i>	P	P	Uscari, Culebra, Cucharacha, La Boca	Panamá, Costa Rica	Neógeno	Mioceno	Graham, A.	1990	Paleoclimatic changes in the Tertiary of Northern Latin America	1997-123 III L. Knobloch and Z. Kvacek, eds. Proceedings of the Symposium Palaeofloristic and Palaeoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary. Geological Survey Publisher, Prague	1	III
	116	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>sp.</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Neógeno	Mioceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et tertiaire du Cameroun.	Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
	117	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>sp.</i>	P	P	Golfo de Guinea	Camerún	Paleógeno	Oligoceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et tertiaire du Cameroun.	Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
	118	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>sp.</i>	Es	P	Golfo de Guinea	Camerún	Paleógeno	Eoceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun.	Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
	119	Schizaeaceae	<i>Lygodium</i>	<i>sp.</i>	Es	P	Golfo de Guinea	Camerún	Paleógeno	Paleoceno	Salard-Cheboldaeff, M.	1981	Palynologie Maestrichtienne et tertiaire du Cameroun.	Review of Palaeobotany and Palynology 32:401-439.	1	III
Filicales	120	Schizaeaceae	<i>Paralygodium</i>	<i>meckertii</i>	Es, Ex	T	Fm. Comox, Eden Main, Vancouver, Columbia Británica	Canadá	K	Tardío	Karafit, S.J. y R. A. Stockey	2008	<i>Paralygodium meckertii</i> sp. Nov. (Schizaeaceae) from the Upper Cretaceous (Coniacian) of Vancouver Island, British Columbia, Canada	Review of Palaeobotany and Palynology 149:163-173.	1	III
	121	Schizaeaceae	<i>Paralygodium</i>	<i>vancouverensis</i>	Es, Ex	C/I	Appian Way, Isla de Vancouver	Cnadá (Vancouver, Columbia Británica)	Paleógeno	Eoceno	Trivett, M.L., R.A. Stockey, G. W. Rothwell, y G. Beard	2006	<i>Paralygodium vancouverensis</i> sp. nov. (Schizeaceae): additional evidence for filicalean diversity in the Paleogene of North America	International Journal of Plant Sciences 167(3): 675-681.	1	III
	122	Schizaeaceae	<i>Paralygodium</i>	<i>yezoense</i>	Es, Ex	T	Hokkaido	Japón	K	Tardío	Yoshida, A., H. Nishida, y M. Nishida	1996	Permineralized schizeaceous fertile pinnules from the Upper Cretaceous of Hokkaido Japan. II. <i>Paralygodium yezoense</i> gen et sp. nov.	Research Institute for Evolutionary Biology, Scientific Reports 9:1-10.	1	III
Filicales	123	Schizaeaceae	<i>Stachypteris</i>	<i>psammitica</i>	Es, Ex	C/I	Peski, Moscow	Rusia	Jr	Medio	Gordenko, N. y V. Krassilov	2006	Ecology and life habit of Schizeaceous fern <i>Stachypteris</i> from the Middle Jr of Moscow Region, Russia.	Abstract, P49. In 7th European Paleobotany-Palynology Conference, Prague September 2006	1	II
	124	Tedeleaceae (o Schizeaceae)	<i>Hymenotheca</i>	<i>globulifera</i>	Ex	C/I	Cuenca Radnice, Carbón Radnice inferior	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Oplustil, S., J. Psenicka, M. Libertin, y Z. Simunek	2007	Vegetation patterns of Westphalian and Lower Stephanian mire assemblages preserved in tuff beds of the continental basins of Czech republic.	Review of Palaeobotany and Palynology 143:107-154.	1	III
	125	Tedeleaceae (o Schizeaceae)	<i>Hymenotheca</i>	<i>weisii</i>	Ex	C/I	Mazon Creek, Lutitas Francis Creek, Will County	EE.UU. (Illinois)	Cb	Pensilvaniano	Langford, G.	1958	Abbreviated record for specimen 15704	<a href="http://www.museum.state.il.us/databases/geology/mazoncreek/graphical/record_abbrev.php?catalog_number=15704">http://www.museum.state.il.us/databases/geology/mazoncreek/graphical/record_abbrev.php?catalog_number=15704</a>	1	III

Filicales	126	Tedeleaceae (o Schizeaceae)	<i>Senftenbergia</i>	<i>plumosa</i>	Ex	C/I	Fern Ledges, New Brunswick	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Falcon-Lang, HJ & Miller, RF.	2007	Paleoenvironments and paleoecology of the Pennsylvanian Lancaster Formation ("Fern Ledges") of Saint John, New Brunswick, Canada.	Journal of the Geological Society 164 (5):783-796.	1	III										
	127	Tedeleaceae (o Schizeaceae)	<i>Senftenbergia</i>	<i>plumosa</i>	Ex, Se	C/I	Cuenca Intra-Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Libertin, M. J. Psenicka, F. Dakova, S. Oplustil, J. Bek, J. Drabkova y Z. Simunek	2009	A palaeoecological model for a vegetated early Westphalian intramontane valley (Intra-Sudetic Basin, Czech republic).	Review of Palaeobotany and Palynology. 155 (3-4):175-203	1	III										
	128	Tedeleaceae (o Schizeaceae)	<i>Senftenbergia</i>	<i>plumosa</i>	Ex, Se	C/I	Radnice, Bohemia	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Libertin, M. J. Psenicka, F. Dakova, S. Oplustil, J. Bek, J. Drabkova y Z. Simunek	2004	In situ peat-swamp forest from the tuff bed of the Whetstone Horizon (Czech Republic, Bolsovian)	Abstract 15th Plant Taphonomy Meeting. Leiden, The Netherlands	1	III										
	129	Tedeleaceae (o Schizeaceae)	<i>Sonapteris</i>	<i>bekii</i>	Ex	C/I	Cuenca Radnice, Carbón Radnice inferior	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Oplustil, S., J. Psenicka, M. Libertin, y Z. Simunek	2007	Vegetation patterns of Westphalian and Lower Stephanian mire assemblages preserved in tuff beds of the continental basins of Czech republic.	Review of Palaeobotany and Palynology 143:107-154.	1	III										
	130 *	Protolepidodendraceae / Lycopsidea I.S	<i>Leclercqia</i>	<i>uncinata</i>	Ex	C/I	Formacion Hujiersite	China	Dv	medio	Hong-He Xu, Christopher M. Berry, Yi Wang, and John E. A. Marshall	2011	A New Species of <i>Leclercqia</i> Banks, Bonamo et Grierson (Lycopsidea) from the Middle Devonian of North Xinjiang, China, with a Possible Climbing Habit	International Journal of Plant Sciences 172: 836-846	1	I										
															8	2	19	0	0	19	0	18	0	2	1	99
Lyginopteridales	1	"lyginopteridea" I.S.	<i>Dictyastrum</i>	<i>chestriensis</i>	Ex, T	T	Union County	EE.UU. (Illinois)	Cb	Mississippiano Tardío	Jennings, J.R.	1987	Seed fern ( <i>Dictyastrum chestriensis</i> n gen and sp.) with a Dictyoxylon type cortex from the Upper Mississippian of the Illinois Basin.	Journal of Paleontology 61(1):184-195.	1	III										
	2	"lyginopteridea" I.S.	<i>Diplotmema</i>	<i>acutiloba</i>	Ex	C/I	Carbón Radnice inferior	República Checa	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Oplustil, S., J. Psenicka, M. Libertin, y Z. Simunek	2007	Vegetation patterns of Westphalian and Lower Stephanian mire assemblages preserved in tuff beds of the continental basins of Czech republic.	Review of Palaeobotany and Palynology 143:107-154.	1	III										
	3	"lyginopteridea" I.S.	<i>Diplotmema</i>	<i>dissectum</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississippiano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350.	1	III										
	4	"lyginopteridea" I.S.	<i>Diplotmema</i>	<i>helenkianum</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississippiano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350.	1	III										
Filicales																1	1	I								

Lyginopter		Lyginopteriales																			Lyginopteriales	
5	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>laxifolia</i>	Ex	C/I	Joggins, Nova Scotia	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Falcon-Lang, H.J.	2003	Late Carboniferous tropical dryland vegetation in an alluvial plain setting, Joggins, Nova Scotia, Canada	Palaios 18:197-211.	1	III							
6	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>lobata</i>	Ex, T	C/I	Thurmond	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvaniano	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	A reinvestigation of early Pennsylvanian species of <i>Mariopteris</i> from the Appalachian region. II. <i>Eusphenopteris</i> and <i>Sphenopteris</i>	Review of Palaeobotany and Palynology 38:227-247.	1	III							
7	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>lobata</i>	Ex, T	C/I	Warrior Creek y Gadsden	EE.UU. (Alabama)	Cb	Pensilvaniano	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	A reinvestigation of early Pennsylvanian species of <i>Mariopteris</i> from the Appalachian region. II. <i>Eusphenopteris</i> and <i>Sphenopteris</i>	Review of Palaeobotany and Palynology 38:227-247.	1	III							
8	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>michaeliana</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississippiano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
9	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	Lublin	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
10	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
11	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
12	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	Dobrudzinha	Bulgaria	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
13	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
14	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
15	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
16	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
17	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de-Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
18	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	Carbón Freeport, Davis Fm.	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvaniano	Wagner, R.H. y P.C. Lyons	1997	A critical analysis of the higher Pennsylvanian megafloras of the Appalachian region.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:255-283. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							
19	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>neuropteroides</i>	Ex	C/I	Olloniego y Esperanza	España	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III							

20	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Fm. Olloniego y Fm. Esperanza	España	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
21	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Radnice, Bohemia	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
22	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Lublin	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
23	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
24	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
25	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Dobrudzinha	Bulgaria	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
26	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
27	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Cuenca Intra- Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
28	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
29	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
30	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Pennines Cabo Britton	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
31	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Newfoundlan y d	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
32	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Nord-Pas-de- Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
33	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	Saar-Lorraine	Francia, Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
34	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>nummularia</i>	Ex, Se	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
35	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>obtusiloba</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra- Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
36	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>obtusiloba</i>	Ex	C/I	Lublin	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
37	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>obtusiloba</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III

38	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>obtusiloba</i>	Ex	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
39	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>obtusiloba</i>	Ex	C/I	Dobrudzinha	Bulgaria	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
40	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>obtusiloba</i>	Ex	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
41	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>obtusiloba</i>	Ex, Se	C/I	Cuenca Intra-Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Libertin, M., F. Daskova, S. Oplustil, J. Bek, y N. Edress	2008	A paleoecological model for a vegetated early Westphalian intramontane valley (Intra-Sudetic Basin, Czech Republic)	Review of Palaeobotany and Palynology doi:10.1016/j.jrevpalbo.2008.07.002	1	III
42	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>paddocki</i>	Ex, T	C/I	Pocahontas Coaland Nuttall	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvaniano	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	A reinvestigation of early Pennsylvanian species of Mariopteris from the Appalachian region. II. Eusphenopteris and Sphenopteris	Review of Palaeobotany and Palynology 38:227-247.	1	II
43	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>pulchior</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
44	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>pulchior</i>	Ex	C/I	Dobrudzinha	Bulgaria	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
45	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>pulchior</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
46	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>pulchior</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
47	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>pulchior</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de-Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
48	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Radnice, Bohemia	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
49	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Lublin	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
50	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
51	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
52	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Dobrudzinha	Bulgaria	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
53	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra-Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
54	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III

55	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
56	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
57	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Francia, Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
58	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
59	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>scribanii</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
60	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>scribanii</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra- Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
61	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>scribanii</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
62	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>scribanii</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
63	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>scribanii</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
64	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>scribanii</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de- Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
65	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>scribanii- striata</i>	Ex	C/I	Carbón Secor	EE.UU. (Oklahoma)	Cb	Pensilvaniano Temprano	DiMichele, W.A., T.L. Phillips, y G.E. McBrinn	1991	Quantitative analysis and paleoecology of the Secor Coal and roof-shale floras (Middle Pennsylvanian, Oklahoma).	Palaios 6(4): 390-409	1	III
66	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
67	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	Lublin	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
68	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	Dobrudzinha	Bulgaria	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
69	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
70	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
71	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra- Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III

72	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
73	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
74	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
75	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	Pennines Cabo Britton y Newfoundland	Gran Bretaña	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
76	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I		Canadá	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
77	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>striata</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de- Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
78	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trifoliolata</i>	Ex	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
79	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trifoliolata</i>	Ex	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
80	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trifoliolata</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra- Sudética	República Checa	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
81	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trifoliolata</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
82	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trifoliolata</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
83	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trifoliolata</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
84	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trifoliolata</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de- Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
85	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Lublin	Polonia	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
86	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Dobrudzinha	Bulgaria	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
87	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
88	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra- Sudética	República Checa	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
89	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III



90	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
91	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
92	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
93	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de- Calais; Campine Cabo Britton y Newfoundland	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
94	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Newfoundland	Canadá	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
95	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine Fm. Olloniego y Fm.	Francia, Alemania	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
96	"lyginopteridea " I.S.	<i>Eusphenopteris</i>	<i>trigonophylla</i>	Ex	C/I	Esperanza	España	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
97	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	Radnice, Bohemia	República Checa	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
98	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	Lublin	Polonia	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
99	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
100	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
101	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
102	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck Cabo Britton y Newfoundland	Alemania	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
103	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	Newfoundland	Canadá	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
104	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de- Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
105	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Francia, Alemania	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
106	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	S de Limburgo Fm. Olloniego y Fm.	Países Bajos	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III
107	"lyginopteridea " I.S.	<i>Fortopteris</i>	<i>latifolia</i>	Ex	C/I	Esperanza	España	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III



Idades	Lyginopteridales																	III	
	Lyginopterida																		
	119	"lyginopteridea " I.S.	<i>Microspermopt eris</i>	<i>minima</i>	T	Union, Lancashire	Inglaterra	Cb	Pensilvan iano Tempran o-Medio	Bertram, U.	1989	Untersuchungen an coal balls aus dem Namur A von Ostrau unter spezieller Beruck- sichtigung de Gattungen Heterangium, Lyginopteris, und Microspermatopteris.	Palaeontographica Abt. B 214B:125-224.	1					III
	120	"lyginopteridea " I.S.	<i>Microspermopt eris</i>	<i>minima</i>	T	Truebano, Leon	España	Cb	Pensilvan iano Tempran o-Medio	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:51-72	1					III
	121	"lyginopteridea " I.S.	<i>Microspermopt eris</i>	<i>sp.</i>	T	Bouxharmon t Seam, Werister	Bélgica	Cb	Pensilvan iano Medio	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:51-72	1					III
	122	"lyginopteridea " I.S.	<i>Schopfiastrum</i>	<i>decussatum</i>	Ex, L T	Hart y mina de carbón Hart, Providence	EE.UU. (Kentuck y)	Cb	Pensilvan iano Medio	DiMichele, W.A.	2006	Paleoecology of Late Paleozoic pteridosperms form tropical Euramerica	Journal of the Torrey Botanical Society 133(1):82-118.	1		1	1	1	II
	123	"lyginopteridea " I.S.	<i>Schopfiastrum</i>	<i>decussatum</i>	Ex, L T	Cayuga	EE.UU. (Indiana)	Cb	Pensilvan iano Medio	DiMichele, W.A.	2006	Paleoecology of Late Paleozoic pteridosperms form tropical Euramerica	Journal of the Torrey Botanical Society 133(1):82-118.	1		1	1	1	II
	124	"lyginopteridea " I.S.	<i>Schopfiastrum</i>	<i>decussatum</i>	Ex, L T	Shawneetow n	EE.UU. (Illinois)	Cb	Pensilvan iano Medio	DiMichele, W.A.	2006	Paleoecology of Late Paleozoic pteridosperms form tropical Euramerica	Journal of the Torrey Botanical Society 133(1):82-118.	1		1	1	1	II
	125	"lyginopteridea " I.S.	<i>Schopfiastrum</i>	<i>decussatum</i>	Ex, L T	Murphysboro	EE.UU. (Illinois)	Cb	Pensilvan iano Medio	DiMichele, W.A.	2006	Paleoecology of Late Paleozoic pteridosperms form tropical Euramerica	Journal of the Torrey Botanical Society 133(1):82-118.	1		1	1	1	II
	126	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>cirrhifolia</i>	Ex, T C/I	Horizonte Whetstone, Cuenca Radnice	República Checa	Cb	Pensilvan iano	Libertin, M., S. Oplustil, J. Psenicka, J. Bek, I. Sykorova, y J. Daskova	2008	Middle Pennsylvanian pioneer plant assemblage buried in situ by volcanic ash-fall, central Bohemia, Czech Republic.	Review of Palaeobotany and Palynology (in press)	1					II
	127	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>eremopteroide s</i>	Ex, T C/I	Pottsville Gap	EE.UU. (Pensilva nia)	Cb	Pensilvan iano	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	A reinvestigation of early Pennsylvanian species of Mariopteris from the Appalachian region. II. Eusphenopteris and Sphenopteris	Review of Palaeobotany and Palynology 38:227- 247.	1					III
	128	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>mississippiana</i>	Ex, T C/I	Areniscas Wedington, Fayetteville	EE.UU. (Arkansa s)	Cb	Mississip iano	Dunn, M.T., G. Mapes y G.W. Rothwell	2006	The Fayetteville flora of Arkansas (USA): a snapshot of terrestrial vegetation patterns within a clastic swamp at Late Mississippian time.	Pp 127-137 in S.F. Greb and W.A. Dimichele, eds. Geological Society of America Special Paper 399	1					II
	129	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>pelloi</i>	Ex C/I	Olloniego, Asturias	España	Cb	Pensilvan iano Medio- Tardío	Wagner, R.H.	1971	The Westphalian D floras of the Olloniego and Esperanza Formations in the Central Asturian Coalfield palaeontological and palaeobotanical Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Trabajos de Geología (Oviedo) 4:461-505.	1					III
	130	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>pelloi</i>	Ex C/I	Saar-Lorraine	Francia, Alemania	Cb	Pensilvan iano Medio- Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1					III

Lyginopter		Lyginopteridales													Lyginopteridales	
131	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>phillipsii</i>	Ex, T	C/I	Pottsville Gap	EE.UU. (Pensilva nia)	Cb	Pensilvan iano	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	A reinvestigation of early Pennsylvanian species of Mariopteris from the Appalachian region. II. Eusphenopteris and Sphenopteris	Review of Palaeobotany and Palynology 38:227- 247.	1	III	
132	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>pottsvillea</i>	Ex	C/I	Carbones Plateau y Black Warrior	EE.UU. (Alabama )	Cb	Pensilvan iano Tempran o	Gastaldo, R.A.	1988	The frond architecture of Sphenopteris pottsvillea (White) Gastaldo and Boersma. A reinvestigation or early Pennsylvanian species of Mariopteris from the Appalachian region. I. Karinopteris, Mariopteris, and the "pottsvillea complex".	Journal of Paleontology 62(6):982-988.	1	1	II
133	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>pottsvillea</i>	Ex	C/I	Fm. Lookout	EE.UU. (Georgia)	Cb	Pensilvan iano Tempran o	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	A reinvestigation or early Pennsylvanian species of Mariopteris from the Appalachian region. I. Karinopteris, Mariopteris, and the "pottsvillea complex".	Review of Palaeobotany and Palynology 38:185- 226.	1	III	
134	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>pottsvillea</i>	Ex	C/I	Carbón Lykens	EE.UU. (Pensilva nia)	Cb	Pensilvan iano Tempran o	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	A reinvestigation or early Pennsylvanian species of Mariopteris from the Appalachian region. I. Karinopteris, Mariopteris, and the "pottsvillea complex".	Review of Palaeobotany and Palynology 38:185- 226.	1	III	
135	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>pottsvillea</i>	Ex	C/I	Fm. Pocahontas	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvan iano Tempran o	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	A reinvestigation or early Pennsylvanian species of Mariopteris from the Appalachian region. I. Karinopteris, Mariopteris, and the "pottsvillea complex".	Review of Palaeobotany and Palynology 38:185- 226.	1	III	
136	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>pseudocristata</i>	Ex	C/I	Townley, Walker County Zwickau- Oelsnitz, Saarland	EE.UU. (Alabama )	Cb	Pensilvan iano Tempran o	Gastaldo, R.A., I.N. Stevanovic- Walls, W.M. Ware, S.F. Greb	2004	Community heterogeneity of early Pennsylvanian peat mires. Sammlern fossiler Pflanzen aus Sachsen (Germany)	Geology 32(8):693- 696 <a href="http://pflanzenfossilien.homepage.t-online.de/">http://pflanzenfossilien.homepage.t-online.de/</a>	1	III	
137	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>pseudocristata</i>	Ex	C/I	Alemania	Alemania	Cb	Pensilvan iano Tardío	Meyer, Jurgen y Dittman, Uwe	2008	A reinvestigation of early Pennsylvanian species of Mariopteris from the Appalachian region. II. Eusphenopteris and Sphenopteris	Review of Palaeobotany and Palynology 38:227- 247.	1	III	
138	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>pygmaea</i>	Ex, T	C/I	Pottsville Gap	EE.UU. (Pensilva nia)	Cb	Pensilvan iano	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	Community heterogeneity of early Pennsylvanian peat mires.	Geology 32(8):693- 696	1	III	
139	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>schatzclarensis</i>	Ex	C/I	Townley, Walker County Zwickau- Oelsnitz, Ruhr, Frankreich	EE.UU. (Alabama )	Cb	Pensilvan iano Tempran o	Gastaldo, R.A., I,N, Stevanovic- Walls, W.M. Ware, S.F. Greb	2004	Sammlern fossiler Pflanzen aus Sachsen (Germany)	<a href="http://pflanzenfossilien.homepage.t-online.de/">http://pflanzenfossilien.homepage.t-online.de/</a>	1	III	
140	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>schatzclarensis</i>	Ex	C/I	Alemania	Alemania	Cb	Pensilvan iano Tardío	Meyer, J. y U. Dittman	2008	A palaeoecological model for a vgetated early Westphalian intramontane valley (Intra-Sudetic Basin, Czech Republic).	Review of Palaeobotany and Palynology (in press)	1	III	
141	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>schatzclarensis</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra- Sudética	República Checa	Cb	Pensilvan iano	Libertin, M. J. Psenicka, F. Dakova, S. Oplustil, J. Bek, J. Drabkova y Z. Simunek	2009	Seed fern ( <i>Dictyastrum chestriensis</i> n gen and sp.) with a <i>Dictyoxylo-</i> <i>n</i> type cortex from the Upper Mississippian of the Illinois Basin.	Journal of Paleontology 61(1):184-195.	1	III	
142	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>stricta</i>	Ex	T	Bethel (Fm. Mooretown)	EE.UU. (Illinois)	Cb	Mississip piano Tardío	Jennings, J.R.	1987			1	III	

Lyginopteridales	143	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>stricta</i>	Ex	T	Fm. Degonia	EE.UU. (Illinois)	Cb	Mississip piano Tardío	Jennings, J.R.	1987	Seed fern ( <i>Dictyastrum chestriensis</i> n gen and sp.) with a <i>Dictyoxylo</i> n type cortex from the Upper Mississippian of the Illinois Basin.	Journal of Paleontology 61(1):184-195.	1	III	
	144	"lyginopteridea " I.S.	<i>Sphenopteris</i>	<i>sp.</i>	Ex	T	Lutitas Wedington, Fayetteville	EE.UU. (Arkansa s)	Cb	Mississip piano	Dunn, M.T., G. Mapes y G.W. Rothwell	2006	The Fayetteville flora of Arkansas (USA): a snapshot of terrestrial vegetation patterns within a clastic swamp at Late Mississippian time.	Pp 127-137 in S.F. Greb and W.A. Dimichele, eds. Geological Society of America Special Paper 399	1	III	
	145	"lyginopteridea " I.S.	<i>Tetrastichia</i>	<i>bupatides</i>	Ex, T	T	Ballyheigue	Irlanda	Cb	Mississip piano	Matten, L. C., W.R. Tanner, y W.S. Lacey	1984	Additions to the silicified Upper Devonian/ Lower Carboniferous flora from Ballyheigue, Ireland.	Review of Palaeobotany and Palynology 43:303- 320.	1	II	
	146	"lyginopteridea " I.S.	<i>Tetrastichia</i>	<i>bupatides</i>	Ex, T	T	East Lothian	Escocia	Cb	Mississip piano	Gordon, W.T.	1938	On <i>Tetrastichia bupatides</i> a Carboniferous pteridosperm from East Lothian.	Transactions of the Royal Society of Edinburgh 59:351- 370.	1	III	
	147	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>alatum</i>	T	T	Ostrau- Karwin	Austria	Cb	Mississip piano Tardío	Bertram, U.	1989	Untersuchungen an coal balls aus dem Namur A von Ostrau unter spezieller Beruck- sichtigung de Gattungen <i>Heterangium</i> , <i>Lyginopteris</i> , und <i>Microspermatopteris</i> .	Palaeontographica Abt. B 214B:125-224.	1	III	
	148	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>alatum</i>	T	T	Koksflöz	República Checa	Cb	Mississip piano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III	
	149	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>americanum</i>	Ex, L	T	Berryville, Carbón Springfield	EE.UU. (Illinois)	Cb	Pensilvan iano	DiMichele, W.A.	2006	Paleoecology of Late Paleozoic pteridosperms form tropical Euramerica A new look at the permineralized flora of Grand-Croix, Saint Etienne Basin, France	Journal of the Torrey Botanical Society 133(1):82-118. Review of Palaeobotany and Palynology 152:129- 140.	1	1	II
	150	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>bibractense</i>	Ex o T	T	Autun	Francia	Pm	Cisuralia no	Galtier, J.	2008	Morphologic variability of Pennsylvanian Lyginopterid Pteridosperms	Review of Palaeobotany and Palynology 32:27-62. 9th International Carboniferous Congress Field Trip , AGI Selected Guidebook Series No 1.	1	III	
	151	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>duchartrei</i>	T	T	Autun	Francia	Pm	Cisuralia no	Taylor, T. y M. Millay	1981	Distribution of commonly occurring plant megafossils in the proposed Pennsylvanian System Stratotype.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	II	
	152	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>grievii</i>	Ex	T	Fm. Bluestone y Princeton	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Mississip piano Pensilvan iano	Gillespie, W.H. y H.W. Pfefferkorn	1979	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III	
153	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>grievii</i>	T	T	Truebano	España	Cb	Mississip piano Medio- Tardío	Galtier, J.	1997	The frond of <i>Heterangium</i> .	American Journal of Botany 62:67-75.	1	III		
154	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>grievii</i>	Ex, L	T	Pettycur, Fife	Escocia	Cb	Mississip piano Pensilvan iano	Shadle, G.L. y B.M. Stidd	1975	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III		
155	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>hoppstaedteri</i>	T	T	Carbón Katharina	Alemania	Cb	Mississip piano Medio- Tardío Pensilvan iano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III		
156	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>intermedium</i>	T	T	Carbón Katharina	Alemania	Cb	Medio- Tardío	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III		

## Lyginopteridales

157	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>kentuckyensis</i>	Ex, T	T	Lewis Creek	EE.UU. (Kentucky)	Cb	Pensilvaniano Medio	Pigg, K.B., T. N. Taylor, y R. A. Stockey	1987	Paleozoic Seed Ferns: <i>Heterangium kentuckyensis</i> sp. Nov. from the Upper Carboniferous of North America.	American Journal of Botany 74(8):1184-1204	1		1	1	II
158	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>lomaxii</i>	Ex	T	British Coal Measures	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano	Pigg, K.B., T. N. Taylor, y R. A. Stockey	1987	Paleozoic Seed Ferns: <i>Heterangium kentuckyensis</i> sp. Nov. from the Upper Carboniferous of North America.	American Journal of Botany 74(8):1184-1204	1				II
159	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>polystichum</i>	T	T	Ostrau-Karwin	Austria	Cb	Missisippiano Tardío	Bertram, U.	1989	Untersuchungen an coal balls aus dem Namur A von Ostrau unter spezieller Berucksichtigung de Gattungen <i>Heterangium</i> , <i>Lyginopteris</i> , und <i>Microspermatopteris</i> .	Palaeontographica Abt. B 214B:125-224.		1		1	III
160	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>polystichum</i>	T	T	Koksflöz	República Checa	Cb	Missisippiano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72				1	III
161	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>punctatum</i>	Ex o T	T	Autun	Francia	Pm	Cisuraliano	Galtier, J.	2008	A new look at the permineralized flora of Grand-Croix, Saint Etienne Basin, France	Review of Palaeobotany and Palynology 152:129-140.				1	III
162	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>renaultii</i>	Ex o T	T	Autun	Francia	Pm	Cisuraliano Pensilvaniano	Galtier, J.	2008	A new look at the permineralized flora of Grand-Croix, Saint Etienne Basin, France	Review of Palaeobotany and Palynology 152:129-140.				1	III
163	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>shoreense</i>	T	T	Upper Foot	Inglaterra	Cb	Missisippiano Tardío	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72				1	III
164	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>tiliaeoides</i>	Ex o T	T	British Coal Measures	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano	Pigg, K.B., T. N. Taylor, y R. A. Stockey	1987	Paleozoic Seed Ferns: <i>Heterangium kentuckyensis</i> sp. Nov. from the Upper Carboniferous of North America.	American Journal of Botany 74(8):1184-1204	1		1		II
165	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>sp.</i>	Ex, T	T	Steubenville	EE.UU. (Ohio)	Cb	Pensilvaniano	Rothwell, G.W	1988	Upper Pennsylvanian Steubenville Coal-Ball Flora	Ohio Journal of Science 88(1):61-65				1	III
166	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>sp.</i>	T	T	Carbón Secor	EE.UU. (Oklahoma)	Cb	Pensilvaniano Temprano	DiMichele, W.A., T.L. Phillips, y G.E. McBrinn	1991	Quantitative analysis and paleoecology of the Secor Coal and roof-shale floras (Middle Pennsylvanian, Oklahoma).	Palaios 6(4): 390-409				1	III
167	Lyginopterida- ceae	<i>Heterangium</i>	<i>sp.</i>	Ex, L	T		Inglaterra	Cb	Missisippiano Medio	Scott, A.C., J. Galtier, y G. Clayton	1984	Distribution of anatomically preserved floras in the Lower Carboniferous in Western Europe.	Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences 75:311-340.				1	III
168	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>andrei</i>	T	T	Koksflöz seam, Ostrau-Karwin	Austria	Cb	Missisippiano Tardío	Bertram, U.	1989	Untersuchungen an coal balls aus dem Namur A von Ostrau unter spezieller Berucksichtigung de Gattungen <i>Heterangium</i> , <i>Lyginopteris</i> , und <i>Microspermatopteris</i> .	Palaeontographica Abt. B 214B:125-224.				1	III
169	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>andrei</i>	T	T	Koksflöz	República Checa	Cb	Missisippiano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72				1	III

Lyginopteridales	170	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>austriaca</i>	T	T	Koksflöz	República Checa	Cb	Mississip piano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
	171	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>bartoneii</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississip piano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350.	1	III
	172	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>baumleri</i>	T	T	Carbón Astell, Valle de Swansea, Campos de CarbónGales del Sur	Inglaterr a	Cb	Pensilvan iano Medio- Tardío	Cleal, C.J.	2007	The Westphalian- Stephanian macrofloral record from the South Wales coalfield, UK.	Geological Magazine 144(3):465-486.	1	III
Lyginopteridales	173	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>baumleri</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississip piano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350.	1	III
	174	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>bermudensisfor mis</i>	T	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississip piano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic Etude anatomique comparée des tiges des petioles d'une pteridosperme du Carbonifere du genre Lyginopteris Potonie.	Palaios 24:336-350. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle Ser. C, 18:103pp.	1	III
	175	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>corsinii</i>	Ex, T	T	Carbón Union, Lancashire	Inglaterr a	Cb	Pensilvan iano Medio- Tardío	Blanc-Louvell, C.	1966	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:51-72	1	III
	176	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>corsinii</i>	T	T	Carbón Katharina	Alemania	Cb	Pensilvan iano Medio	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:51-72	1	III
	177	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>corsinii</i>	T	T	Koksflöz	República Checa	Cb	Mississip piano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
Lyginopteridales	178	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>dicksonioides</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississip piano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350.	1	III
	179	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>fragilis</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississip piano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz Galtier, J., R.E. Brown, A.C.	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350.	1	III
	180	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>gordonii</i>	Ex	T	Weaklaw	Escocia	Cb	Mississip piano Medio	Scott, G.M. Rex, y N. P. Rowe 1993.	1993	A late Dinantian flora from Weaklaw, East Lothian, Scotland.	Special Papers in Palaeontology 49:57- 74	1	III

Número	Familia	Género	Especie	Tipo	Estado	Localidad	País	Código	Estratigrama	Autor	Año	Descripción	Referencia	Número	Categoría
181	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>heterangioides</i>	T	T	Ostrau-Karwin	Austria	Cb	Mississippiano Tardío	Bertram, U.	1989	Untersuchungen an coal balls aus dem Namur A von Ostrau unter spezieller Berücksichtigung de Gattungen Heterangium, Lyginopteris, und Microspermatopteris.	Palaeontographica Abt. B 214B:125-224.	1	III
182	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>heterangioides</i>	T	T	Koksflöz	República Checa	Cb	Mississippiano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
183	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>hoeninghausii</i>	Ex	C/I	Townley, Walker County	EE.UU. (Alabama)	Cb	Pensilvaniano Temprano	Gastaldo, R.A., I.N, Stevanovic-Walls, W.M. Ware, S.F. Greb	2004	Community heterogeneity of early Pennsylvanian peat mires.	Geology 32(8):693-696 9th International Carboniferous Congress Field Trip , AGI Selected Guidebook Series No 1.	1	III
184	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>hoeninghausii</i>	Ex	C/I	Fm. New River y Fm. Pocahontas	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvaniano Temprano	Gillespie, W.H. y H. W. Pfefferkorn	1979	Distribution of commonly occurring plant megafossils in the proposed Pennsylvanian system stratotype.	Journal of the Geological Society 164 (5):783-796.	1	III
185	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>hoeninghausii</i>	Ex	C/I	Fern Ledges, New Brunswick	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Falcon-Lang, HJ & Miller, RF.	2007	Paleoenvironments and paleoecology of the Pennsylvanian Lancaster Formation ("Fern Ledges") of Saint John, New Brunswick, Canada.	Geological Magazine 144(3):465-486.	1	III
186	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>hoeninghausii</i>	Ex	C/I	Carbones de Gales del Sur	Reino Unido	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2007	The Westphalian-Stephanian macrofloral record from the South Wales coalfield, UK. Etude anatomique comparée des tiges des petioles d'une pteridosperme du Carbonifere du genre Lyginopteris Potonie.	Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle Ser. C, 18:103pp.	1	III
187	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>kubartii</i>	Ex, T	T	Carbón Union, Lancashire	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Blanc-Louvell, C.	1966	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
188	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>kubartii</i>	T	T	Koksflöz	República Checa	Cb	Mississippiano	Galtier, J.	1997	Untersuchungen an coal balls aus dem Namur A von Ostrau unter spezieller Berücksichtigung de Gattungen Heterangium, Lyginopteris, und Microspermatopteris.	Palaeontographica Abt. B 214B:125-224.	1	III
189	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>lacunosa</i>	T	T	Ostrau-Karwin	Austria	Cb	Mississippiano Tardío	Bertram, U.	1989	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III
190	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>lacunosa</i>	T	T	Koksflöz	República Checa	Cb	Mississippiano	Galtier, J.	1997	An interesting association of fossil plants from the lower Upper Carboniferous of North Rhine-Westphalia (Hastenrath, Germany).	Review of Palaeobotany and Palynology 95 (1-4): 285-304	1	III
191	Lyginopterida-ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>cf. larischii</i>	Ex	C/I	Aaschen	Alemania	Cb	Pensilvaniano Temprano	van Amerom, H. W. J. , K. -H. Josten y R. Gaipl	1997			1	III



Lyginopteridales																		
Lyginopteridales																		
Lyginopteridales																		
192	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>cf. larischii</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississip piano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350.	1	III			
193	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>oldhamia</i>	T	T	Cuenca Ostrau, Silesia	República Checa	Cb	Mississip piano Tardío	Masselter, T. T. Speck y N.P. Rowe	2006	Ontogenetic reconstruction of the Carboniferous seed plant <i>Lyginopteris oldhamia</i>	International Journal of Plant Sciences 167(1):147-166.	1	II			
194	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>oldhamia</i>	T	T	Lancashire	Inglaterr a	Cb	Pensilvan iano Medio	Masselter, T. T. Speck y N.P. Rowe	2006	Ontogenetic reconstruction of the Carboniferous seed plant <i>Lyginopteris oldhamia</i>	International Journal of Plant Sciences 167(1):147-166.	1	1	II		
195	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>oldhamia</i>	T	T	Ruhr	Alemania	Cb	Pensilvan iano Tempran o	Masselter, T. T. Speck y N.P. Rowe	2006	Ontogenetic reconstruction of the Carboniferous seed plant <i>Lyginopteris oldhamia</i>	International Journal of Plant Sciences 167(1):147-166.	1	1	II		
196	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>oldhamia</i>	T	T	Yorkshire	Inglaterr a	Cb	Pensilvan iano Medio	Masselter, T. T. Speck y N.P. Rowe	2006	Ontogenetic reconstruction of the Carboniferous seed plant <i>Lyginopteris oldhamia</i>	International Journal of Plant Sciences 167(1):147-166.	1	1	II		
197	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>oldhamia</i>	T	T	Bouxharmon t Seam, Werister	Bélgica	Cb	Pensilvan iano Medio	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:51-72	1	III			
198	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>oldhamia</i>	T	T	Finefrau	Países Bajos	Cb	Pensilvan iano Medio Mississip piano Tardío- Pensilvan iano Tempran o	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:51-72	1	III			
199	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>royalii</i>	T	T	Fm. Fayetteville	EE.UU. (Arkansa s)	Cb	Pensilvan iano Tempran o	Tomescu, A.M.F., G. W. Rothwell, y G. Mapes	2001	<i>Lyginopteris royalii</i> sp. nov. from the Upper Mississippian of North America.	Review of Palaeobotany and Palynology. 116:159- 173	1	1	1	1	II
200	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>schusteri</i>	T	T	Ostrau- Karwin	Austria	Cb	Mississip piano Tardío	Bertram, U.	1989	Untersuchungen an coal balls aus dem Namur A von Ostrau unter spezieller Beruck- sichtigung de Gattungen Heterangium, <i>Lyginopteris</i> , und <i>Microspermatopteris</i> .	Palaeontographica Abt. B 214B:125-224.	1	III			
201	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>schusteri</i>	T	T	Koksflöz	República Checa	Cb	Mississip piano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72	1	III			
202	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>sturii</i>	T	C/I	Ostrau- Karwin	Austria	Cb	Mississip piano Tardío	Bertram, U.	1989	Untersuchungen an coal balls aus dem Namur A von Ostrau unter spezieller Beruck- sichtigung de Gattungen Heterangium, <i>Lyginopteris</i> , und <i>Microspermatopteris</i> .	Palaeontographica Abt. B 214B:125-224. <a href="http://pflanzenfossilie.n.homepage.t-online.de/">http://pflanzenfossilie n.homepage.t- online.de/</a>	1	III			
203	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Walbrzych	Polonia	Cb	Mississip piano Tardío	Meyer, Jurgen y Dittman, Uwe	2008	Sammeln fossiler Pflanzen aus Sachsen (Germany)	<a href="http://pflanzenfossilie.n.homepage.t-online.de/">http://pflanzenfossilie n.homepage.t- online.de/</a>	1	III			
204	Lyginopterida- ceae	<i>Lyginopteris</i>	<i>sp.</i>	T	C/I	Carbón Newcastle	EE.UU. (Alabama )	Cb	Pensilvan iano Medio	Winston, R.B. y T.L. Phillips	1991	A structurally preserved Lower Pennsylvanian flora from the New Castle coal bed of Alabama.	Geological Survey of Alabama Circular 157 (Tuscaloosa), 21 pp.	1	III			

No.	Familia	Género	Especie	Tipo	Formación	País	Código	Estrat.	Autor	Año	Descripción	Referencia	Cuentas											Total	Categoría				
													0	3	16	4	0	6	4	13	7	0	8			184			
205	Lyginopteridaceae	<i>Lyginorachis</i>	<i>sturii</i>	T	T	Koksflöz			República Checa	Cb	Missisipiano	Galtier, J.	1997	Coal-ball floras of the Namurian-Westphalian of Europe. On <i>Rhetinangium arberi</i> , a new genus of Cycadofilices from the Calcififerous Sandstone Series.	Review of Palaeobotany and Palynology 95: 51-72											1	III		
206	Lyginopteridaceae	<i>Rhetinangium</i>	<i>arberi</i>	T	T	Pettycur,			Escocia	Cb	Missisipiano	Gordon, W.T.	1912	The Fayetteville Flora 1: Upper Mississippian (middle Chesterian/ lower Namurian A) Plant assemblages of permianized and compression remains from Arkansas, USA. A review of permianized seed fern stems of the Upper Paleozoic	Trans. Royal Society of Edinburgh 48:813-825.											1	II		
207	Lyginopteridaceae	<i>Rhetinangium</i>	<i>arberi</i>	T	T	Fm. Fayetteville			EE.UU. (Arkansas)	Cb	Missisipiano	Dunn, M.T.	2004	permianized seed fern stems of the Upper Paleozoic	Review of Palaeobotany and Palynology 132(1-2):79-102.				1		1							1	II
208	Lyginopteridaceae	<i>Rhetinangium</i>	<i>arberi</i>	T	T	Langton Burn y Edron			Escocia	Cb	Missisipiano	Dunn, M.T.	2006	permianized seed fern stems of the Upper Paleozoic	Journal of the Torrey Botanical Society 133(1):20-32.												1	III	
209	Lyginopteridaceae	<i>Trivena</i>	<i>arkansana</i>	T	T	Fm. Fayetteville			EE.UU. (Arkansas)	Cb	Missisipiano	Dunn, M.T., G.W. Rothwell, y G. Mapes	2003	On Paleozoic plants from marine strata: <i>Trivena arkansana</i> (Lyginopteridaceae) gen et sp nov., a lygiopterid plant from the Fayetteville Formation (middle Chesterian/Upper Mississippian) of Arkansas	American Journal of Botany 90:1239-1252.				1								1	1	II
210	Lyginopteridaceae	<i>gen. indet.</i>	<i>sp. indet.</i>	T	T				EE.UU. (Arkansas)	Cb	Missisipiano	Dunn, M.T.	2004	Assemblages of permianized and compression remains from Arkansas, USA.	Review of Palaeobotany and Palynology 132(1-2):79-102.					1		1		1					II
													0	3	16	4	0	6	4	13	7	0	8	184	210				
1	Mariopteridaceae	<i>Eremopteris</i>	<i>lincolniana</i>	Ex	C/I	Carbón Spadra, Hartman			EE.UU. (Arkansas)	Cb	Pensilvaniano	White, D.	1907	The Arkansas coal field	In Collier, A.J. Reports on Paleontology, U.S. Geological Survey (see page 27)												1	II	
2	Mariopteridaceae	<i>Eremopteris</i>	<i>lincolniana</i>	Ex	C/I	Pottsville			EE.UU. (Pensilvania)	Cb	Pensilvaniano	White, D.	1943	Lower Pennsylvanian species of <i>Eremopteris</i> , <i>Diplothema</i> , and <i>Anemites</i> from the Appalachian Region.	U.S.G.S. Professional Paper 197-C, pages 85-140.											1	II		
3	Mariopteridaceae	<i>Eremopteris</i>	<i>lincolniana</i>	Ex	C/I	Fm. Kanawha			EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvaniano	White, D.	1943	Lower Pennsylvanian species of <i>Eremopteris</i> , <i>Diplothema</i> , and <i>Anemites</i> from the Appalachian Region.	U.S.G.S. Professional Paper 197-C, pages 85-140.											1	II		
4	Mariopteridaceae	<i>Helenopteris</i>	<i>paleaui</i>	Ex	C/I	Cuenca Blanz y Montceau			Francia	Cb	Pensilvaniano Tardío	Krings, M. y H. Kerp.	2000	A contribution to the knowledge of the pteridosperm genera <i>Pseudomariopteris</i> Danze-Coursin nov. emend and <i>Helenopteris</i> nov. gen.	Review of Palaeobotany and Palynology 111:145-195.											1	1	II	
5	Mariopteridaceae	<i>Karinopteris</i>	<i>acuta</i>	R, T	C/I	Hagen-Vorhalle			Alemania	Cb	Pensilvaniano Temprano	Krings, M.	2003	A pteridosperm stem with clusters of shoot-borne roots from the Namurian B (Upper Carboniferous) of Hagen-Vorhalle (Germany).	Review of Palaeobotany and Palynology 123:289-301.											1	1	II	

Mariopterid		Mariopteridales													Mariopteridales	
6	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>acuta</i>	Ex	C/I	Joggins, Nova Scotia	Canadá	Cb	Pensilvan iano	Falcon-Lang, H. J.	2003	Late Carboniferous tropical dryland vegetation in an alluvial plain setting, Joggins, Nova Scotia, Canada Die Flora des Namur B in der ehemaligen Ziegeleitongrube. Vosacker bei Fronenberg. Eine Übersicht.	Palaios 18:197-211.	1	III	
7	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>acuta</i>	Ex	C/I	Voacker, Fronenberg	Alemania	Cb	Pensilvan iano Tempran o	Schultka, S.	1995	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloreal record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Geologie und Paleontologie in Westfalen. 35:3-97.	1	II	
8	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>acuta</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississip piano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	The Westphalian- Stephanian macrofloral record from the South Wales calfield, UK. A reinvestigation or early Pennsylvanian species of Mariopteris from the Appalachian region. I. Karinopteris, Mariopteris, and the "pottsvillea complex".	Palaios 24:336-350.	1	III	
9	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>acuta</i>	Ex, T	C/I	Carbones de Gales del Sur	Reino Unido	Cb	Pensilvan iano Medio- Tardío	Cleal, C.J.	2007	Review of Palaeobotany and Palynology 38:185- 226. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	Geological Magazine 144(3):465-486.	1	III	
10	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>acuta</i>	Ex, T	C/I	Carbón Balck Creek	EE.UU. (Alabama )	Cb	Pensilvan iano Pensilvan iano	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	Cuticles of <i>Karinopteris beneckeii</i> (Potonie ex Huth) Boersma emend., a mariopterid seed fern from the upper Carboniferous of Lower Silesia (Poland).	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	1	III	
11	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>acutiloba</i>	Ex	C/I	Central Bohemia	República Checa	Cb	Medio- Tardío	Cleal, C.J.	2008	Mitt. Mus. Naturk. Berlin, Geowiss. Reihe 5:319-333.	1	III		
12	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>beneckeii</i>	Ex	C/I	Silesia inferior	Polonia	Cb	Pensilvan iano Medio	Krings, M., y S. Schultka	2002	The Westphalian- Stephanian macrofloral record from the South Wales calfield, UK.	Geological Magazine 144(3):465-486.	1	II	
13	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>beneckeii</i>	Ex	C/I	Carbones de Gales del Sur	Reino Unido	Cb	Pensilvan iano Medio- Tardío	Cleal, C.J.	2007	Contribution a l'etude des Mariopteridees 269pp. Douriez- Bataille, Lille.	1	II		
14	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>beneckeii</i>	Ex	C/I	N de Francia	Francia	Cb	Pensilvan iano Medio- Tardío	Danze-Corsin, P.	1953	The Westphalian- Stephanian macrofloral record from the South Wales calfield, UK. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Geological Magazine 144(3):465-486. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	II	
15	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>cuneifolium</i>	Ex o T	C/I	Carbones de Gales del Sur	Reino Unido	Cb	Pensilvan iano Medio- Tardío Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2007	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Geological Magazine 144(3):465-486. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	II	
16	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>daviesii</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra- Sudética	República Checa	Cb	Medio- Tardío Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III	
17	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>daviesii</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de- Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Medio- Tardío Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III	
18	Mariopterida- ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>daviesii</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Medio- Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	III	

Mariopteridales	19	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>daviesii</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	20	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>daviesii</i>	Ex	C/I	Carbones de Gales del Sur	Reino Unido	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	21	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>laciniata</i>	T	C/I	Hagen-Vorhalle	Alemania	Cb	Pensilvaniano Temprano	Krings, M.	2003	A pteridosperm stem with clusters of shoot-borne roots from the Namurian B (Upper Carboniferous) of Hagen-Vorhalle (Germany).	Review of Palaeobotany and Palynology 123:289-301.	1	1	II
	22	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>laciniata</i>	Ex	C/I	estratos Enna	República Checa	Cb	Mississippiano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350.	1	III	
	23	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>nobilis</i>	Ex	C/I	Silesia inferior Cabo Britton y Newfoundland	Polonia	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Krings, M. y S. Schultka	2002	Cuticles of <i>Karinopteris beneckeii</i> (Potonie ex Huth) Boersma emend., a mariopterid seed fern from the Upper Carboniferous of Lower Silesia (Poland)	Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe 5:319-333	1	II	
	24	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>nobilis</i>	Ex	C/I		Canadá	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	25	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>nobilis</i>	Ex	C/I	Cuenca Radnice	República Checa	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	26	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>nobilis</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Francia, Alemania	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	27	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>nobilis</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de-Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	28	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>nobilis</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	29	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>nobilis</i>	Ex	C/I	Carbones de Gales del Sur	Reino Unido	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	30	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>plumosa</i>	Ex	C/I	Carbones de Gales del Sur	Reino Unido	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2007	The Westphalian-Stephanian macrofloral record from the South Wales coalfield, UK.	Geological Magazine 144(3):465-486.	1	III	
	31	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>robusta</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de-Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
32	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>robusta</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
33	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>robusta</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		

Mariopteridales	34	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>rotundata</i>	Ex	C/I	Central Bohemia	República Checa	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	35	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>rotundata</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine Fm.	Francia, Alemania	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	36	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>rotundata</i>	Ex	C/I	Olloniego y Fm. Esperanza	España	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. A reinvestigation or early Pennsylvanian species of <i>Mariopteris</i> from the Appalachian region. I.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	37	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>soubeiranii</i>	Ex, T	C/I	Lutitas Quinmombon y Cabo Britton	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvaniano	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Review of Palaeobotany and Palynology 38:185-226.	1	1	II
	38	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>soubeiranii</i>	Ex	C/I	Newfoundland	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	39	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>soubeiranii</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	40	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>soubeiranii</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de-Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	41	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>soubeiranii</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	42	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>soubeiranii</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	43	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>soubeiranii</i>	Ex	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
Mariopteridales	44	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Joggins, Nova Scotia	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Falcon-Lang, H. J.	2003	Late Carboniferous tropical dryland vegetation in an alluvial plain setting, Joggins, Nova Scotia, Canada	Palaios 18:197-211.	1	III	
	45	Mariopterida-ceae	<i>Karinopteris</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Lutitas Indiana	EE.UU. (Indiana)	Cb	Pensilvaniano Medio	DiMichele, W.A. M.O. Rischbieter, D.L. Eggert, y R.A. Gastaldo	1984	Stem and leaf cuticle of <i>Karinopteris</i> , source of cuticles from the Indianan 'paper' shale.	American Journal of Botany 71:626-637. Etudes géologiques pour l'atlas de topographie souterraine. HBNPC 269 pp	1	1	II
	46	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>acuta</i>	Ex	C/I		Francia	Cb	Pensilvaniano	Danze-Corsin, P.	1953	Les <i>Mariopteris</i> du Nord de la France. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	1	II		
	47	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>carcosa</i>	Ex	C/I	Dobrudzha	Bulgaria	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	48	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>carcosa</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Francia, Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	

Mariopteridales													1		1		II
49	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>daviesoides</i>	Ex	C/I	Hagen- Vorhalle	Alemania	Cb	Pensilvan- iano Tempran- o	Krings, M.	2003	A pteridosperm stem with clusters of shoot-borne roots from the Namurian B (Upper Carboniferous) of Hagen-Vorhalle (Germany).	Review of Palaeobotany and Palynology 123:289-301.	1	1	II	
50	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>glabra</i>	Ex	C/I	Hagen- Vorhalle	Alemania	Cb	Pensilvan- iano Tempran- o	Krings, M.	2003	A pteridosperm stem with clusters of shoot-borne roots from the Namurian B (Upper Carboniferous) of Hagen-Vorhalle (Germany).	Review of Palaeobotany and Palynology 123:289-301.	1	1	II	
51	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>guthoerlii</i>	Ex	C/I	Saar- Lorraine	Francia, Alemania	Cb	Pensilvan- iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
52	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>hirta</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra- Sudética	República Checa	Cb	Pensilvan- iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
53	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>hirta</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvan- iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
54	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>hirta</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvan- iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
55	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>hirta</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de- Calais; Campine Cabo Britton y Newfoundland	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvan- iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
56	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>hirta</i>	Ex	C/I	Newfoundland	Canadá	Cb	Pensilvan- iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
57	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>lobatifolia</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvan- iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
58	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>lobatifolia</i>	Ex	C/I	Carbones de Gales del Sur	Reino Unido	Cb	Pensilvan- iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
59	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>lobatifolia</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de- Calais; Campine Cabo Britton y Newfoundland	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvan- iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
60	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>lobatifolia</i>	Ex	C/I	Newfoundland	Canadá	Cb	Pensilvan- iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III		
61	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>mosana</i>	Ex	C/I	Aaschen	Alemania	Cb	Pensilvan- iano Tempran- o	van Amerom, H. W. J. , K. -H. Josten y R. Gaipl	1997	An interesting association of fossil plants from the lower Upper Carboniferous of North Rhine-Westphalia (Hastenrath, Germany).	Review of Palaeobotany and Palynology 95:285-304	1	III		
62	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississip- piano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350.	1	III		

Mariopteridales		Mariopteridales										Mariopteridales		Mariopteridales		Mariopteridales		
		63	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra- Sudética	República Checa	Cb	Pensilvan iano							Cleal, C.J.
		64	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		65	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		66	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Dobrudzinh	Bulgaria	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		67	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		68	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de- Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		69	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		70	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		71	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		72	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Lublin	Polonia	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		73	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Gales del Sur, Crock Hey	Gran Bretaña	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. A reinvestigation or early Pennsylvanian species of Mariopteris from the Appalachian region. I.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		74	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex, T	C/I	Sewell Coal	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvan iano	Gastaldo, R.A. y M. Boersma	1983	Karinopteris, Mariopteris, and the "pottsvillea complex".	Review of Palaeobotany and Palynology 38:185- 226.	1	1	II
		75	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex, T	C/I	Cuenca Radnice	República Checa	Cb	Pensilvan iano	Oplustil, S., J. Psenicka, M. Libertin, A. Bashforth, Z. Simunek, J. Drabkova, y J. Daskova	2009	A Middle Pennsylvanian (Bolsovian) peat-forming forest preserved in situ in volcanic ash: the Whetstone Horizon in the Radnice Basin, Czech republic.	Review of Palaeobotany and Palynology. 155 (3- 4): 234–274	1	1	I
		76	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>muricata</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Francia	Cb	Pensilvan iano	DiMichele, W.A.	2006	Paleoecology of Late Paleozoic pteridosperms form tropical Euramerica Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Journal of the Torrey Botanical Society 133(1):82-118. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	I
		77	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Dobrudzinh Cabo Britton	Bulgaria	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III
		78	Mariopterida- ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Newfoundlan d	Canadá	Cb	Pensilvan iano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1- 2): 1-14	1	1	III

Mariosporales		Mariosporales		Mariosporales		Mariosporales		Mariosporales		Mariosporales		Mariosporales		Mariosporales		Mariosporales		Mariosporales		Mariosporales	
79	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
80	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Radnice, Bohemia	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
81	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra-Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
82	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Carbón Freeport, Davis	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvaniano	Wagner, R.H. y P.C. Lyons	1997	A critical analysis of the higher Pennsylvanian megafloras of the Appalachian region.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:255-283.	1	III						
83	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Francia, Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
84	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de-Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
85	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
86	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
87	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Lublin	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
88	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
89	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Donets Fm.	Ucrania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
90	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Olloniego y Fm. Esperanza	España	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III						
91	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Carbones de Gales del Sur	Inglaterra	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Krings, M.,H. Kerp, T.N. Taylor, y E.N. Taylor	2003	How Paleozoic Vines and Lianas got off the ground: on scrambling and climbing Carboniferous - Early Permian Pteridosperms.	The Botanical Review 69(2): 204-224.	1	III						
92	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>nervosa</i>	Ex	C/I	Carbón Secor	EE.UU. (Oklahoma)	Cb	Pensilvaniano Temprano	DiMichele, W.A., T.L. Phillips, y G.E. McBrinn	1991	Quantitative analysis and paleoecology of the Secor Coal and roof-shale floras (Middle Pennsylvanian, Oklahoma).	Palaios 6(4): 390-409	1	III						
93	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>occidentalis</i>	Ex	C/I	Fm. Boggy, Grupo Krebs	EE.UU. (Oklahoma)	Cb	Pensilvaniano Medio	Krings, M., T.N. Taylor, E.N. Taylor, B.J. Axsmith, y H. Kerp	2001	Cuticles of <i>Mariopteris occidentalis</i> White nov emend. from the Middle Pennsylvanian of Oklahoma (USA) and a new type of climber hook for mariopteroid pteridosperms.	Review of Palaeobotany and Palynology 114:209-222	1	II						



Mariopteridales	94	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>radnicensis</i>	Ex	C/I	Radnice, Bohemia	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Iyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	95	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>radnicensis</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Iyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	96	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Iyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	97	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra-Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Iyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	98	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Radnice, Bohemia	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Iyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	99	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de-Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Iyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	100	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Iyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	101	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Iyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	102	Mariopterida-ceae	<i>Mariopteris</i>	<i>sauveurii</i>	Ex	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Iyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	Mariopteridales	103	Mariopterida-ceae	<i>Pseudomariopteris</i>	<i>busquetti</i>	Ex	C/I	Sobernheim, Cuenca Saar-Nahe	Alemania	Pm	Cisuraliano	Krings, M.,H. Kerp, T.N. Taylor, y E.N. Taylor	2001	Reconstruction of <i>Pseudomariopteris busquettii</i> , a vine-similar a late Carboniferous, early Permian Pteridosperm.	American Journal of Botany 88(5):767-776.	1	1
104		Mariopterida-ceae	<i>Pseudomariopteris</i>	<i>busquetti</i>	Ex	C/I	Cuenca Blanzay Montceau	Francia	Cb	Pensilvaniano Tardío	Kerp H. y M. Krings	1998	Climbing and scrambling growth habits: common life strategies among Late Carboniferous seed ferns. Reconstruction of <i>Pseudomariopteris busquettii</i> , a vine-similar a late Carboniferous, early Permian Pteridosperm.	Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris de la terre et des planetes 326:583-588.	1	1	II
105		Mariopterida-ceae	<i>Pseudomariopteris</i>	<i>busquetti</i>	Ex	C/I	Cuenca Commentry	Francia	Cb	Pensilvaniano Tardío	Krings, M.,H. Kerp, T.N. Taylor, y E.N. Taylor	2001	Reconstruction of <i>Pseudomariopteris busquettii</i> , a vine-similar a late Carboniferous, early Permian Pteridosperm.	American Journal of Botany 88(5):767-776.	1	1	II
106		Mariopterida-ceae	<i>Pseudomariopteris</i>	<i>busquetti</i>	Ex	C/I	Sobernheim	Alemania	Pm	Guadalupiano	Krings, M. y H. Kerp	2000	A contribution to the knowledge of the pteridosperm genera <i>Pseudomariopteris Danze-Coursin</i> nov. emend and <i>Helenopteris</i> nov. gen.	Review of Palaeobotany and Palynology 111:145-195.	1	1	II
107		Mariopterida-ceae	<i>Pseudomariopteris</i>	<i>busquetti</i>	Ex	C/I		EE.UU. (Texas)	Cb	Pensilvaniano Tardío	DiMichele, W.A.	2006	Paleoecology of Late Paleozoic pteridosperms form tropical Euramerica	Journal of the Torrey Botanical Society 133(1):82-118.	1	1	II
108		Mariopterida-ceae	<i>Pseudomariopteris</i>	<i>busquetti</i>	Ex	C/I	Carnian Alps	Austria	Cb	Pensilvaniano Tardío	Boersma, M.	1991	On the stratigraphical and geographical distribution of <i>Pseudomariopteris busquetii</i> , with special reference to its first occurrence in Austria.	Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh. 183:237-256.	1	III	





Medullosales	14	Medullosaceae	<i>Medullosa</i>	<i>primaeva</i>	T	T	Des Moines, Urbandale Mine	EE.UU. (Iowa)	Cb	Pensilvaniano Medio	Baxter, R.W. Dunn, M. I., M. Krings, G. Mapes, G.W. Rothwell, R.H. Mapes, y S. Keqin	1949	Some pteridospermous stems and fructifications with particular reference to the Medullosae.	Annals of the Missouri Botanical Garden 36:287-352	1	III			
	15	Medullosaceae	<i>Medullosa</i>	<i>steinii</i>	Ex, T	T	Fm. Imo y Fm. Fayetteville	EE.UU. (Arkansas)	Cb	Mississippiano Tardío	Rothwell, R.H. Mapes, y S. Keqin	2003	Medullosa steinii sp nov. a seed fern vine from the Upper Mississippian	Review of Palaeobotany and Palynology 124:307-324.	1	1	1	1	II
	16	Medullosaceae	<i>Medullosa</i>	<i>stellata</i>	T	T		Europa	Pm		Walton, J.	1923	On Rhexoxyton Bancroft - a Triassic genus of plants exhibiting a liane-type of vascular organisation.	Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 212: 79-109	1	III			
	17	Medullosaceae	<i>Medullosa</i>	<i>stellata</i>	T	T	Fm. Planitz y Fm. Leukersdorf, Rotlliegend	Alemania	Pm	Cisuraliano	Rößler, R.	2001	Der Versteinerte Wald von Chemnitz	Museum für Naturkunde Chemnitz, Chemnitz, Germany	1	III			
	18*	Medullosaceae	<i>Medullosa</i>	sp.	T	T	Shuler Mine, Iowa	EEUU	Cb	Pensilvaniano	Wilson, J.P. & Fischer, W.W.	2011	Geochemical support for a climbing habit within the paleozoic seed fern genus Medullosa	International Journal of Plant Science 172 (4): 586-598	1	1	II		
	19	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>coemansii</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III			
	20	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>coemansii</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Bretaña	Cb	Pensilvaniano Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III			
	21	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>coemansii</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de-Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III			
22	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>coemansii</i>	Ex	C/I	Cuenca Radnice	República Checa	Cb	Pensilvaniano Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III				
23	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>coemansii</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Alemania	Cb	Pensilvaniano Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III				
24	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra-Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano Tardío	Libertin, M. J. Psenicka, F. Dakova, S. Oplustil, J. Bek, J. Drabkova y Z. Simunek	2009	A palaeoecological model for a vegetated early Westphalian intramontane valley (Intra-Sudetic Basin, Czech republic).	Review of Palaeobotany and Palynology (in press) <a href="http://pflanzenfossilien.homepage.t-online.de/">http://pflanzenfossilien.homepage.t-online.de/</a>	1	III				
25	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Bialy Kamien	Polonia	Cb	Pensilvaniano Tardío	Meyer, Jurgen y Dittman, Uwe	2008	Sammlern fossiler Pflanzen aus Sachsen (Germany)	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III				
26	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III				
27	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvaniano Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III				
28	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvaniano Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian Lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III				

Medullosales	29	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	30	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	31	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de-Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	32	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine Cabo Britton	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	33	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Newfoundland y Newfoundland	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	34	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Fm. New River, Fm. Pocahontas y Fm. Kanawha	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvaniano	Gillespie, W.H. y H.W. Pfefferkorn	1979	Distribution of commonly occurring plant megafossils in the proposed Pennsylvanian System Stratotype.	5th International Carboniferous Congress Field Trip , AGI Selected Guidebook Series No 1.	1	III
	35	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Cuenca Radnice	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Oplustil, S., J. Psenicka, M. Libertin, A. Bashforth, Z. Simunek, J. Drabkova, y J. Daskova	2009	A Middle Pennsylvanian (Bolsovian) peat-forming forest preserved in situ in volcanic ash: the Whetstone Horizon in the Radnice Basin, Czech republic.	Review of Palaeobotany and Palynology (in press)	1	III
	36	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>furcata</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	República Checa	Cb	Mississippiiano	Gastaldo, R.A., E. Purkynova, Z. Simunek, y MD. Schmitz	2009	Ecological persistence in the late Mississippian (Serpukhovian, Namurian A) megafloral record of the upper Silesian Basin, Czech Republic	Palaios 24:336-350.	1	III
	37	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sarana</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Francia, Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	38	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>spiniformis</i>	Ex	C/I	Dobrudzinha	Bulgaria	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	39	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>spiniformis</i>	Ex	C/I	Donets	Ucrania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	40	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>spiniformis</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	41	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>spiniformis</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	42	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>spiniformis</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
43	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>spiniformis</i>	Ex	C/I	Cuenca Radnice	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	

Medullosales	44	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>spiniformis</i>	Ex	C/I	Cabo Britton y Newfoundland	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Tardío	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III
	45	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sturii</i>	Ex	C/I	Cuenca Silesia superior	Polonia	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	46	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sturii</i>	Ex	C/I	Zonguldak y Amastra	Turquía	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	47	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sturii</i>	Ex	C/I	Dobrudzinha	Bulgaria	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	48	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sturii</i>	Ex	C/I	Cuenca Intra-Sudética	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	49	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sturii</i>	Ex	C/I	Ruhr, Aachen Osnabruck	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	50	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sturii</i>	Ex	C/I	Gales del Sur	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	51	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sturii</i>	Ex	C/I	Pennines	Gran Bretaña	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	52	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sturii</i>	Ex	C/I	Nord-Pas-de-Calais; Campine	Francia, Bélgica	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	53	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sturii</i>	Ex	C/I	S de Limburgo	Países Bajos	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
Medullosales	54	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sturii</i>	Ex	C/I	Olloniego, Asturias	España	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica.	Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261(1-2): 1-14	1	III	
	55	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Chemnitz	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Tardío	Meyer, Jurgen y Dittman, Uwe	2008	Sammlern fossiler Pflanzen aus Sachsen (Germany)	http://pflanzenfossilien.homepage.t-online.de/	1	III
	56	Medullosaceae	<i>Palmatopteris</i>	<i>sp.</i>	Ex	C/I	Townley, Walker County	EE.UU. (Alabama)	Cb	Pensilvaniano	Temprano	Gastaldo, R.A., I,N, Stevanovic-Walls, W.M. Ware, S.F. Greb	2004	Community heterogeneity of early Pennsylvanian peat mires. Anatomy of a new probably pteridosperm stem from the Late Carboniferous of Argentina	Geology 32(8):693-696	1	III
	57	Medullosaceae?	<i>Amosioxylon</i>	<i>australis</i>	T	T	Provincia San Juan	Argentina	Cb	Pensilvaniano		Cesari, S.N., S. Archangelsky, y J.C. Vega	2005	Iron architecture or Odontopteris brardii (Pteridospermopsida, ?Medullosales): new evidence from the Upper Pennsylvanian of Missouri, U.S.A.	Revista del Museo Argentino Ciencias Naturales	1	II
	58	Medullosaceae?	<i>Odontopteris</i>	<i>brardii</i>	Ex	C/I	Bonner Springs Shale, Parkville	EE.UU. (Kansas)	Cb	Pensilvaniano	Temprano-Tardío	Krings, M., S.D. Klavins, T.N. Taylor, E.L. Taylor, R. Serbet, y H. Kerp	2006	Iron architecture or Odontopteris brardii (Pteridospermopsida, ?Medullosales): new evidence from the Upper Pennsylvanian of Missouri, U.S.A.	Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris de la terre et des planetes 326:583-588.	1	II
	59	Medullosaceae?	<i>Odontopteris</i>	<i>brardii</i>	Ex	C/I	Cuenca Terrason	Francia	Cb	Pensilvaniano	Tardío	Krings, M., S.D. Klavins, T.N. Taylor, E.L. Taylor, R. Serbet, y H. Kerp	2006	Iron architecture or Odontopteris brardii (Pteridospermopsida, ?Medullosales): new evidence from the Upper Pennsylvanian of Missouri, U.S.A.	Journal of the Torrey Botanical Society 133(1):33-45.	1	III

Medullosales	60	Medullosaceae?	<i>Odontopteris</i>	<i>brardii</i>	Ex	C/I	Iberia	España	Cb	Pensilvaniano Tardío	Simunek, Z. y C.J. Cleal	2004	Small-pinnuled odontopterid medullosaleans from the middle and upper Stephanian of Bohemia and Saar-Lorraine.	Review of Palaeobotany and Palynology 129:21-38	1	III
	61	Medullosaceae?	<i>Odontopteris</i>	<i>brardii</i>	Ex	C/I	Variscan Foreland		Cb	Pensilvaniano Tardío	Simunek, Z. y C.J. Cleal	2004	Small-pinnuled odontopterid medullosaleans from the middle and upper Stephanian of Bohemia and Saar-Lorraine.	Review of Palaeobotany and Palynology 129:21-38	1	III
	62	Medullosaceae?	<i>Odontopteris</i>	<i>brardii</i>	Ex	C/I	Appalachia	EE.UU.	Cb	Pensilvaniano Tardío	Simunek, Z. y C.J. Cleal	2004	Small-pinnuled odontopterid medullosaleans from the middle and upper Stephanian of Bohemia and Saar-Lorraine.	Review of Palaeobotany and Palynology 129:21-38	1	III
	63	Medullosaceae?	<i>Odontopteris</i>	<i>nemejci</i>	Ex	C/I	Bohemia: Carbón Seam, Plzen	República Checa	Cb	Pensilvaniano Tardío	Simunek, Z. y C.J. Cleal	2004	Small-pinnuled odontopterid medullosaleans from the middle and upper Stephanian of Bohemia and Saar-Lorraine.	Review of Palaeobotany and Palynology 129:21-38	1	III
	64	Medullosaceae?	<i>Odontopteris</i>	<i>nemejci</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Alemania	Cb	Pensilvaniano Tardío	Simunek, Z. y C.J. Cleal	2004	Small-pinnuled odontopterid medullosaleans from the middle and upper Stephanian of Bohemia and Saar-Lorraine.	Review of Palaeobotany and Palynology 129:21-38	1	III
	65	Medullosaceae?	<i>Odontopteris</i>	<i>reichiana</i>	Ex	C/I	Zwickau, Saxony	Francia	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Simunek, Z. y C.J. Cleal	2004	Small-pinnuled odontopterid medullosaleans from the middle and upper Stephanian of Bohemia and Saar-Lorraine.	Review of Palaeobotany and Palynology 129:21-38	1	III
	66	Medullosaceae?	<i>Odontopteris</i>	<i>reichiana</i>	Ex	C/I	Bohemia: Carbón Seam, Plzen	República Checa	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Simunek, Z. y C.J. Cleal	2004	Small-pinnuled odontopterid medullosaleans from the middle and upper Stephanian of Bohemia and Saar-Lorraine.	Review of Palaeobotany and Palynology 129:21-38	1	III
	67	Medullosaceae?	<i>Odontopteris</i>	<i>reichiana</i>	Ex	C/I	Saar-Lorraine	Alemania	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Simunek, Z. y C.J. Cleal	2004	Small-pinnuled odontopterid medullosaleans from the middle and upper Stephanian of Bohemia and Saar-Lorraine.	Review of Palaeobotany and Palynology 129:21-38	1	III
	68	Medullosales I.S.	<i>Antarctoxylon</i>	<i>prestleyi</i>	T	T	South Victoria Land (Series de areniscas Beacon)	Antártida	Tr		Walton, J.	1923	On Rhexoxylon Bancroft - a Triassic genus of plants exhibiting a liane-type of vascular organisation.	Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 212: 79-109	1	II
	69	Medullosales I.S.	<i>Blanzopteris</i>	<i>praedentata</i>	Ex	C/I	Cuencas Blanz Montceau y Commentary	Francia	Cb	Pensilvaniano Tardío	Krings, M. y H. Kerp	1999	Morphology, growth habit, and ecology of <i>Blanzopteris praedentata</i> Gothan, nov. comb. A climbing neuropterid seed fern from the Stephanian of Central France.	International Journal of Plant Sciences 160(3):603-619.	1	II





9	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>cuneifolium</i>	Ex	C/I	Carbones de Gales del Sur	Reino Unido	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2007	The Westphalian-Stephanian macrofloral record from the South Wales coalfield, UK.	Geological Magazine 144(3):465-486. Review of	1	II	
10	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>cuneifolium</i>	Ex	C/I	Sydney Coal Field	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Zodrow, E.L.	1989	Revision of Silesian Sphenophyll biostratigraphy of Canada	Palaeobotany and Palynology 58:301-331. Review of	1	III	
11	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>cuneifolium</i>	Ex	C/I	Minto, New Brunswick	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Zodrow, E.L.	1989	Revision of Silesian Sphenophyll biostratigraphy of Canada	Palaeobotany and Palynology 58:301-331. Review of	1	III	
12	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>cuneifolium</i>	Ex	C/I	Uxa Mine Tlucna, Carbón Radnice inferior	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Oplustil, S., J. Psenicka, M. Libertin, y Z. Simunek	2007	Vegetation patterns of Westphalian and Lower Stephanian mire assemblages preserved in tuff beds of the continental basins of Czech Republic.	Review of Palaeobotany and Palynology 143:107-154.	1	III	
13	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>emarginatum</i>	Ex	C/I	Carbón Freeport, Davis	EE.UU. (Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvaniano	Wagner, R.H. y P.C. Lyons	1997	A critical analysis of the higher Pennsylvanian megaflores of the Appalachian region.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:255-283.	1	III	
14	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>emarginatum</i>	Ex	C/I	Carbones de Gales del Sur	Reino Unido	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Cleal, C.J.	2007	The Westphalian-Stephanian macrofloral record from the South Wales coalfield, UK.	Geological Magazine 144(3):465-486.	1	II	
15	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>emarginatum</i>	Ex	C/I	New Brunswick	Canadá	Cb	Pensilvaniano	Dawson, J.W.	1866	On the conditions of the deposition of coal, more especially as illustrated by the coal-formation of Nova Scotia and New Brunswick.	Quarterly Journal of the Geological Society of London 22:95-169	1	1	II
16	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>emarginatum</i>	Ex	C/I	Cuenca Saar	Alemania	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Battenburg, L.H.	1977	The Sphenophyllum species in the Carboniferous flora of Holz (Westphalian D, Saar Basin, Germany)	Review of Palaeobotany and Palynology 24:69-99.	1	1	II
17	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>emarginatum</i>	Ex	C/I	Cuenca Zwickau-Oelsnitz-Lugau	Alemania	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Battenburg, L.H.	1977	The Sphenophyllum species in the Carboniferous flora of Holz (Westphalian D, Saar Basin, Germany)	Review of Palaeobotany and Palynology 24:69-99.	1	1	II
18	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>emarginatum</i>	Ex	C/I	Cathaysian Xu-Huai-Yu	China	Pm		Mei, M., Q.C. Huang, M. Du, y D.L. Dilcher	1996	The Xu-Huai-Yu Subprovince of the Cathaysian Floral Province	Review of Palaeobotany and Palynology. 90:63-77	1	III	
19	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>emarginatum</i>	Ex	C/I	Carbón Secor	EE.UU. (Oklahoma)	Cb	Pensilvaniano Temprano	DiMichele, W.A., T.L. Phillips, y G.E. McBrinn	1991	Quantitative analysis and paleoecology of the Secor Coal and roof-shale floras (Middle Pennsylvanian, Oklahoma).	Palaios 6(4): 390-409	1	III	
20	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>emarginatum</i>	Ex	C/I	Grupo Cutler	EE.UU. (Nuevo México)	Cb	Pensilvaniano	DiMichele, W.A. y D.S. Chaney	2005	Pennsylvanian-Permian fossil floras from the Cutler Group, Cañon del Cobre and Arroyo del Agua areas, in northern New Mexico. in Lucas, Zeigler, and Speilmann (eds) The Permian of Central New Mexico.	New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. 31:27-33.	1	III	

Sphenophyllales	21	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>laciniatum</i>	Ex	C/I	Zwickau-Oelsnitz, Bohmen Oberk.	Alemania	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Battenburg, L.H.	1982	"Compression species" and "Petrifaction species" of <i>Sphenophyllum</i> compared.	Review of Palaeobotany and Palynology 36:335-359	1	II	
	22	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	cf. <i>majus</i>	Es, Ex	C/I	Cuenca Radnice	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Oplustil, S., J. Psenicka, M. Libertin, A. Bashforth, Z. Simunek, J. Drabkova, y J. Daskova	2009	A Middle Pennsylvanian (Bolsovian) peat-forming forest preserved in situ in volcanic ash: the Whetstone Horizon in the Radnice Basin, Czech republic.	Review of Palaeobotany and Palynology. 155 (3-4): 234-274	1	1	I
	23	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>miravallis</i>	Ex	C/I	Decazeville, Espalion-Lassouts, Detroit de Rodez	Francia	Cb-Pm	Pensilvaniano Tardío-Cisuraliano	Hetterscheid, W.L. A y L.H. Batenburg	1984	<i>Sphenophyllum miravallis</i> Vetter and Bowmanites cupulatus sp. n. form the "Illinger Flozzone" ("Heusweiler Schichten", Lower Stephanian, Saar Basin, German Federal Republic).	Review of Palaeobotany and Palynology 40:263-293.	1	II	
	24	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>miravallis</i>	Ex	C/I	Cuenca Gard	Francia	Cb	Pensilvaniano Tardío	Hetterscheid, W.L. A y L.H. Batenburg	1984	<i>Sphenophyllum miravallis</i> Vetter and Bowmanites cupulatus sp. n. form the "Illinger Flozzone" ("Heusweiler Schichten", Lower Stephanian, Saar Basin, German Federal Republic).	Review of Palaeobotany and Palynology 40:263-293.	1	II	
	25	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>miravallis</i>	Es, Ex	C/I	Cuenca Saar	Alemania	Cb	Pensilvaniano Tardío	Hetterscheid, W.L. A y L.H. Batenburg	1984	<i>Sphenophyllum miravallis</i> Vetter and Bowmanites cupulatus sp. n. form the "Illinger Flozzone" ("Heusweiler Schichten", Lower Stephanian, Saar Basin, German Federal Republic).	Review of Palaeobotany and Palynology 40:263-293.	1	II	
	26	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>miravallis</i>	Ex	C/I	Cinera-Matallana, Carbón Sabero	España	Cb	Pensilvaniano Tardío	Hetterscheid, W.L. A y L.H. Batenburg	1984	<i>Sphenophyllum miravallis</i> Vetter and Bowmanites cupulatus sp. n. form the "Illinger Flozzone" ("Heusweiler Schichten", Lower Stephanian, Saar Basin, German Federal Republic).	Review of Palaeobotany and Palynology 40:263-293.	1	II	
	27	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex	C/I	Resita	Rumania	Cb		Popa, M. E.	2008	Carboniferous and Permian Plants in Romania	<a href="http://mepopa.com/paleoplants.htm">http://mepopa.com/paleoplants.htm</a>	1	II	
	28	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex	C/I	Cuenca Souss	Marruecos	Cb	Pensilvaniano	Saber, H., M.El Wartiti, D. Hmich, y J.W. Schneider	2007	Tectonic evolution from the Hercynian shortening to the Triassic extension in the Paleozoic sediments of the Western High Atlas (Morocco)	Journal of Iberian Geology 33(1):31-40.	1	II	

29	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex	C/I	Virginia o Monogalia Co	EE.UU (Virginia, Virginia del Oeste)	Cb	Pensilvan iano	Gillespie, W.H. y H.W. Pfefferkorn	1979	Distribution of commonly occurring plant megafossils in the proposed Pennsylvanian System Stratotype.	In K.J. England, H.H. Arndt and T.W. Henry, eds. Proposed Pennsylvanian system stratotype Virginia and West Virginia. American Geological Institute., Sel. Guidebook Ser No 1, 87-96. pp223-248 in Gred, S.F. and W. A. DiMichele, eds, Wetlands through time. Geological Society of America Special Paper 399.	1		II
30	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex	C/I	north-central "Sazenbache r" loc.	EE.UU. (Texas)	Cb	Pensilvan iano	DiMichele, W.A. N.J. Tabor, D. S. Chaney, y W. J. Nelson	2006	From wetlands to wet spots: environmental tracking and the fate of Carboniferous elements in Early Permian tropical floras.	Upper Pennsylvanian Compression floras of the 7-11 Mine, Columbiana County, Northeastern Ohio.	1		II
31	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex	C/I	Columbiana Co	EE.UU. (Ohio)	Cb	Pensilvan iano	McComas, M.A.	1988	A critical analysis of the higher Pennsylvanian megafloras of the Appalachian region.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:255- 283.	1		II
32	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex	C/I	Easton y Seekonk	EE.UU. (Massach usetts)	Cb	Pensilvan iano	Wagner, R.H. y P.C. Lyons	1997	Revision of Silesian Spehnophyll biostratigraphy of Canada	Review of Palaeobotany and Palynology 58:301- 331.	1		II
33	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex	C/I	Lloyd Cove Seam, Cuenca Sydney, Nova Scotia	Canadá	Cb	Pensilvan iano	Zodrow, E.L.	1989	Ontogeny and ecology of the Filicalean fern Oligocarpia gothanii (Gleicheniaceae) from the Middle Permian of China.	American Journal of Botany 96(2):475- 486.	1	1	III
34	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex	C/I	Fm. Shihhotse, Shanxi	China	Pm	Guadalup iano	Stevens, L.G. y J. Hilton	2009	The inventory research or the relicts of Blanice furrow near Vlasim (Permian, Lower Autunian).	Reports on Geological Studies in 2005. www.geology.cz/zpra vy/obsah/2005/zprav y-o-vyzkumech-2005- str-033-35.pdf Review of Palaeobotany and Palynology 95:115- 127.	1		II
35	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex	C/I	Blanice furrow	República Checa	Pm	Cisuralia no	Pokorny, R., L. Kraft, y M. Boucek	2005	Diversity and paleoenvironment of the flora fro the nodules of the Montceau-les-Mines Biota (Late Carboniferous, France) Structure and development of Spehnophyllum oblongifolium from the Upper Carboniferous of France	Palaios 23: 210-222	1	1	II
36	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex, T	C/I	Fm. Dohlen (Rotliegend)	Alemania	Pm		Barthel, M.	1997	Epidermal structures of sphenophylls.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:115- 127.	1		II
37	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex	C/I	Montceau-les- Mines	Francia	Cb	Pensilvan iano	Charbonnier, S., J. Vannier, J. Galtier, V. Perrier, D. Chabard, y D. Sotty	2008	Structure and development of Spehnophyllum oblongifolium from the Upper Carboniferous of France	Review of Palaeobotany and Palynology 95:115- 127.	1	1	II
38	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum</i>	<i>oblongifolium</i>	Ex, T	C/I	Graissessac	Francia	Cb	Pensilvan iano	Galtier, J. y V. Daviero	1999			1	1	II

Sphenophyllales																			
Sphenophyllales	39	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum oblongifolium</i>	Ex, T	C/I	Saar-Lorraine	Alemania	Cb	Pensilvaniano	Cleal, C.J.	2008	Macrofloral biostratigraphy of the Ottweiler Group in Saar-Lorraine and its consequences for Stephanian palynostratigraphy and geochronology	In Pennsylvanian (Carboniferous) biotas and paleoenvironments, ed A. Kedzior and C.J. Cleal	1	1	II			
	40	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum oblongifolium</i>	Ex	C/I	Valdeviar, Sevilla	España	Pm	Cisuraliano	Wagner, R.H.	2007	The Early Permian of Valdeviar in Sevilla province, SW Spain: basin history and climatic/palaeogeographic implications	Journal of Iberian Geology 33(1):93-124.	1		III			
	41	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum oblongifolium</i>	Ex	C/I	Maiya, Tomogun, Miyagi Prefectura	Japón	Pm		Asama, Kazuo	1956	Permian plants from Maiya in Northern Honshu, Japan	Proceedings of the Japan Academy 32:469-471	1		III			
	42	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum oblongifolium</i>	Ex	C/I	Cathaysian Xu-Huai-Yu	China	Pm		Mei, M., Q.C. Huang, M. Du, y D.L.Dilcher	1996	The Xu-Huai-Yu Subprovince of the Cathaysian Floral Province	Review of Palaeobotany and Palynology. 90:63-77	1		III			
Sphenophyllales	43	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum oblongifolium</i>	Ex	C/I	Grupo Cutler	EE.UU. (Nuevo México)	Cb	Pensilvaniano	DiMichele, W.A. y D.S. Chaney	2005	Pennsylvanian-Permian fossil floras from the Cutler Group, Cañon del Cobre and Arroyo del Agua areas, in northern New Mexico. in Lucas, Zeigler, and Speilmann (eds) The Permian of Central New Mexico.	New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. 31:27-33.	1		III			
	44	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum pseudoaquense</i>	Es, Ex	C/I	Cuenca Radnice	República Checa	Cb	Pensilvaniano	Oplustil, S., J. Psenicka, M. Libertin, A. Bashforth, Z. Simunek, J. Drabkova, y J. Daskova	2009	A Middle Pennsylvanian (Bolsovian) peat-forming forest preserved in situ in volcanic ash: the Whetstone Horizon in the Radnice Basin, Czech republic.	Review of Palaeobotany and Palynology (in press)	1	1	I			
	45	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum saxonicum</i>	Ex	C/I	Holz, Saarland	Alemania	Cb	Pensilvaniano Medio-Tardío	Battenburg, L.H.	1981	Vegetative anatomy and ecology of <i>Sphenophyllum zwickaviense</i> , <i>S. emarginatum</i> , and other "compression species" of <i>Sphenophyllum</i> .	Review of Palaeobotany and Palynology 32(2/3):275-313	1		II			
Sphenophyllales	46	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum spinulosum</i>	Ex	C/I	Nowa Ruda, Carbón Zagłębie	Polonia	Cb	Mississippiano	Boureau, E.	1964	Traite de Paleobotanique III. Sphenophyta, Noeggerathiophyta 544p, Masson, Paris.	Traite de Paleobotanique III. Sphenophyta, Noeggerathiophyta 544p, Masson, Paris.	1		II			
	47	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum thonii</i>	Ex	C/I	Fm. Monongahela	EE.UU.	Cb	Pensilvaniano	Wagner, R.H. y P.C. Lyons	1997	A critical analysis of the higher Pennsylvanian megaflores of the Appalachian region.	Review of Palaeobotany and Palynology 95:255-283.	1		III			
	48	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum thonii</i>	Ex	C/I	Cathaysian Xu-Huai-Yu	China	Pm		Mei, M., Q.C. Huang, M. Du, y D.L.Dilcher	1996	The Xu-Huai-Yu Subprovince of the Cathaysian Floral Province	Review of Palaeobotany and Palynology. 90:63-77	1		III			
	49	Sphenophyllaceae	<i>Sphenophyllum thonii</i>	Ex	C/I	Maiya, Tomogun, Miyagi Prefectura	Japón	Pm		Asama, Kazuo	1956	Permian plants from Maiya in Northern Honshu, Japan	Proceedings of the Japan Academy 32: 469-471	1		III			

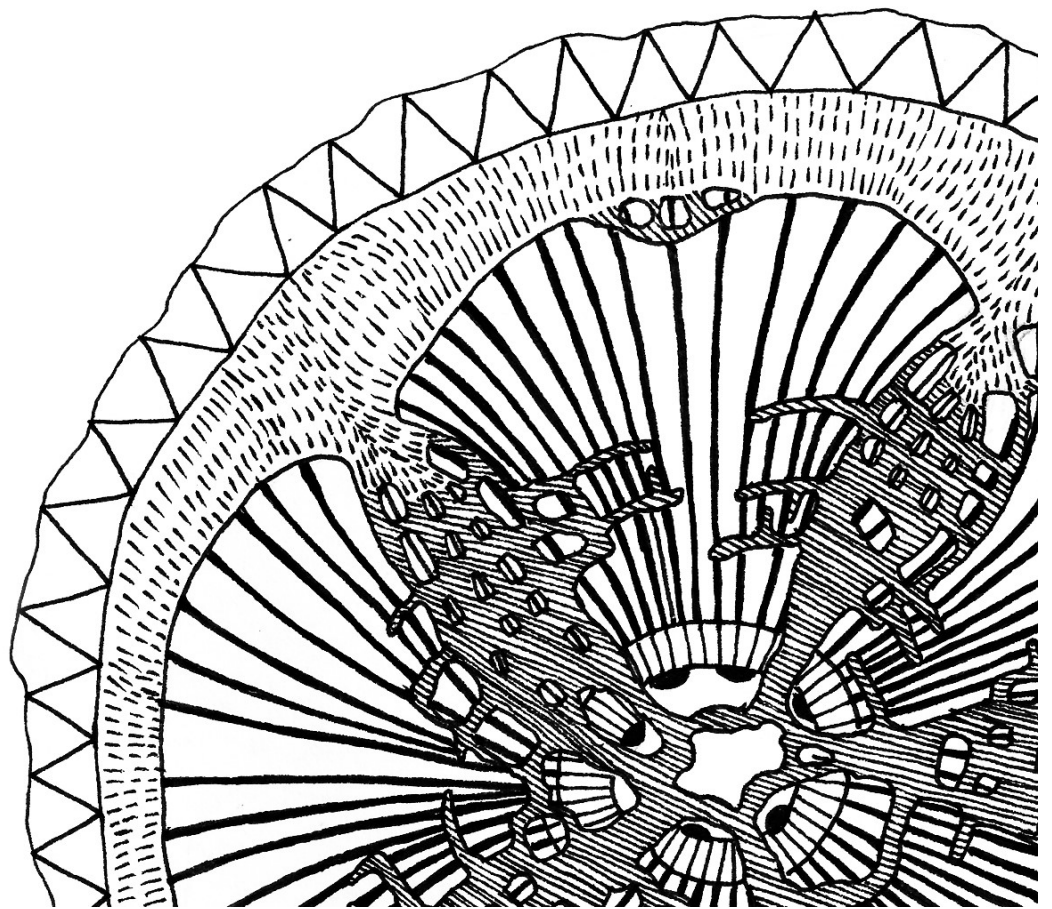


# 5- ANATOMÍA CAULINAR SISTÉMICA DE LIANAS RIOPLATENSES

*Sólo la variedad absorbe la variedad*

Ross Ashby

(An introduction to Cybernetics, 1961)



**El contenido de este capítulo fue publicado de forma parcial en:**

**Borniego, M.L. & Cabanillas, P.A. 2014. Desarrollo de la variante cambial en *Serjania meridionalis* (Sapindaceae, Paullinieae). *DARWINIANA, nueva serie* 2(1): 144-153.**

**Cabanillas P.A., Borniego, M.L. & Sáenz, A.A. 2014. Nueva variante cambial en el género *Ephedra* (Ephedraceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49 (2): 201-206.**

**Cabanillas P.A., Pace M.R. & Angyalossy V. 2017. Structure and ontogeny of the fissured stems of *Callaeum* (Malpighiaceae). *IWA Journal* 38(1): 49-66.**

## INTRODUCCIÓN

El concepto clásico de *organografía* sostiene que las plantas vasculares están formadas, en su etapa esporofítica, por tres tipos de órganos: raíz, tallo y hoja, y en consecuencia todas las estructuras vegetales pueden ser entendidas como variaciones de estos tipos básicos (Troll, 1948; Zimmerman, 1965; Esau, 1993). Sin embargo, no todos los órganos responden a esas tipologías ya que presentan rasgos que no se ajustan a ninguna de las tipologías o pueden presentar identidades intermedias (Arber, 1950); por ejemplo, la zona de transición vascular (Sattler, 1974) o algunos xilopodios (Dusén & Neger, 1921). Estos mismos fenómenos se registran a nivel anatómico, donde por ejemplo se han observado series transicionales completas entre diferentes elementos xilemáticos, por ejemplo, entre fibra libriforme y traqueida, entre traqueida y elemento de vaso (Esau, 1993; Romberger et al., 1993). De aquí que los términos utilizados para describir los elementos celulares a lo largo de esta tesis se deben considerar como partes de un continuo morfológico y no como “tipos” (Arber, 1950; Esau, 1993; Romberger et al., 1993; Sattler & Rutishauser, 1997).

Las plantas presentan una organización corporal modular, lo que implica que (1) su cuerpo está formado por bloques estructurales semiautónomos similares entre sí, llamados *módulos* o *metámeros*; (2) su forma corporal, dada por la cantidad, distribución y proporciones de estos módulos, no está determinada (*crecimiento abierto*); y (3) los procesos morfogenéticos se repiten de forma indefinida a lo largo de la vida (*morfogénesis cíclica*) (Gatsuk et al., 1980; Oborny, 2003; Notov, 2005, 2011).

Las plantas crecen por la adición de nuevos metámeros en los ápices de los ejes (crecimiento en longitud), la formación de nuevos ápices (ramificación) y la modificación de los metámeros, en especial por la intercalación de nuevos tejidos entre los preexistentes que producen un aumento en su diámetro (crecimiento en grosor) o en su longitud (crecimiento intercalar) (Gatsuk et al., 1980; Esau, 1993; Romberger et al., 1993; Barlow et al., 2001; Perreta & Vegetti, 2005).



Los metámeros que conforman el cuerpo de un organismo modular, tienen un alto nivel de autonomía en comparación con las partes corporales de organismos unitarios, como la mayoría de animales y protozoos. Los módulos son producidos por la repetición de los procesos morfogénéticos, los cuales se prolongan más allá de la etapa embrionaria. Cada módulo es similar a los otros, de modo tal que se produce una alta redundancia de estructuras con las mismas funciones. La autonomía de los metámeros deriva de esta repetición de procesos morfogénéticos y de la ausencia de un control centralizado (Oborny, 2003; Notov, 2005, 2011; Bennett et al., 2016).

Cada ápice ejerce control sobre los metámeros que produjo, a través de la propagación de hormonas y factores de transcripción. No obstante, en raras ocasiones un metámero está bajo la influencia de un solo ápice ya que los procesos de ramificación implican el desarrollo de nuevos ápices, los cuales ejercen a su vez un control parcial sobre los metámeros con los que está conectado. De este modo, la influencia de cada ápice sobre los metámeros disminuye con la distancia y se vuelve difusa al aumentar el grado de ramificación. Cada módulo es producido en un contexto determinado que incluye a los otros módulos con los que interactúa, y la coordinación a nivel del eje y el organismo (Gatsuk et al., 1980; Esau, 1993; Romberger et al., 1993; Oborny, 2003; Notov, 2005).

Cada metámero pasa por una secuencia única de eventos morfogénéticos, sin embargo, todos los metámeros pasan por secuencias similares, de modo tal que los procesos morfogénéticos se repiten numerosas veces a lo largo de la ontogenia. Los módulos se desarrollan y maduran a medida que son producidos por los ápices, de modo que se puede observar en un mismo eje, módulos en diferentes estados de desarrollo (Arber, 1950; Gatsuk et al., 1980; Niklas, 1992).

De lo antedicho se desprende que es posible reconstruir la historia del eje a través del análisis del estado de sus diferentes módulos en un momento dado. Mediante la sistematización de estas observaciones morfológicas internas y externas es lícito inferir la ontogenia del organismo. Este método requiere que el muestreo de ejes y módulos sea exhaustivo para minimizar las variaciones en las historias individuales de cada eje.

### ***Meristemas vasculares: origen y distinción***

Cada tipo de crecimiento implica la proliferación de tejidos producidos en su mayoría por la actividad de diferentes meristemas. Los meristemas que producen tejidos vasculares primarios pueden originarse de los meristemas apicales (*procámbium*) o bien por rediferenciación de tejidos parenquimáticos (*prodesmógeno*). Asimismo, los meristemas que producen tejidos vasculares secundarios pueden originarse de diversos modos. El *cámbium vascular* se origina en parte del *procámbium* y en parte por rediferenciación del periciclo en la raíz y del parénquima interfascicular o del periciclo en el tallo según diferentes interpretaciones. De modo similar el *cámbium desmógeno* se origina en parte del prodesmógeno y en parte por rediferenciación de parénquima. Por otro lado, los llamados *neocambia* son meristemas vasculares que se originan exclusivamente por rediferenciación de parénquima (Bünning, 1965; Carlquist, 1988; Esau, 1993; Romberger et al., 1993).

### ***Preprocámbium y procámbium***

La primera manifestación de la identidad vascular puede ser rastreada hasta una única célula en el estado globular del embrión que da origen al *procámbium*. La identidad vascular está fuertemente asociada al factor de transcripción MP/ARF5 (Monopteros/Auxin Response Factor 5), el cual juega un rol primordial en la traducción de la acumulación de auxina en una identidad procambial. Asimismo, se produce la expresión del gen homeótico ATHB8 que se asocia a la expresión polar de la proteína integral de membrana PIN1 (Pin Formed 1), el cual participa del transporte polar de auxinas. Esta etapa caracterizada por su bioquímica, llamada *preprocámbium*, marca el inicio del meristema vascular (Esau, 1993; Furuta et al., 2014; Jouannet et al., 2015).

Esa primera célula vascular prolifera y da lugar a un grupo de células en el hipocótilo que se elongan en sintonía con las células circundantes y se dividen en sentido longitudinal dando origen al *procámbium*. El hipocótilo es la zona entre el tallo y la raíz propiamente dichos, que en la plántula recibe el nombre de *transición vascular*, en referencia a que el patrón vascular de esta zona conecta

los patrones radicales y caulinares típicos, y es una manifestación intermedia entre ambos (Esau, 1993; Furuta et al., 2014; Jouannet et al., 2015). En términos estrictos, dicho patrón no representa una transición sino, por el contrario, una identidad vascular diferente a la caulinar o radical (Sattler & Rutishauser, 1997).

El procámbium prolifera hacia ambos ápices (caulinar y radical) y se asocia a éstos, al tiempo que se organiza en forma de haces en el tallo y de cilindro en la raíz. La proliferación del procámbium sigue las máximas concentraciones de auxinas dado que la acumulación de auxinas dispara la diferenciación de nuevas células meristemáticas. De este modo, a medida que la planta crece, nuevas células son reclutadas en los ápices y pasan a formar parte del procámbium (Esau, 1993; Furuta et al., 2014; Jouannet et al., 2015).

### ***Cámbium fascicular, cámbium interfascicular y cámbium vascular***

El patrón de divisiones celulares del procámbium adquiere una orientación periclinal preferencial, de modo tal que las células hijas son producidas en series radiales. El xilema y floema producidos en esta etapa, llamada *cámbium fascicular*, presenta rasgos característicos de los tejidos vasculares secundarios, como la organización en series radiales, los tipos de engrosamiento de las paredes de los vasos, los tipos de placas de perforación y cribadas, la presencia de fibras, entre otros, sin embargo, no presenta el sistema radial característico del cámbium vascular. Si bien tanto las células del procámbium como las del cámbium fascicular son meristemáticas, en sentido estricto se produce una rediferenciación de las células procambiales a iniciales fusiformes, ya que presentan diferencias citológicas, en su regulación y en su actividad (Esau, 1993; Romberger et al., 1993; Lachaud et al., 1999; Furuta et al., 2014; Jouannet et al., 2015).

A continuación se produce la rediferenciación de parénquima de los radios medulares, interpretado como periciclo por algunos autores, del tallo que adquieren identidad meristemática y reciben el nombre de *cámbium interfascicular*. Este proceso se inicia en las células colindantes con el cámbium fascicular, donde las altas concentraciones de auxinas disparan la diferenciación del

cámbium interfascicular, mediadas por los receptores de membrana PIN1 y 3, y prolifera hacia el centro del radio medular. En una primera instancia estos meristemas se organizan con los ejes mayores de sus células con orientación radial, de forma tal que producen radios xilemáticos secundarios. La fusión del cámbium fascicular e interfascicular da lugar al *cámbium vascular*, el cual se comporta como una unidad. A medida que el crecimiento en grosor avanza, el perímetro del cámbium aumenta por divisiones anticlinales. En consecuencia, la distancia entre los radios derivados del cámbium interfascicular aumenta y se generan nuevas células iniciales radiales por divisiones transversales o pseudotransversales de las iniciales fusiformes. De este modo, el cámbium vascular adquiere su configuración característica. En la raíz e hipocotile los procesos son similares excepto que las células que dan origen al cámbium interfascicular provienen del periciclo o zonas próximas (Esau, 1993; Romberger et al., 1993; Jouannet et al., 2015; Ragni & Greb, 2018).

De este modo, se puede hablar de un continuo morfológico, fisiológico y de regulación condicionado por la distribución y estado de los plasmodesmos a través de los cuales se transmiten las señales morfogénicas, llamado *(pro)cámbium*, que es el principal productor de tejidos vasculares. En este sentido, cámbium y procámbium representan los estados extremos del continuo, si bien los términos conservan un valor descriptivo.

Los meristemas vasculares secundarios son los principales productores de tejidos durante el crecimiento en grosor, si bien pueden intervenir otros meristemas, como el felógeno, y otros procesos, como la dilatación o la proliferación de tejidos no asociada a meristemas. Los meristemas vasculares producen simplastos especializados en el transporte de sustancias, tanto en sentido centrípeto (xilema secundario) como centrífugo (floema secundario). Estos simplastos se diferencian en sectores que permanecen con vida, como parénquima o tubos cribosos, y otros que se especializan en la secreción de paredes aisladas, como las esclereidas en el floema, o bien organizadas en amplias redes (superapoplastos). Estas redes de pared pueden estar especializadas en la conducción hidráulica, como los vasos y traqueidas, o en el sostén mecánico, como las fibras, esclereidas, traqueidas y fibrotraqueidas. Por regla general, la función hidráulica requiere la muerte

y desorganización del protoplasto. Cuando la función es primordialmente mecánica, los protoplastos pueden permanecer con vida incluso cuando han secretado una pared celular ancha, como la mayoría de las fibras y, en ocasiones, sus núcleos son perceptibles incluso luego de los agresivos tratamientos de vaciado celular de los procedimientos anatómicos estándar (Carlquist, 1988; Romberger et al., 1993; Gorshkova et al., 2012; Spicer, 2014).

Por su actividad, la enorme mayoría de los meristemas vasculares secundarios son denominados *cámbium*. Diversos autores (Carlquist, 1988; Romberger et al., 1993; Spicer & Groover, 2010) señalan que estos meristemas no serían homólogos en sentido filogenético ya que no todos comparten un origen común. En ese sentido, se considerará que el término “cámbium” denota a todo meristema vascular organizado en un sistema axial y uno radial, con independencia de su origen evolutivo.

El cámbium presenta una gran variación en su actividad, sin embargo, la variante más extendida consiste en un único meristema de sección circular, donde se diferencian tejidos vasculares en ambas direcciones (cámbium bifacial), el sistema axial está mejor representado que el sistema radial, y las células producidas en sentido centripeto se diferencian exclusivamente en elementos xilemáticos, en tanto que las centrifugas se diferencian de forma exclusiva en elementos floemáticos. Cualquier alejamiento de este patrón es denominado *variante cambial*, ya sea por la variación en el origen, contorno y actividad del cámbium, o bien por la fragmentación del cámbium o por el desarrollo de nuevos cámbiums (Carlquist, 1988; Esau, 1993). La actividad del cámbium está regulada por una compleja red de señalizaciones, que aún no se conoce por completo, y cada una de las variantes cambiales implica necesariamente una variación en su regulación.

El principal rol biológico de los tejidos vasculares es el transporte de sustancias, agua y sales minerales en el caso del xilema y productos de la fotosíntesis (asimilatos) en el caso del floema. Aunque cumplen otros roles que, en algunos casos, pueden ser tan importantes como la función hidráulica. Entre éstas se destaca la función mecánica, en especial del xilema; la acumulación y reserva de sustancias en el parénquima; la reparación del daño o incluso la formación de nuevos

meristemas a cargo de las células vivas, en especial del parénquima; la acumulación de sustancias de desecho en el duramen; el transporte de hormonas y señales morfogénicas a través del cámbium, entre otras (Romberger et al., 1993).

El transporte de sustancias puede producirse a través del protoplasto (vía simplástica: del griego *συν* ‘unión’; y *πλαστός* ‘relativo a la célula’) o por fuera de éste (vía apoplástica: del griego *ἀπο* ‘privación’ o ‘negación’; y *πλαστός* ‘relativo a la célula’). La vía simplástica es lenta, si depende de la difusión, o energéticamente costosa, si se da a través del transporte activo. En contrapartida, le permite al protoplasto ejercer un estricto control de la circulación de sustancias a través de las membranas. Por su parte, la vía apoplástica es veloz y energéticamente poco costosa ya que se produce como consecuencia de un gradiente de presión, aunque a costa de sacrificar gran parte de la regulación. Las redes de conductos hidráulicos delimitadas por paredes secundarias son llamadas *superapoplasto* (del latín *super* ‘por encima del’, apoplasto) en referencia a que su rol biológico está asociado al transporte a lo largo de toda la planta a través de una estructura que engloba los diferentes apoplastos.

Los restos dejados por una célula que se desorganizó pueden presentar aún actividad metabólica debido a las enzimas que quedaron depositadas en la pared celular cuando el protoplasto aún vivía. La muerte celular en vasos y traqueidas se produce de forma rápida por la rotura del tonoplasto (membrana que delimita la vacuola) y la consecuente liberación de sustancias hidrolíticas que digieren el protoplasto. En cambio, la muerte celular de las fibras es un proceso lento que puede incluso tardar años. Se produce por la degradación del protoplasto mientras continúa la depositación de pared, incluso durante la digestión del núcleo y el citoplasma, en tanto que la ruptura del tonoplasto es tardía (Gorshkova et al., 2012).

### ***Plantas trepadoras de la Ribera Rioplatense***

La gran mayoría de los estudios anatómicos de trepadoras fueron realizados en ecosistemas tropicales y subtropicales, en especial de ambientes húmedos (Netto, 1866; Schenck, 1893; Shirley

& Lambert, 1918; Obaton, 1960; Ravololomaniraka & Koechlin 1970; Carlquist, 1991; Caballé, 1993; Bamber & ter Welle, 1994). El perfil anatómico de las trepadoras (síndrome vascular lianescente) fue definido en base a estudios de plantas tropicales y, en menor medida, subtropicales (Netto, 1866; Schenk, 1893; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Carlquist, 1991; Angyalossy et al., 2015), en tanto que las trepadoras de las zonas templadas se encuentran subrepresentadas.

La Ribera Rioplatense comprende las zonas de influencia del estuario del Río de la Plata y los cursos inferiores de los ríos Uruguay y Paraná; el Delta Inferior (que comienza donde el Río Paraná se divide en los Ríos Paraná Guazú y Paraná de la Palmas, es decir, el Delta bonaerense y parte del entrerriano), la isla Martín García, y las riberas platenses de la Argentina y la República Oriental del Uruguay (Hurrell, 2008). La planicie de inundación del Río de la Plata, así como también las de los ríos Paraná y Uruguay, está ocupada por diversas comunidades vegetales que se disponen, en mayor o menor medida, en franjas paralelas a la costa en consonancia con los rasgos geomorfológicos dominantes (Cabrera, 1949).

Las lianas más comunes de la Región Rioplatense de la Provincia de Buenos Aires representan un elenco de trepadoras en su mayoría volubles, y en menor medida con zarcillos, de diversas afinidades fitogeográficas (Tabla 1). Algunas son semicosmopolitas como *Ipomoea indica* e *I. cairica*. Cinco especies son de amplia distribución neotropical (*Callaeum psilophyllum*, *Cissus striata*, *C. verticillata*, *Dolichandra unguis-cati* y *Serjania meridionalis*). Otras tienen su origen estrictamente en la subregión chaqueña como *Passiflora coerulea*, *Araujia hortorum* y *Muehlenbeckia sagittifolia*. Por su lado, *Anchietea parvifolia*, *Aristolochia triangularis* y *Canavalia bonariensis* presentan una distribución disyunta entre las provincias Paranaense y de las Yungas. *Ephedra tweediana*, *Clematis bonariensis*, *Poikilacanthus glandulosus*, *Stigmaphyllon bonariense* y *Urvillea uniloba* presentan una afinidad estrictamente paranaense (Hurrell, 2000; Dosil Hiriart et al., 2018; Guerrero et al., 2018).

## MATERIALES y METODOLOGÍA

En el presente capítulo se estudia la anatomía caulinar de 18 especies de lianas, las más abundantes de la Ribera Rioplatense: *Ephedra tweediana* (Ephedraceae), *Poikilacanthus glandulosus* (Acanthaceae), *Araujia hortorum* (Apocynaceae), *Aristolochia triangularis* (Aristolochiaceae), *Dolichandra unguis-cati* (Bignoniaceae), *Ipomoea cairica*, *I. indica* (Convolvulaceae), *Canavalia bonariensis* (Fabaceae), *Callaeum psilophyllum*, *Stigmaphyllon bonariense* (Malpighiaceae), *Passiflora caerulea* (Passifloraceae), *Muehlenbeckia sagittifolia* (Polygonaceae), *Clematis bonariensis* (Ranunculaceae), *Serjania meridionalis*, *Urvillea uniloba* (Sapindaceae), *Anchietea pyrifolia* (Violaceae), *Cissus striata* y *C. verticillata* (Vitaceae).

Las especies que fueron excluidas por no haberse conseguido coleccionar el número mínimo de tres ejemplares necesarios para la descripción anatómica son: *Cissus palmata* Poir. (Vitaceae), *Ipomoea platensis* Ker Gawl. (Convolvulaceae), *Clytostoma callistegioides* Cham. (Bignoniaceae), *Clematis montevidensis* Spreng. (Ranunculaceae) y *Aristolochia macroura* Gomes (Aristolochiaceae).

En primera instancia, se estudió la forma de vida de cada individuo a fin de identificar los sistemas de vástagos presentes. Los ejes rastreros, descendentes y los rebrotes fueron descartados del presente estudio y solo se tomaron en cuenta los vástagos epiclinos ascendentes. Estos tallos se coleccionaron completos y se seleccionaron segmentos de diferentes tamaños, desde tallos jóvenes con crecimiento primario, y hasta los tallos con mayores complejidades anatómicas, en especial, cuando se observó la presencia de variantes cambiales.

Los vástagos epiclinos fueron estudiados de forma macroscópica y con lupa de mano (Gowllands 8x) en el campo y en el laboratorio, a fin de establecer la distribución y desarrollo de variantes cambiales a lo largo del eje, así como su relación con los nudos y la posición de las hojas y ramas siguiendo las ortósticas.

Los estudios macroscópicos fueron complementados por estudios anatómicos de los sucesivos entrenudos, conservando la polaridad apical-basal de los ejes. Para cada especie se



analizaron, al menos, tres individuos de los mayores diámetros disponibles. En la Tabla 1 se consigna el diámetro máximo analizado y los mecanismos de ascenso de cada especie. Siempre que fue posible, los cortes se realizaron en material fresco, sin fijar. Cuando fue necesario revitalizar el material seco, se colocaron las muestras en vasos de precipitado con agua previamente calentada a 80/90° C y se dejaron a temperatura ambiente hasta enfriar. Se repitió el proceso, sin someter el tallo jamás a hervor, hasta que la muestra alcanzó la hidratación y reblandecimiento adecuada para el corte. Este punto se consideró alcanzado cuando la muestra ofrecía una resistencia media al corte con un filo de mano en su cara transversal. Luego, se dejaron las muestras sobre papel absorbente por 10-15 minutos para eliminar el exceso de agua.

Para cada individuo se realizaron cortes transversales, longitudinales tangenciales y radiales de 20-100 µm de los diferentes entrenudos, desde el crecimiento primario hasta los más anchos registrados en la Cátedra de Morfología Vegetal (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata), con xilótomo (Sledge Microtome Jung); y en la Cátedra de Dendrología (Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata), con micrótopo de deslizamiento (Reichert OmE) y xilótomo (Sledge Microtome Jung).

La tinción se realizó por doble coloración con safranina 1% en alcohol 80, y fast green 1% en alcohol 100. Se realizaron montajes transitorios en gelatina-glicerina y definitivos en medios natural (bálsamo de Canadá) y sintético (Canadax Biopur).

Los preparados fueron analizados en los microscopios ópticos binoculares Ernst Leitz Wetzlar WT3 de la Cátedra de Morfología Vegetal (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata) y Olympus BX50 de la Cátedra de Dendrología (Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata). Las observaciones se documentaron mediante fotografías de los tallos con cámara Cannon Eos Rebel Xti, dibujos realizados con cámara clara (Chambre Claire Universelle P. Berville) adosada al microscopio, y fotomicrografías tomadas con cámara adosada Olympus X-940.

En la sección descripciones se consigna para cada especie un resumen del desarrollo, luego los procesos ontogenéticos implicados en su desarrollo, el tipo de variante cambial (nombre de la variante según los diferentes autores/ausente), a continuación se describe el desarrollo en etapas, que fueron divididas según la aparición de nuevos procesos ontogenéticos y, por último, se consigna la descripción cuali-cuantitativa de la anatomía del xilema secundario y, siempre que fue posible, se incorporaron las descripciones de los tejidos primarios, del floema secundario y de la peridermis.

Las descripciones cuali-cuantitativas se realizaron según los criterios de la *International Association of Wood Anatomists* para el xilema secundario de angiospermas (I.A.W.A. Committee, 1989), xilema secundario de gimnospermas (I.A.W.A. Committee, 2004) y peridermis y floema secundario de angiospermas y gimnospermas (Angyalossy et al., 2016). Sin embargo, en estos criterios algunos aspectos anatómicos de esta tesis no están contemplados, y se detallan a continuación.

La descripción anatómica del xilema secundario corresponde al xilema secundario adulto que, en el caso de las trepadoras, corresponde al xilema secundario externo o periaxial, cuando presentan diferenciación entre el xilema secundario de la etapa erecta (interno) y de la etapa epiclina (externo) (Schenk, 1893; Carlquist, 1988, 1991; Angyalossy et al. 2015). Cuando el desarrollo del xilema implica la diferenciación de nuevos meristemas vasculares se considera que el xilema y floema secundarios maduros corresponden a los formados por el primer cámbium, es decir, aquel relacionado de forma directa con el procámbium (Tamaio & Somner, 2010). Cuando el mismo cámbium produce tejidos vasculares en dos zonas, llamadas *cuñas* e *intercuñas*, bien diferenciadas por sus rasgos anatómicos se considera que el xilema y floema secundarios maduros corresponden a los formados por el cámbium de las intercuñas.

*Ephedra tweediana* representa un caso conflictivo en la descripción del xilema secundario porque es una gimnosperma con vasos y donde el tejido de fondo corresponde a traqueidas. De modo que fue necesario combinar los criterios de angiospermas y gimnospermas de IAWA (I.A.W.A. Committee, 1989, 2004) y considerar las sugerencias de los trabajos de descripción

anat6mica del g6nero de Carlquist (1990, 1992). Asimismo, la distinci3n entre los elementos celulares vivos del floema secundario conductor se realiz3 seg6n la presencia de protoplasto m1s denso y oscuro en el par6nquima axial que en los elementos cribados maduros (Pace, 2015).

Seg6n el concepto cl1sico la *endodermis* (el estrato celular m1s interno de la corteza primaria) y el *periciclo* (estratos celulares que rodean externamente a los haces vasculares primarios) est1n presentes en ra3z y v1stago, y forman un cont6nuo en toda la plana (Fitting, 1949; Metcalfe y Chalk, 1983), sin embargo, algunos autores consideran que no siempre est1n presentes en el v1stago (Esau, 1993; Romberger et al., 1993). En esta tesis no se asume que tales tejidos deban estar presentes o ausentes, sino que por el contrario se usan los t6rminos *endodermis* y *periciclo* en su sentido descriptivo y s3lo se los utiliza cuando es posible identificar sus caracter1sticas distintivas.

El patr3n de crecimiento secundario en grosor t6pico entre las plantas le1osas, en referencia a que es el patr3n m1s extendido, implica la actividad de un 6nico c1mbium, cil6ndrico y bifacial, que genera xilema centr6petamente y floema centr6fugamente. Cualquier alteraci3n de este patr3n se denomina *variante cambial*, *crecimiento secundario an3malo* o bien *estructura an3mala*. Estos patrones son constantes a nivel espec6fico, es decir, “normales” para la especie, por lo cual se ha recomendado restringir el t6rmino *an3malo* a estructuras teratol3gicas (Mirbel, 1828; Metcalfe, 1983; Carlquist, 1988). La relaci3n entre las variantes cambiales y las ort3sticas, es decir, las l6neas que conectan las inserciones foliares, fue registrada a trav6s de fotograf1as de los tallos y cortes.

La presencia de un solo c1mbium de contorno circular, bifacial, que produce xilema centr6peto y floema centr6fugo es referida como variante t6pica de las plantas le1osas (“c1mbium t6pico/variantes cambiales ausentes”), en virtud de que es el m1s com6n.

En funci3n del marco te3rico adoptado, la *Teor1a General de Sistemas*, se sigui3 el criterio propuesto por Carlquist (1988) de consignar los procesos del desarrollo que generan las variantes cambiales. Sin embargo, no se sigui3 la terminolog1a propuesta por dicho autor ya que la mayor1a de sus t6rminos designan patrones y no procesos (“xilema en placas”, “tallo lobulado en transcorte”, entre otros). A continuaci3n de los procesos, y con la finalidad de facilitar las comparaciones con

los estudios previos, se consignan los nombres asignados a los patrones generados según las terminologías usadas en los estudios de variantes cambiales, en el idioma original y en español (Crüger, 1850, 1851; Schenk, 1893; Solereder 1908; Shirley & Lambert, 1918; Obaton 1960; Metcalfe, 1983; Carlquist, 1988, 1991; Caballé, 1993; Bamber & Ter Welle, 1994; Angyalossy et al., 2015). No todas las clasificaciones usan los mismos criterios ni consideran los mismos casos, debido a lo cual algunos patrones no pueden ser clasificados, en cuyo caso se consigna –*No considerado*–, o bien la definición solo contempla alguno de los procesos descritos, en cuyo caso se consigna –*solo de forma parcial*.

El término *parénquima disruptivo* es usado para referir a un tipo de parénquima derivado de una proliferación conspicua de parénquima de la médula, el xilema secundario, el floema secundario, el periciclo y la corteza que, en conjunto, forman una matriz continua de parénquima que altera y fragmenta los tejidos preexistentes (Cabanillas et al., 2017).

Los ejemplares de referencia de cada especie depositados en el Herbario del Museo de Ciencias Naturales de La Plata (LP) se consignan a continuación. Los preparados microscópicos y las muestras xilológicas fueron depositados en la Xiloteca XCD “Ing. Elvira Rodríguez” (Cátedra de Dendrología, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata).

### ***Material estudiado***

**Ephedraceae: *Ephedra tweediana* Fisch. & C.A. Mey. emend. J.H. Hunz.: ARGENTINA.**

Buenos Aires: Isla Martín García, arenal occidental, 19-XII-2011, Cabanillas 13. Isla Martín García, Casa de bombas, bosque higrófilo, 19-XII-2011, Cabanillas 14. Isla Martín García, arenal central, 19-XII-2011, Cabanillas 15.

**Acanthaceae: *Poikilacanthus glandulosus* (Nees) Ariza: ARGENTINA.** Buenos Aires. Quilmes,

Bernal, bosque higrófilo, 19-IX-2016, Cabanillas et al. 166. Quilmes, Bernal, bosque higrófilo, 19-IX-2016, Cabanillas et al. 168. Ensenada, Punta Lara, borde de camino, 25-IX-2016, Cabanillas et al. 173.

**Apocynaceae: *Araujia hortorum* Brot.:** ARGENTINA. Buenos Aires: Isla Martín García, arenal occidental, 24-XI-2014, Cabanillas et al. 140. Isla Martín García, pajonal, 24-XI-2014, Cabanillas et al. 143. Ensenada, Punta Lara, bosque de tala, 25-IX-2016, Cabanillas et al. 165.

**Aristolochiaceae: *Aristolochia triangularis* Cham.:** ARGENTINA. Buenos Aires: Isla Martín García, camino de la selva, 25-XI-2014, Cabanillas et al. 134. Isla Martín García, bosque higrófilo, 25-XI-2014, Cabanillas et al. 135. Ensenada, Punta Lara, Selva marginal, 5-X-2015. Cabanillas et al. 145.

**Bignoniaceae: *Dolichandra unguis-cati* (L.) L.G. Lohmann:** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García, camino al Barrio chino, pino caído, 17-XII-2012, Cabanillas & Sáenz 61; Isla Martín García, Servicio Meteorológico, 15-XII-2012, Cabanillas & Sáenz 99; Zárate, Las palmas, bosque secundario, 19-X-2018, Cabanillas & Aperlo 181

**Convolvulaceae: *Ipomoea cairica* (L.) Sweet:** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García. Camino de la cantera a casa de bombas, borde de camino, 16-XII-2012, Cabanillas & Sáenz 44. Ensenada, Punta Lara, borde de curso de agua, 20-IX-2014, Cabanillas et al. 132. Ensenada, Punta Lara, borde de camino, 20-IX-2014, Cabanillas et al. 136.

**Convolvulaceae: *Ipomoea indica* (Burm. F.) Merr.:** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García. Camino de la cantera a casa de bombas, borde de camino, 16-XII-2012, Cabanillas & Sáenz 46. Ensenada, Punta Lara, borde de camino, 20-IX-2014, Cabanillas et al. 130. Ensenada, Punta Lara, bosque, 20-IX-2014, Cabanillas et al. 133.

**Fabaceae: *Canavalia bonariensis* Lindl.:** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García, selva marginal, camino a Punta Cañón, 27-V-2010 (leño con variante cambial), Cabanillas 11. Isla Martín García, bosque higrófilo, 19-IV-2013, Cabanillas et al. 123. Ensenada, Punta Lara, borde de camino, 20-IX-2014, Cabanillas et al. 129.

**Malpighiaceae: *Callaeum psilophyllum* (A. Juss.) D.M. Jhonson** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García, selva marginal, camino a Punta Cañón, 20-XI-2011 (leño con variante

cambial), Cabanillas 35. Isla Martín García, camino a Punta Cañón, 9-III-2012, Cabanillas et al. 41. Isla Martín García, selva marginal, camino a Punta Cañón. 25-XI-2014. Pace et al. 542

**Malpighiaceae: *Stigmaphyllon bonariense* (Hook. & Arn.) C.E. Anderson** ARGENTINA.

Buenos Aires. Isla Martín García. muelle, camino a la cantera, 15-XII-2012, Cabanillas & Sáenz 100. Isla Martín García, bosque higrófilo, 1-III-2013, Cabanillas et al. 119. Ensenada, Punta Lara, borde de laguna, 8-IV-2013, Cabanillas et al. 121.

**Passifloraceae: *Passiflora caerulea* L.** ARGENTINA. Buenos Aires: Isla Martín García, arenal central, 25-XI-2014, Cabanillas et al. 141. Ensenada, camino a Isla Santiago, 25-IX-2016, Cabanillas et al. 154. Ensenada, Punta Lara, borde de camino, 25-IX-2016, Cabanillas et al, 164.

**Polygonaceae: *Muehlenbeckia sagittifolia* (Ortega) Meisn.** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García, arenal chico, 17-XII-2012, Cabanillas & Sáenz 120. Ensenada, Punta Lara, bosque higrófilo, 8-IV-2013, Cabanillas et al. 122. Ensenada, Punta Lara, borde de camino, 25-IX-2016, Cabanillas et al. 162.

**Ranunculaceae: *Clematis bonariensis* Juss. ex DC.** ARGENTINA. Buenos Aires: Isla Martín García, arenal occidental, 10-III-2012, Cabanillas et al. 97. Isla Martín García, bosque higrófilo, 20-IX-2015, Cabanillas et al. 142. Ensenada, Punta Lara, bosque higrófilo, 25-IX-2016, Cabanillas et al. 158.

**Sapindaceae: *Serjania meridionalis* Cambess.:** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García, borde de camino detrás del camping, camino a Casa de Bombas, 25-V-2010, Cabanillas 1; Isla Martín García, selva marginal, en un sendero 100 m al norte de Casa de Bombas, 25-V-2010, leño con variante cambial, Cabanillas 2. Isla Martín García, bosque higrófilo en la costa sudoeste, se observaron pecíolos prensiles en algunas hojas, 25-V-2010, leño con variante cambial, Cabanillas 3. Isla Martín García, bosque higrófilo en la costa sudoeste, 26-V-2010, tallos con variante cambial, Cabanillas 5. Isla Martín García, borde de camino cerca del camping viejo, 26-V-2010, Cabanillas 8.

**Sapindaceae: *Urvillea uniloba* Radlk.** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García, borde de camino entre la Batería y la pista de aterrizaje, 26-V-2010, Cabanillas 6. Isla Martín García, arenal occidental, 25-XI-2014, Cabanillas et al. 146. Ensenada, Punta Lara, selva marginal, 2-XII-2014, Cabanillas et al. 147.

**Violaceae: *Anchietea pyrifolia* G. Don:** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García, camino de la selva, 17-XII-2012, Cabanillas & Sáenz 51. Isla Martín García, camino de la selva, 20-IX-2015, Cabanillas et al. 149. Isla Martín García, camino a Punta Cañón. 21-IX-2015. Cabanillas et al. 159.

**Vitaceae: *Cissus striata* Ruiz & Pav.:** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García, selva marginal, camino a Punta Cañón, 27-V-2010, leño, Cabanillas 10. Isla Martín García, camino de los álamos, álamo carolino caído, 17-XII-2012, Cabanillas & Sáenz 48. Ensenada, Punta Lara, pajonal, sobre *Eritrina crista-galli*, 2-VIII-2015, Cabanillas et al. 153.

**Vitaceae: *Cissus verticillata* (L.) Nicolson & C.E. Jarvis:** ARGENTINA. Buenos Aires. Isla Martín García. Servicio Meteorológico 15-XII-2012. Cabanillas & Sáenz 36; Isla Martín García, camino de la cantera a Casa de bombas, borde de camino, 16-XII-2012. Cabanillas & Sáenz 45. Isla Martín García, camino de la selva, 17-XII-2012, Cabanillas & Sáenz 52. Ensenada, Punta Lara, borde de camino, 25-IX-2016, Cabanillas et al, 167.

**GIMNOSPERMAS: EPHEDRACEAE: *EPHEDRA TWEEDIANA* FISCH. & C.A. MEY. EMEND. J.H. HUNZ.**

Tallo primario costulado. El cilindro central es eustélico. El crecimiento secundario se inicia con un cámbium típico que, con posterioridad varia sus tasas de producción de xilema en 6-8 regiones pero mantiene sus tasas de producción de floema y, por lo tanto, el cámbium y el tallo se vuelven lobulados.

**Procesos ontogenéticos:** Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (cámbium lobulado) (Fig. 1.1).

**Variantes cambiales:** Mehrkantigem Stamme ohne Trennung des Holzes in radialer Richtung (=Tallos poligonales sin separar el leño en dirección radial) (Crüger, 1850, 1851); 2 Gruppe, Gerippte oder gefurchte Stämme (=Grupo 2, Troncos acanalados o estriados) (Schenck, 1893); Unequal thickening of the xylem mass (=Engrosamiento desigual de la masa xilemática) (Solereeder, 1908); -No considerado- (Shirley & Lambert, 1918); Tige lobée (=Tallo lobulado) (Obaton, 1960); Furrowed stem (=Tallo surcado) (Metcalf, 1983); Stem lobed but not fragmented (=Tallos lobulados pero no fragmentados) (Carlquist, 1988); Stem lobed in transection (=Tallos lobulado en transcorte) (Carlquist, 1991); Lobed xylem cylinder (=Cilindro xilemático lobulado) (Caballé, 1993); -No considerado- (Bamber & Ter Welle, 1994); Stem with irregular conformation (=Tallos de conformación irregular) (Angyalossy et al., 2015).

**Etapas erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** costulado. **Eustela** con 8-10 haces vasculares. **Médula** formada por células alargadas de sección circular. Médula parenquimática a lo largo de toda la vida, excepto por la franja de células más periférica de los radios medulares, que se vuelven esclereidas cuando se inicia el crecimiento secundario (Fig. 1.2.D y E). **Protoxilema** compuesto de traqueidas, colapsadas cuando se inicia el crecimiento secundario. **Metaxilema** compuesto por vasos de muy pequeño calibre con engrosamientos helicoidales; placas de perforación foraminada con 4-5 perforaciones en una sola hilera (Fig. 1.2.E).



### **Etapa erecta: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia en tallos de 3 mm, con un cámbium típico, que produce xilema secundario juvenil, compuesto por traqueidas; vasos de pequeño calibre solitarios, escasos; y radios uniseriados formados por células erectas (Fig. 1.2.D y E).

### **Etapa epiclina: Cámbium típico**

A continuación, en tallos de 4 mm el cámbium produce xilema secundario maduro. Este xilema está caracterizado por la presencia de vasos de gran calibre solitarios, traqueidas vasculares (como tejido de fondo), fibrotraqueidas difusas y radios uniseriados (Fig. 1.2.A). El felógeno se origina a partir de la corteza. Peridermis caediza. Felodermis parenquimática. Felema formado por capas alternadas de tejido parenquimático y parénquima suberificado (Fig. 1.4.F).

### **Etapa epiclina: Cámbium lobulado**

En tallos de 5-6 mm las tasas de producción de xilema aumentan en ciertas zonas respecto a las vecinas pero las tasas de producción de floema no varían, por lo cual el cámbium adquiere un contorno lobulado (Fig. 1.1.A y B). Las ortósticas están alineadas con los surcos entre los lóbulos, de modo tal que por debajo de la inserción de una rama se puede apreciar un surco. Sin embargo a medida que avanza el crecimiento este patrón es enmascarado por la superposición de lóbulos (Fig. 1.1.C y D).

Estas diferencias en las tasas de producción de los tejidos se expresan primero en un cámbium continuo de contorno sinuoso (Fig. 1.2.B) y luego en un cámbium acanalado, de contorno quebrado (Fig. 1.2.C). Estos quiebres se generan por desfases entre los segmentos axiales delimitados por los radios, que se vuelven multiseriados, y en la orientación de los elementos axiales entre dichos segmentos. Asimismo, el parénquima de los radios además de erecto, procumbente y cuadrado, se vuelve diagonal. De este modo, debido al cambio en el contorno del cambium los radios multiseriados se forman con trayectorias confluentes hacia los bordes de los surcos del tallo donde a

su vez tienden a formar radios agregados. Los segmentos axiales (vasos y traqueidas) que quedan incluidos en los radios agregados presentan, en muchos casos, orientación radial. Las zonas de los lóbulos presentan radios uniseriados y en menor medida multiseriados que nunca alcanzan los radios de los surcos (Fig. 1.3.G y H).

Los nuevos radios se forman uniseriados, en algunos casos de una sola célula de alto, que luego se divide transversal y pseudotransversalmente y adquiere una altura de 4-8 células de alto. Esos mismos radios se vuelven multiseriados por divisiones anticlinales de las iniciales radiales y finalmente devienen agregados. Las iniciales radiales “reclutan” nuevas células a expensas de las iniciales axiales que paulatinamente adquieren orientación diagonal. Estas células se dividen de forma transversal y pseudotransversal, y dan origen a iniciales radiales propiamente dichas. Las células que se forman durante este proceso presentan orientaciones intermedias (entre axial y radial) y características celulares parenquimáticas. Estas células podrían ser interpretadas como parénquima axial, sin embargo ninguna de ellas es plenamente axial si no que son radiales o bien transicionales (Fig. 1.3.D, E y F).

## **Anatomía**

### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** exclusivamente solitarios, de contorno anguloso, sin disposición especial. **Elementos de vaso** de 574  $\mu\text{m}$  long. y 34,18 (15,2-37,8)  $\mu\text{m}$  diám. tangencial con paredes de 2,7 (1,89-4,05)  $\mu\text{m}$ . **Placa de perforación** subterminal, inclinada, foraminada, generalmente 10 perforaciones por placa organizadas en 2 series alternas. Punteaduras de los vasos areoladas uniseriadas de contorno circular con torus. **Traqueidas vasculares** cortas (560  $\mu\text{m}$  long. en promedio), de 17,9 (13,5-24,3)  $\mu\text{m}$  diám. con paredes de 4,96 (1,89-7,29)  $\mu\text{m}$ . Punteaduras areoladas uniseriadas de contorno circular, con abertura interna elongada. Punteaduras presentes en las paredes tangenciales y radiales. **Radios** uniseriados formados de forma exclusiva por células erectas.

### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

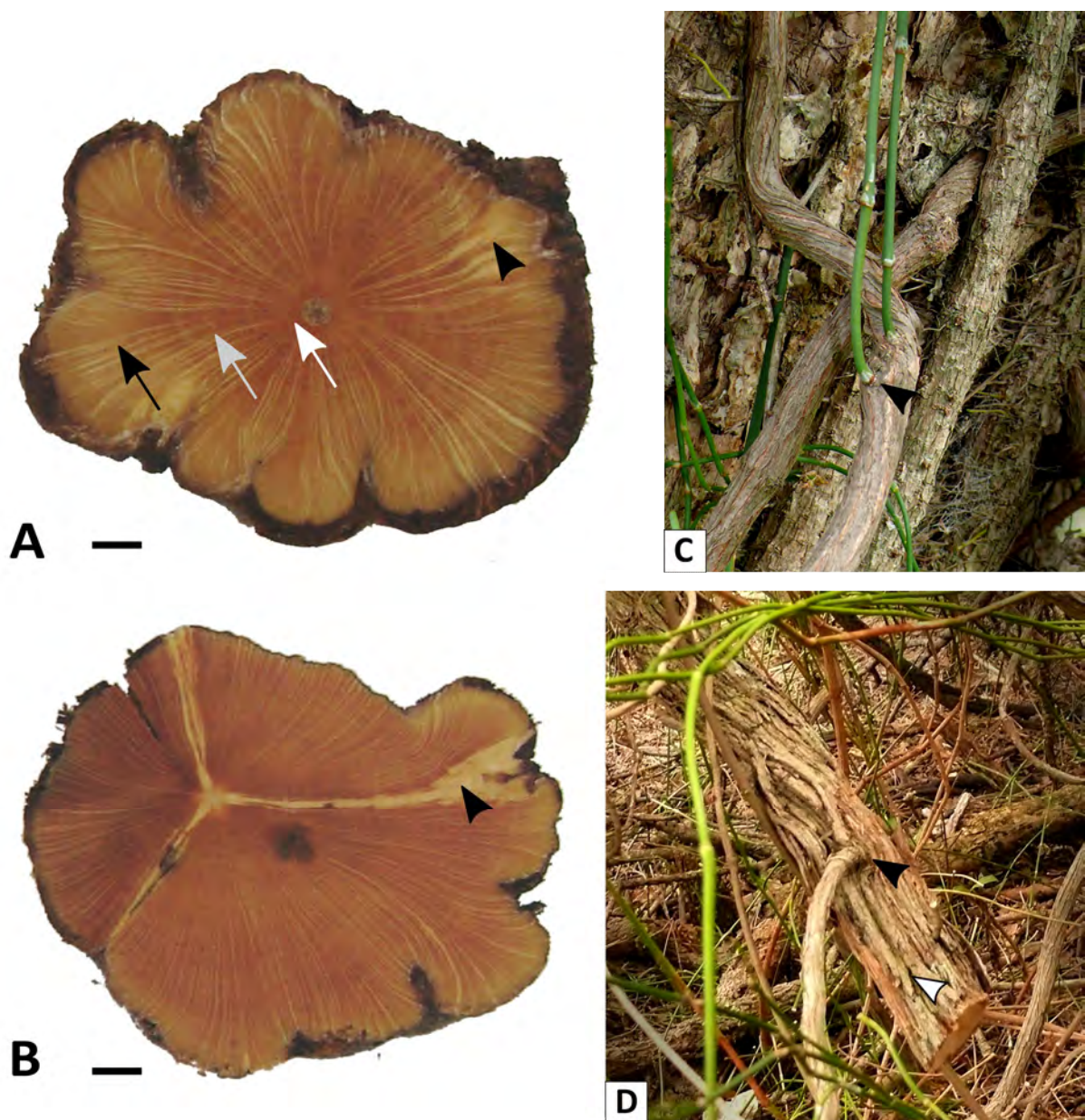
**Anillos de crecimiento** demarcados por la reducción del diámetro radial de las traqueidas y, en algunos casos, por la ausencia y/o disminución de la frecuencia de los vasos en el leño tardío (Fig. 1.3.F y G). **Porosidad** difusa a semicircular. **Dimorfismo vascular** ausente. **Vasos** exclusivamente solitarios, de contorno anguloso, sin disposición especial. **Elementos de vaso** de 574  $\mu\text{m}$  long. y 34,18 (15,2-37,8)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 2,7 (1,89-4,05)  $\mu\text{m}$ ; 251 vasos por  $\text{mm}^2$  en promedio. **Placa de perforación** subterminal, inclinada, foraminada, generalmente 10 perforaciones por placa organizadas en 2 hileras (a veces 3) alternas a subpuestas (Fig. 1.2.H). Punteaduras de los vasos areoladas uniseriadas de contorno circular con torus. **Traqueidas vasculares** cortas, 560  $\mu\text{m}$  long. en promedio, de 17,9 (13,5-24,3)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 4,96 (1,89-7,29)  $\mu\text{m}$ . Punteaduras areoladas uniseriadas de contorno circular, con abertura interna elongada. Punteaduras presentes en las paredes tangenciales y radiales (Fig. 1.2.F y G). **Parénquima axial** paratraqueal escaso, en series de células de 4-6 células de altura, cada una de ellas muy largas (550  $\mu\text{m}$  long. en promedio), de paredes lignificadas. Punteaduras uniseriadas presentes en las paredes tangenciales y radiales (Fig. 1.2.I). **Radios** de tres tipos: 1-3 seriados, multiseriados y agregados. **Radios 1-3 seriados** formados principalmente por células erectas; 571,4 (428,5-1400)  $\mu\text{m}$  alt. y 28,57 (19,9-30,2)  $\mu\text{m}$  lat. Presentes en los anillos internos e intermedios (Fig. 1.3.B). **Radios multiseriados** de 4 a 25 células de ancho, formados por hileras alternas de células erectas, cuadradas, procumbentes y diagonales (Fig. 1.3.A y C). Radios de 3,43 mm (hasta más de 10 mm) alt., 0,11 (0,23) mm lat. Presentes en los anillos intermedios y externos (Fig. 1.3.D). **Radios agregados** de 571,4  $\mu\text{m}$  alt. y 407,1  $\mu\text{m}$  lat. (hasta de 514,3  $\mu\text{m}$ ). Presentes en los anillos externos, en especial en los surcos del tallo (Fig. 1.3.E y F).

### **Floema secundario**

**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados (Fig. 1.4.A). Elementos cribosos solitarios o en grupos de 2-4 elementos, a veces en series radiales (Fig. 1.4.B). Parénquima axial

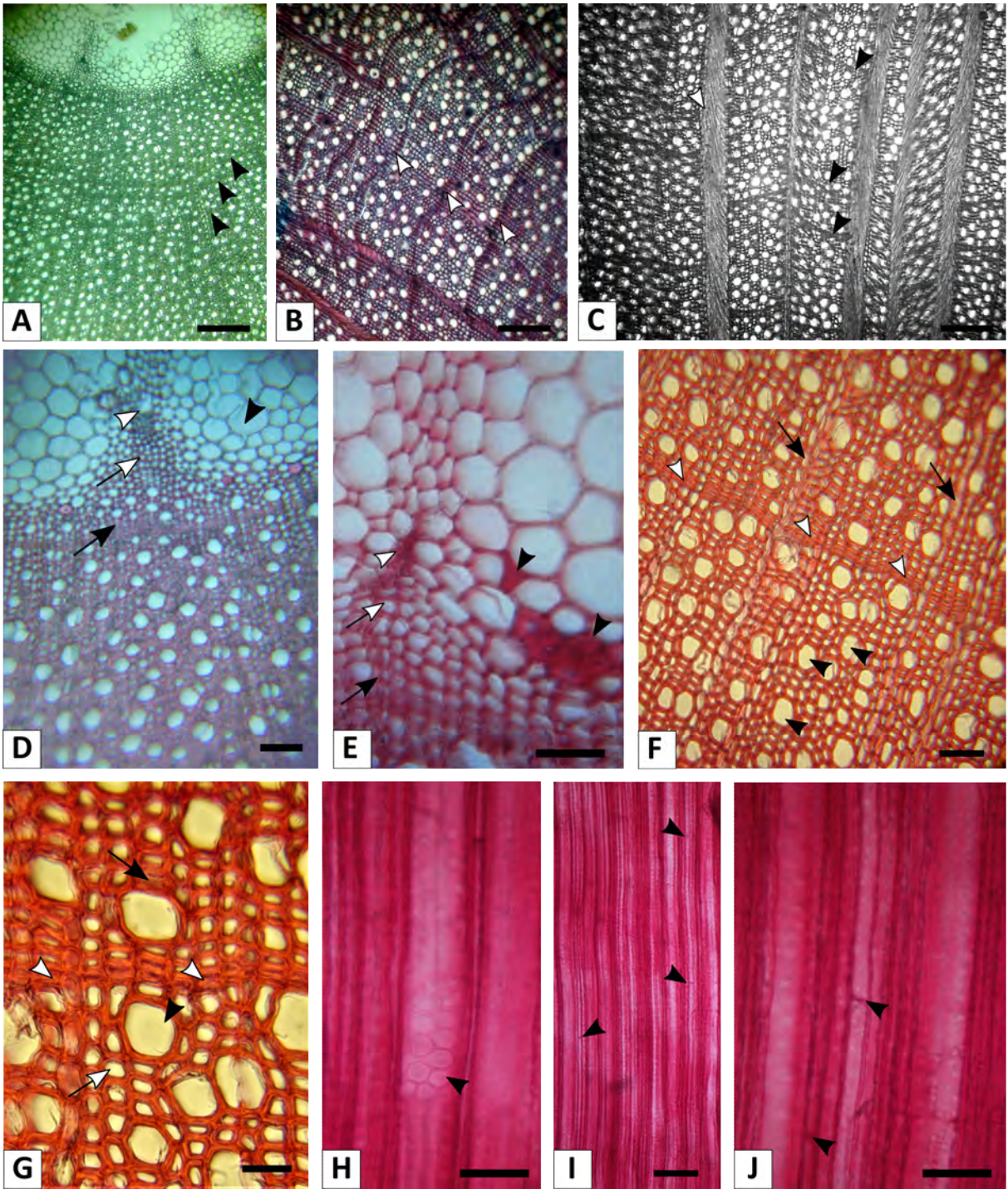
formando el tejido de fondo a veces en bandas tangenciales (Fig. 1.4.B). Fibras floemáticas ausentes. Parénquima radial diagonal presente (Fig. 1.4.C y D). **Floema no conductor.** Dilatación del parénquima axial y radial escaso, con escasa división celular. Esclerificación presente, en especial en el parénquima radial y axial asociado a los radios. Esclereidas escasas, de paredes muy gruesas, en grupos (nidos escleróticos). Grupos formados exclusivamente por esclereidas (Fig. 1.4.D y E). Pérdida de la turgencia y colapso de los elementos cribosos.





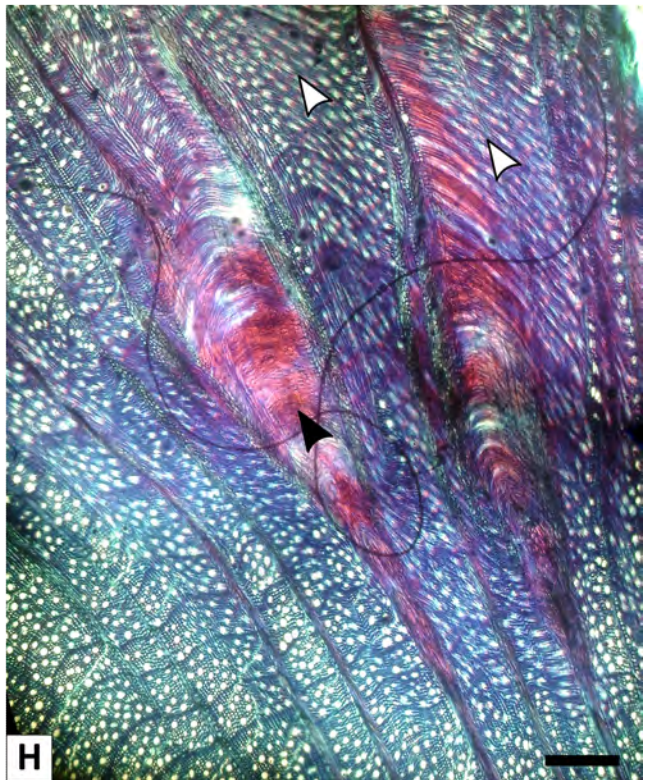
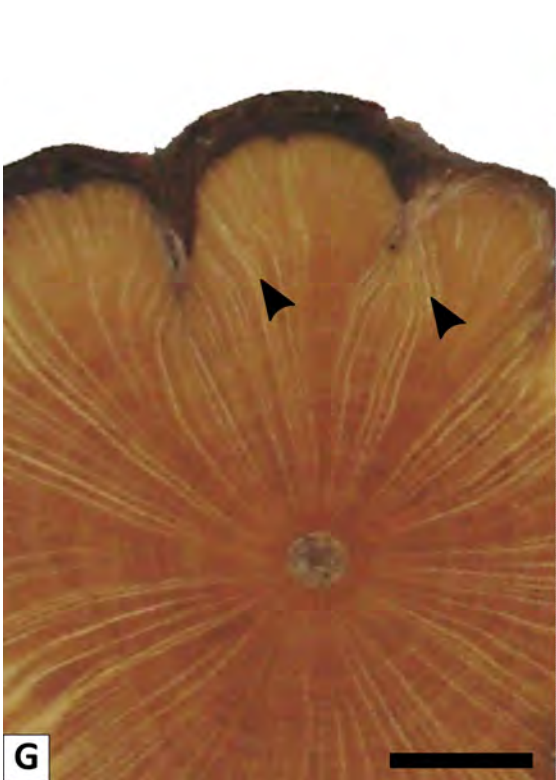
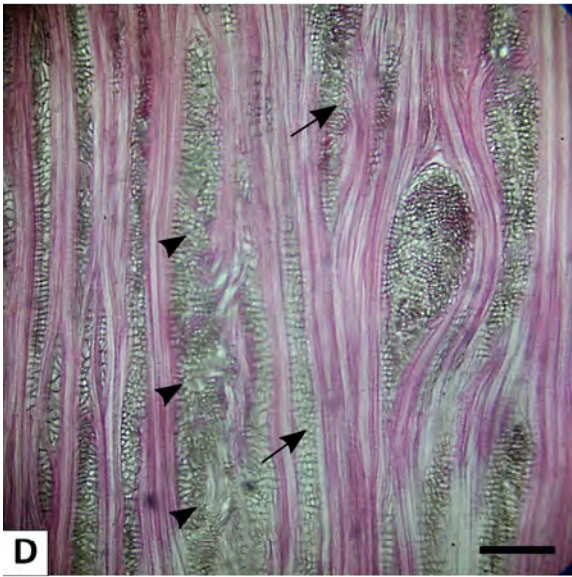
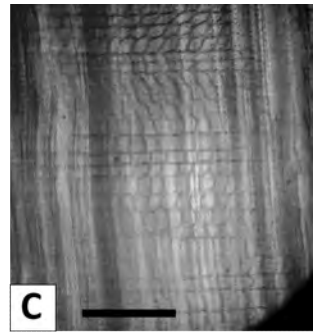
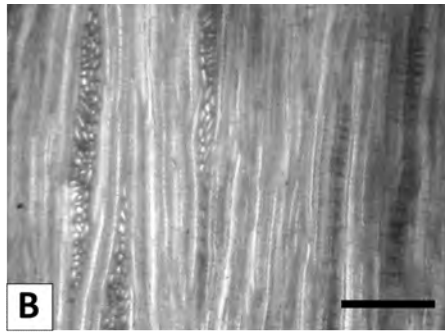
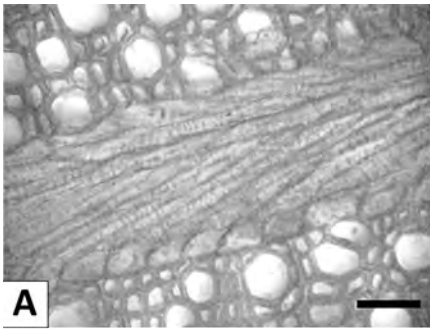
**Fig. 1.1.** *Ephedra tweediana*. Relación entre las ortósticas y la variante cambial. **A.** Tallo lobulado, donde se observan los anillos de crecimiento circulares (flecha blanca), anillos sinuosos (flecha gris) y anillos quebrados (flecha negra) donde los radios tienden a doblarse hacia los surcos. Nótese las zonas donde los segmentos axiales englobados por los radios agregados adoptan orientación radial (punta de flecha). **B.** Tallo lobulado a la altura del nudo. Nótese la salida de la traza rameal alineada con un lóbulo (punta de flecha). **C.** Tallo cilíndrico a la altura del nudo (punta de flecha). **D.** Tallo añoso lobulado donde se observa un surco (punta de flecha blanca) debajo de un nudo (punta de flecha negra). Barra: A, B: 5 mm.

**(Página siguiente) Fig. 1.2.** *Ephedra tweediana*. Anatomía. **A.** Corte transversal de la zona interna del tallo con anillos de crecimiento circulares (puntas de flecha negras). **B.** Corte transversal de la zona media del tallo con anillos de crecimiento sinuosos (puntas de flecha blancas). **C.** Corte transversal de la zona externa del tallo con anillos de crecimiento quebrados (puntas de flecha negras), nótese los radios multiseriados (puntas de flecha blancas). **D.** Corte transversal del centro del tallo, nótese la médula (punta de flecha negra); el protoxilema colapsado en parte (punta de flecha blanca); metaxilema (flecha blanca) y xilema secundario juvenil (flecha negra). **E.** Corte transversal del centro del tallo en etapas avanzadas del desarrollo, nótese las células esclerosadas en la periferia de la médula (punta de flecha negra); el protoxilema colapsado en parte (punta de flecha blanca); metaxilema (flecha blanca) y xilema secundario juvenil (flecha negra). **F.** Corte transversal del xilema secundario adulto, nótese la demarcación de un anillo de crecimiento (punta de flecha blanca), los vasos solitarios (punta de flecha negra) y los radios uniseriados (flecha negra). **G.** Corte transversal del xilema secundario adulto donde se observa la delimitación de los anillos de crecimiento por traqueidas vasculares achatadas (punta de flecha blanca), nótese los vasos de contorno poligonal (punta de flecha negra), traqueidas vasculares (flecha blanca) y parénquima axial paratraqueal (flecha negra). **H.** Detalle de la placa de perforación foraminada (punta de flecha negra) de un elemento de vaso. **I.** Corte tangencial donde se observa las series parenquimáticas (punta de flecha negra). **J.** Detalle de I, donde se observan las paredes terminales de las células parenquimáticas axiales (puntas de flecha negras). Barra: A, B, C: 500  $\mu\text{m}$ ; D, F, I: 75  $\mu\text{m}$ ; E, G, H, J: 50  $\mu\text{m}$ .

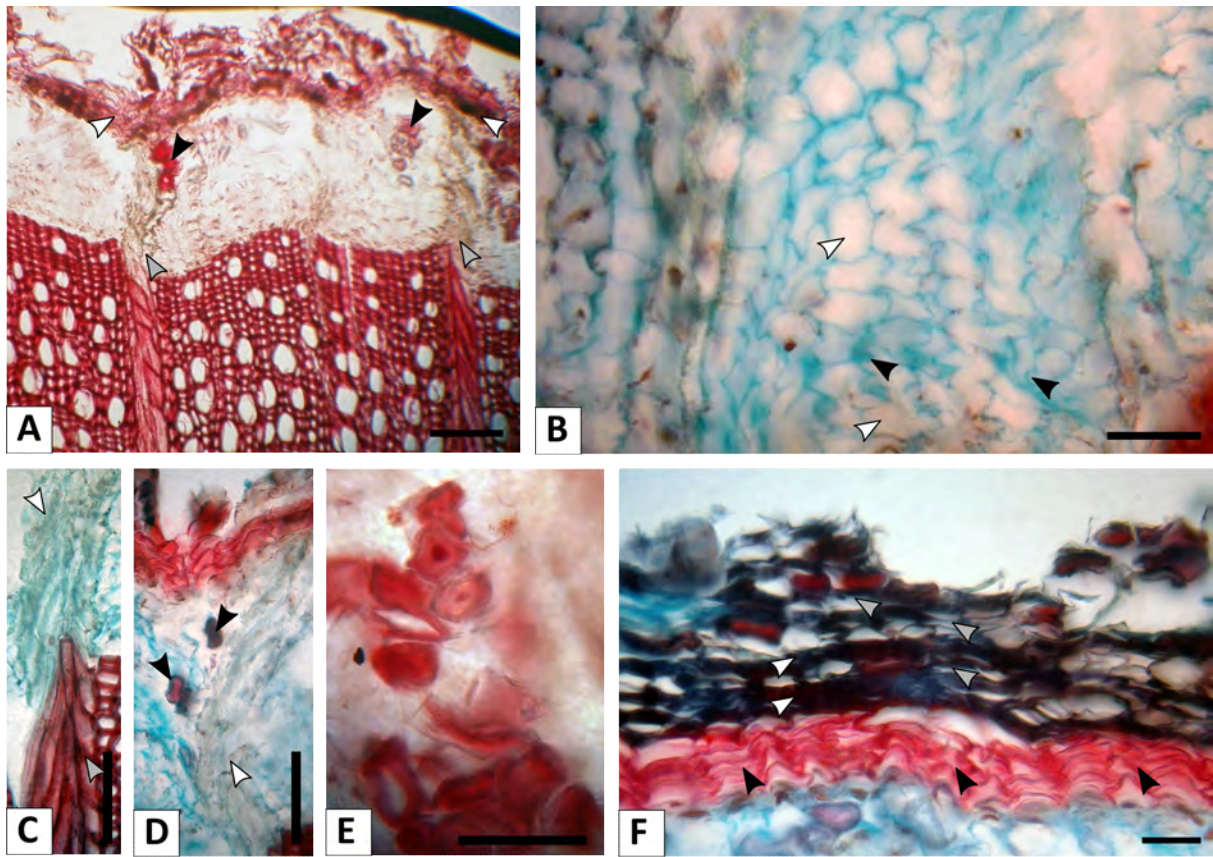




**(Página siguiente) Fig. 1.3.** *Ephedra tweediana*. Anatomía. **A.** Corte transversal de un radio multiseriado de la zona media del tallo, con células radiales diagonales. **B.** Corte tangencial de la zona media del tallo, nótese los radios multiseriados. **C.** Corte radial de un radio multiseriado, nótese las células radiales diagonales. **D.** Corte tangencial de la zona externa del tallo, nótese los radios multiseriados (flecha negra) y los radios agregados (puntas de flecha negra). **E, F.** Corte tangencial de un radio agregado donde se observan segmentos axiales que adoptan orientación radial (puntas de flecha blancas). **G-H:** Relación entre los lóbulos del cámbium y la distribución de los radios multiseriados. **G.** Tallo lobulado, donde se observan los radios multiseriados cuyas trayectorias se inclinan hacia los bordes de los lóbulos (puntas de flecha negra) y tienden a confluir. **H.** Corte transversal donde se observa uno de los radio multiseriado (punta de flecha negra) inclinado hacia el borde del lóbulo (a la derecha de la imagen). Nótese las zonas donde los segmentos axiales englobados por los radios multiseriados presentan diferencias en su orientación (puntas de flecha blancas). Barra: A, B, C, D: 50  $\mu\text{m}$ ; E, F: 25  $\mu\text{m}$ ; G: 5 mm; H: 500  $\mu\text{m}$ .







**Fig. 1.4.** *Ephedra tweediana*. Anatomía. **A.** Corte transversal de la periferia del tallo donde se observa la peridermis (puntas de flecha blancas), radios floemáticos multiseriados (puntas de flecha grises) que se asocian a esclerosamiento del parénquima en el floema no conductor (puntas de flecha negras). **B.** Corte transversal del floema conductor donde se observan los elementos cribosos en grupos de 2-4 elementos (puntas de flecha blancas), y el parénquima axial formando bandas tangenciales (puntas de flecha negras). **C.** Corte transversal donde se observa la presencia de parénquima diagonal en los radios multiseriados xilemáticos (puntas de flecha blancas) y floemáticos (puntas de flecha blancas). **D.** Radio multiseriado con incip. **E.** Detalle del esclerénquima del floema no conductor. **F.** Felodermis parenquimática (puntas de flecha negra) y felema formado por capas alternadas de tejido parenquimático (puntas de flecha blancas) y parénquima suberificado (puntas de flecha blancas). Barra: A, C, D: 50  $\mu\text{m}$ ; B, E, F: 25  $\mu\text{m}$ .



## ANGIOSPERMAS: ACANTHACEAE: *POIKILACANTHUS GLANDULOSUS* (NEES) ARIZA

Tallo primario de contorno circular. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se inicia con un cámbium típico que genera en primer lugar xilema secundario juvenil y luego, xilema secundario adulto. Más tarde, el cámbium varía de forma leve sus tasas de producción de xilema en varios sitios, donde también se produce proliferación difusa del parénquima floemático. De esta forma, la proliferación compensa la disminución en la producción de xilema y el tallo permanece con un contorno casi circular. En un sitio por entrenudo se produce un surco tan profundo que puede llegar a la médula. Solo se registró variante cambial en los tallos que presentaban relación con hormigas.

Algunos ejemplares establecen una relación, posiblemente mutualista, con colonias de hormigas de la familia Myrmicinae (Formicidae, Insecta, Arthropoda). Estas colonias se refugian en el interior de los tallos donde previamente han excavado un conducto. Sin embargo no se han hallado pruebas de que la colonia de hormigas anide dentro de los tallos. La relación se establece en las primeras etapas de cámbium lobulado.

**Procesos ontogenéticos:** Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Cámbium sin células iniciales radiales.

**Variantes cambiales: Cámbium lobulado:** Mehrkantigem Stamme ohne Trennung des Holzes in radialer Richtung (=Tallos poligonales sin separar el leño en dirección radial) (Crüger, 1850, 1851); 2 Gruppe, Gerippte oder gefurchte Stämme (=Grupo 2, Troncos acanalados o estriados) (Schenck, 1893); Unequal thickening of the xylem mass (=Engrosamiento desigual de la masa xilemática) (Solereeder, 1908); *-No considerado-* (Shirley & Lambert, 1918); Tige lobée (=Tallo lobulado) (Obaton, 1960); Furrowed stem (=Tallo surcado) (Metcalf, 1983); Stem lobed but not fragmented (=Tallos lobulados pero no fragmentados) (Carlquist, 1988); Stem lobed in transection (=Tallos lobulado en transcorte) (Carlquist, 1991); Lobed xylem cylinder (=Cilindro xilemático lobulado) (Caballé, 1993); *-No considerado-* (Bamber & Ter Welle, 1994); Stem with irregular conformation (=Tallos de conformación irregular) (Angyalossy et al., 2015).

**Cámbium sin células iniciales radiales:** *-No considerado-* (Crüger, 1850, 1851; Schenck, 1893; Solereder, 1908; Shirley & Lambert, 1918; Obaton, 1960; Metcalfe, 1983; Carlquist, 1988; Carlquist, 1991; Caballé, 1993; Bamber & Ter Welle, 1994; Angyalossy et al., 2015).

#### **Etapa erecta: Crecimiento primario**

**Cilindro central** eustélico. **Médula** parenquimática compuesta por células no esclerosadas, isodiamétricas en corte transversal, cortas. 30-35 haces vasculares. **Protoxilema** formado por dos o tres vasos de engrosamientos anulares, colapsado a la madurez. **Metaxilema** formado por uno o dos vasos de contorno anguloso y engrosamientos espirales. **Corteza** dividida en dos zonas: exterior: aerenquimática, con abundantes espacios intercelulares en corte longitudinal; e interior: parenquimática, que se dilatan en respuesta al crecimiento en grosor y en ocasiones se esclerosan. **Epidermis** uniestratificada.

#### **Etapa erecta: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia, en tallos de 3-4 mm con un cámbium típico que genera en primer lugar xilema secundario juvenil (Fig. 2.2.A).

#### **Etapa epiclina: Cámbium típico**

A continuación, en tallos de 4 mm el cámbium produce xilema secundario maduro (Fig. 2.1.C). Este xilema está caracterizado por la presencia de vasos de gran calibre en múltiples radiales, fibras de paredes delgadas hasta delgadas a gruesas y la ausencia de sistema radial (Fig. 2.2.A).

El cámbium no presenta células iniciales radiales propiamente dichas si bien las iniciales axiales presentan divisiones pseudotransversales de forma esporádica e irregular. Algunos grupos de células del parénquima axial con escasa diferenciación presentan un crecimiento intrusivo en sentido centrípeto, que les confiere una orientación radial. Este proceso se registra en el xilema y, en menor medida, en el floema. Estos grupos de células parenquimáticas axiales con orientaciones

radiales presentan una posición y características histológicas similares a los radios propiamente dichos. En este sentido, son análogos a los radios y en esta tesis se los denomina “pseudoradios” (del gr.  $\psi\epsilon\upsilon\delta\omicron$ - pseudo- 'falso') (Fig. 2.3).

### **Etapa epiclina: Cámbium lobulado (y hendido)**

En tallos de 14 mm, el cámbium varía de forma leve sus tasas de producción de xilema, en varios sitios alrededor del tallo, pero mantiene constante las tasas de producción de floema (Fig. 2.3). De este modo, el cambium adquiere un contorno lobulado (Fig. 2.1.B). Sin embargo, la disminución en la producción de xilema no es compensada por una mayor producción de floema, sino por la dilatación radial del parénquima floemático no conductor (Fig. 2.2.B). De este modo, el cámbium deviene lobulado pero el tallo conserva un contorno casi circular. Esta variación se produce justo debajo de la salida de cada rama, es decir alineado con la ortóstica. A medida que avanza el crecimiento, los surcos tienden a superponerse y el surco de cámbium que se forma debajo de un nudo puede llegar a manifestarse como un surco leve del tallo (Fig. 2.5).

La proliferación de parénquima en sentido radial asociada a los surcos del cambium se produce en etapas sucesivas. Una vez que la primera franja de parénquima proliferado ha producido una cantidad importante de tejido, de modo que adquiere un contorno triangular, se producen nuevos sitios dentro del floema no conductor donde se inicia la proliferación radial. Estas nuevas franjas se producen por fuera de la primera franja pero sin seguir una secuencia centrífuga clara. Dichas franjas tienden a converger y coalescer con las otras, de modo que dentro de este parénquima proliferado radial quedan islas de floema no conductor dispersas, en especial esclerénquima (Fig. 2.5).

El parénquima resultante de la proliferación radial se entremezcla con el resultante de la dilatación tangencial y llegan a ser difíciles de diferenciar ya que ambos presentan rasgos histológicos muy similares.



Algunos ejemplares establecen una relación, posiblemente mutualista, con colonias de hormigas de la familia Myrmicinae (Formicidae, Insecta, Arthropoda). Estas colonias se refugian en el interior de los tallos donde previamente han excavado un conducto. Sin embargo no se han hallado pruebas de que la colonia de hormigas anide dentro de los tallos. La relación se establece en las primeras etapas de cámbium lobulado. En uno de esos sitios por entrenudo se produce un surco tan profundo que puede llegar a la médula, debido a la proliferación sostenida del parénquima floemática no conductor, y produce una hendidura, cuyos bordes son cicatrizados a partir del parénquima proliferado. Como consecuencia el cambium resulta hendido (Fig. 2.2.C). A través de estas hendiduras, que conectan los conductos excavados con el exterior, se observó la entrada y salida de hormigas. Solo se registró esta variante cambial en los tallos de al menos 20-22 mm que presentaban relación con hormigas.

El **felógeno** se origina en las capas más internas de la corteza primaria.

## **Anatomía**

### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** en bandas radiales. **Vasos** múltiples radiales largos, más raros solitarios, de contorno anguloso, 42  $\mu\text{m}$  diám en promedio. **Fibras** de paredes delgadas e hileras radiales de vasos bien distanciadas unas de otras (Fig. 2.4.A).

### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

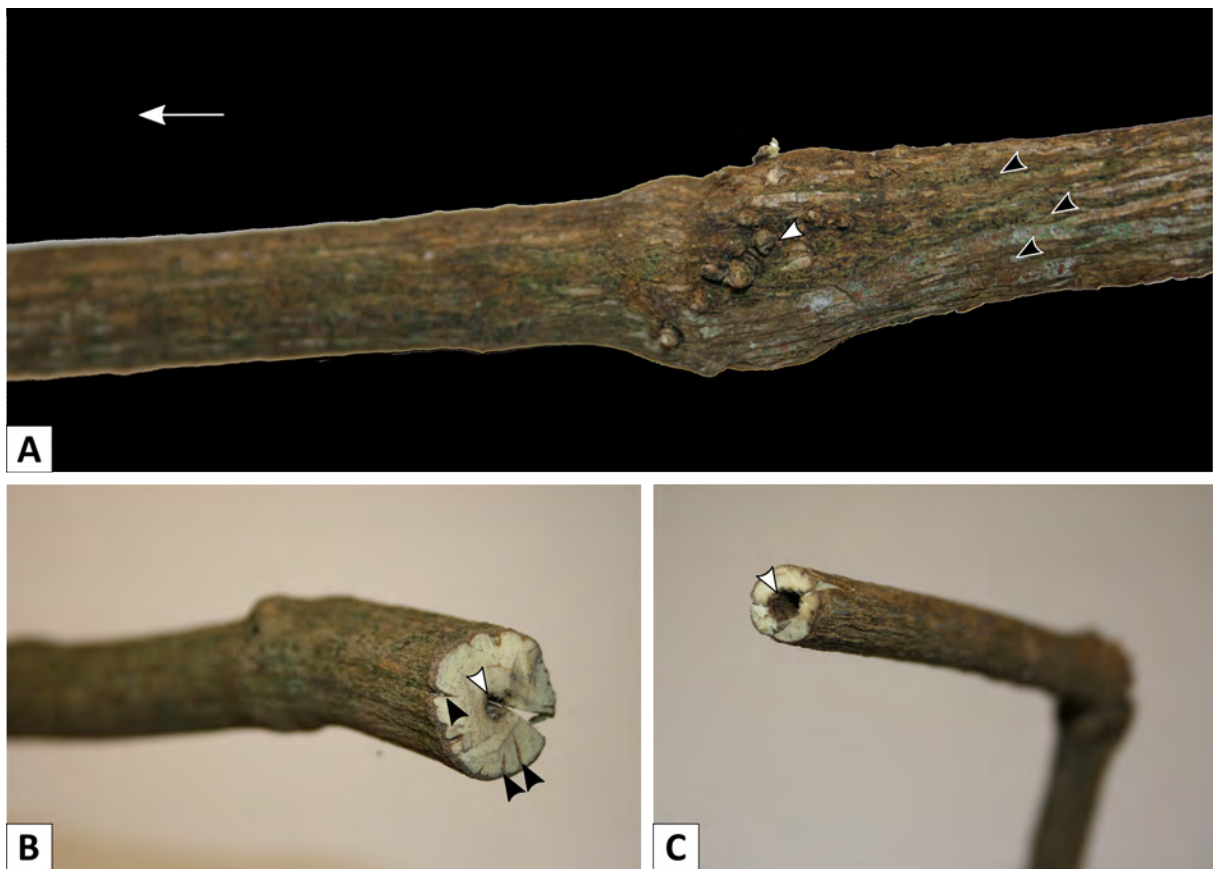
**Anillos de crecimiento** no siempre bien demarcados por el ensanchamiento de las paredes de las fibras. **Porosidad** difusa. **Vasos** en disposición radial (Fig. 2.4.B). **Dimorfismo vascular** no evidente, sino que presenta una gradación entre los vasos de mayor calibre y menor calibre. **Vasos** organizados en múltiples radiales cortos, por lo general 4 elementos; más raros múltiples largos y solitarios, en clusters ocasionales. Los múltiples largos están formados por cadenas de elementos conductores que presentan variaciones graduales de diámetro, en ocasiones incluso traqueidas

axiales. Vasos solitarios de contorno circular a elípticos, mas raros de contorno subanguloso. **Elementos de vaso** de 212,8 (191-246)  $\mu\text{m}$  long. y 84,75 (70-106)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 6,5  $\mu\text{m}$ ; 47 vasos por  $\text{mm}^2$  en promedio. Placa de perforación simple, terminal, transversal a veces oblicua. Punteaduras intervasculares areoladas pequeñas, sin ornamentos, opuestas en la parte central del elemento, con tendencia a ser alternas hacia los extremos. Punteaduras pseudoradio-vasculares areolas reducidas aparentemente simples, alternas, enlongadas. Tilosis escasa, cuando presente no esclerosada y traumática. Duraminización ausente. **Traqueidas vasicéntricas** presentes, asociadas a los grupos múltiples radiales de vasos. Punteaduras areoladas pequeñas, sin ornamentos, opuestas. Dos variedades de traqueidas presentes, algunas con longitud idéntica a las fibras y fusiformes, otras presentan separación. Fibras con punteaduras pequeñas, simples, punteaduras en las paredes tangenciales presentes. Fibras de paredes muy delgadas. Leño y cámbium no estratificados, sin embargo las iniciales axiales presentan escaso crecimiento intrusivo. Estas dos situaciones se reflejan en que el leño presenta un “aspecto estratificado” en el corte radial, donde se observan las células derivadas de un mismo conjunto de iniciales. **Fibras** cortas 238 (237-263)  $\mu\text{m}$  long, de ápices romos, 18  $\mu\text{m}$  diam en promedio; de paredes delgadas hasta delgadas a gruesas, 6  $\mu\text{m}$  de ancho en promedio, no septadas. Fibras del leño tardío bien lignificadas y poco lignificadas, con aspecto de parénquima en corte transversal “fibras parenquimatoides”, en el leño temprano (Fig. 2.4.C y D). **Parénquima axial** paratraqueal escaso. Parénquima axial en serie de dos células de alto. Punteaduras simples cuando presentes (Fig. 2.4.D). **Sistema radial** ausente, parénquima axial con orientación pseudoradial.

### **Floema secundario**

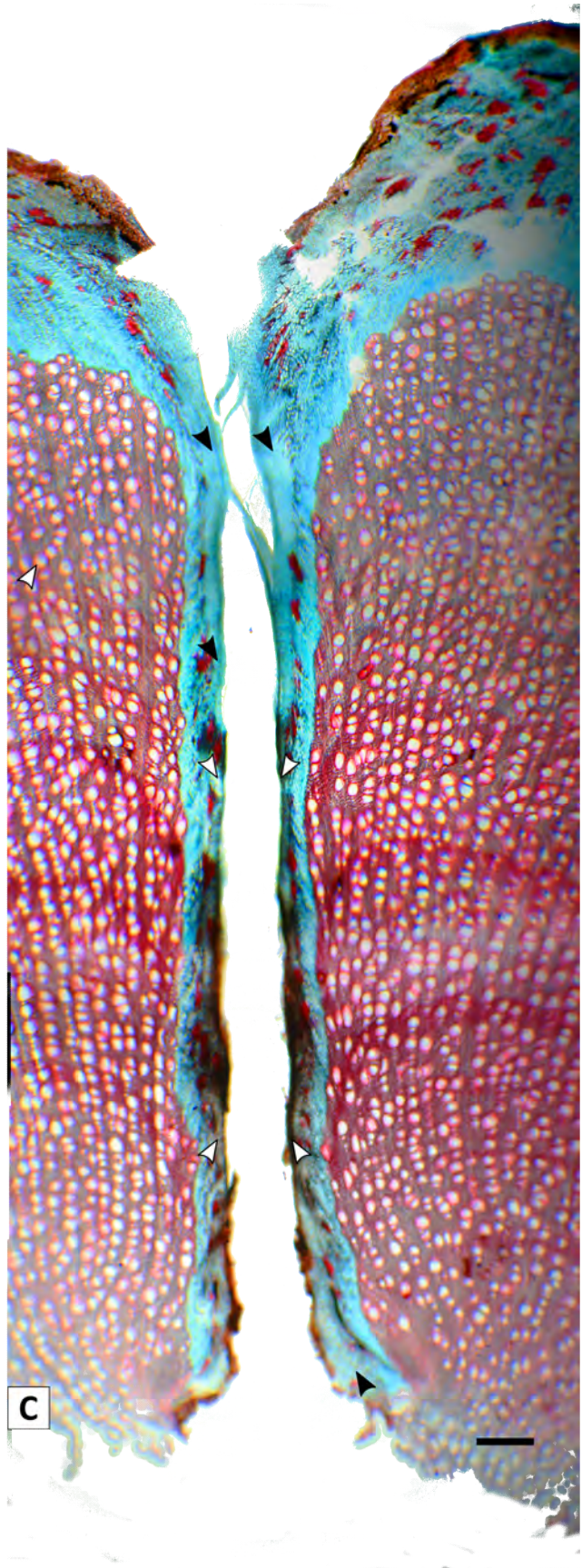
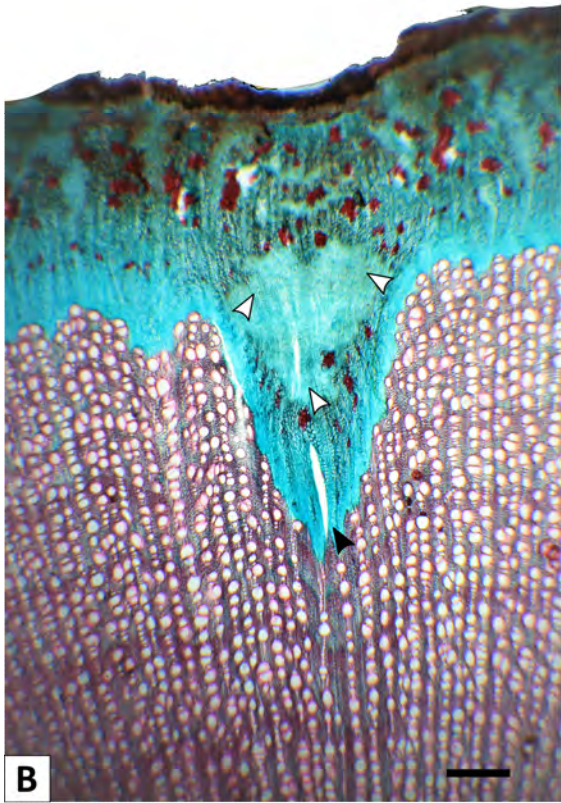
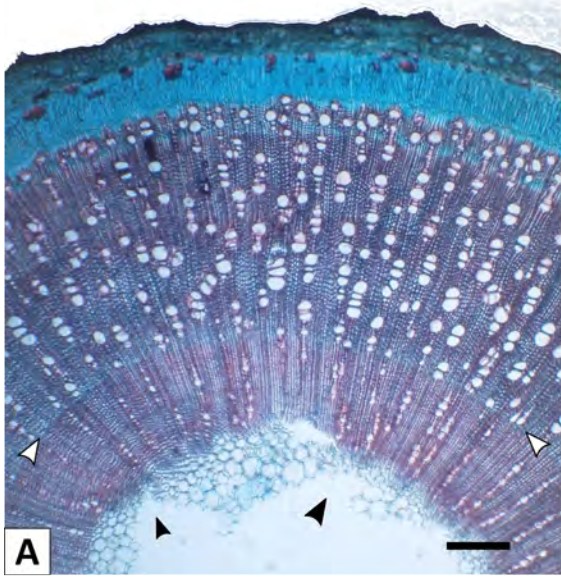
**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados. Tubos cribosos solitarios o en grupos de 3-4 elementos, a veces en series radiales. Una célula acompañante por tubo. Parénquima axial formando el tejido de fondo. Fibras floemáticas ausentes (Fig. 2.4.E). **Sistema radial** ausente, parénquima axial con orientación pseudoradial. **Floema no conductor.** Dilatación del parénquima

axial, con escasa división celular. Depósitos cristalinos esféricos, por lo general uno por célula, presentes en el parénquima dilatado maduro (Fig. 2.4.F, G y H). Esclerificación presente, abundante, en especial en el parénquima pseudoradial. Esclereidas de paredes muy gruesas, en grupos (nidos escleróticos). Grupos formados exclusivamente por esclereidas. Pérdida de la turgencia y colapso de los tubos cribosos.

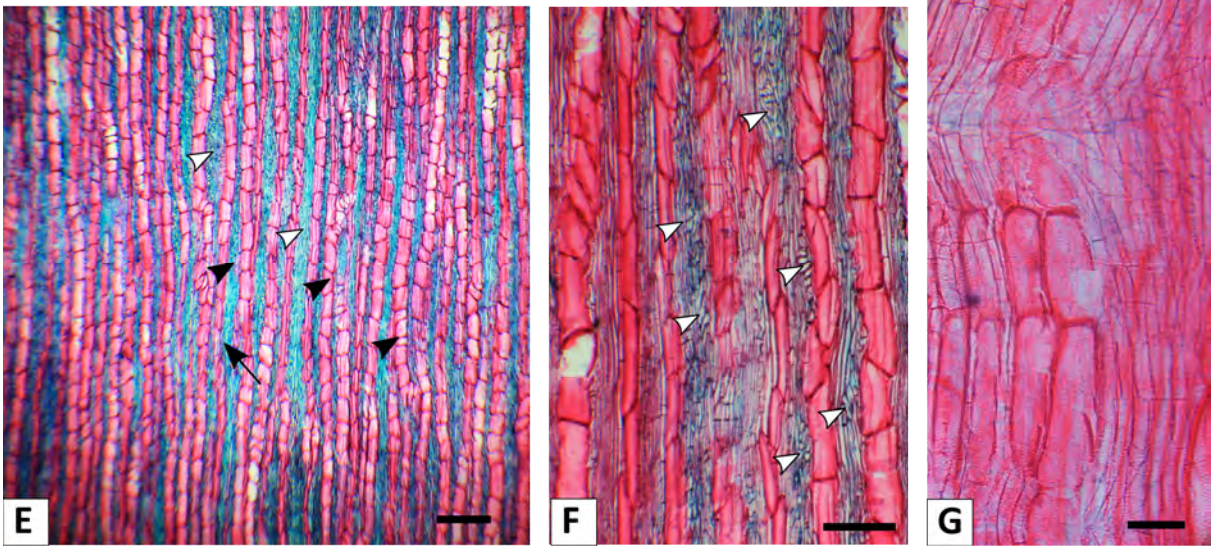
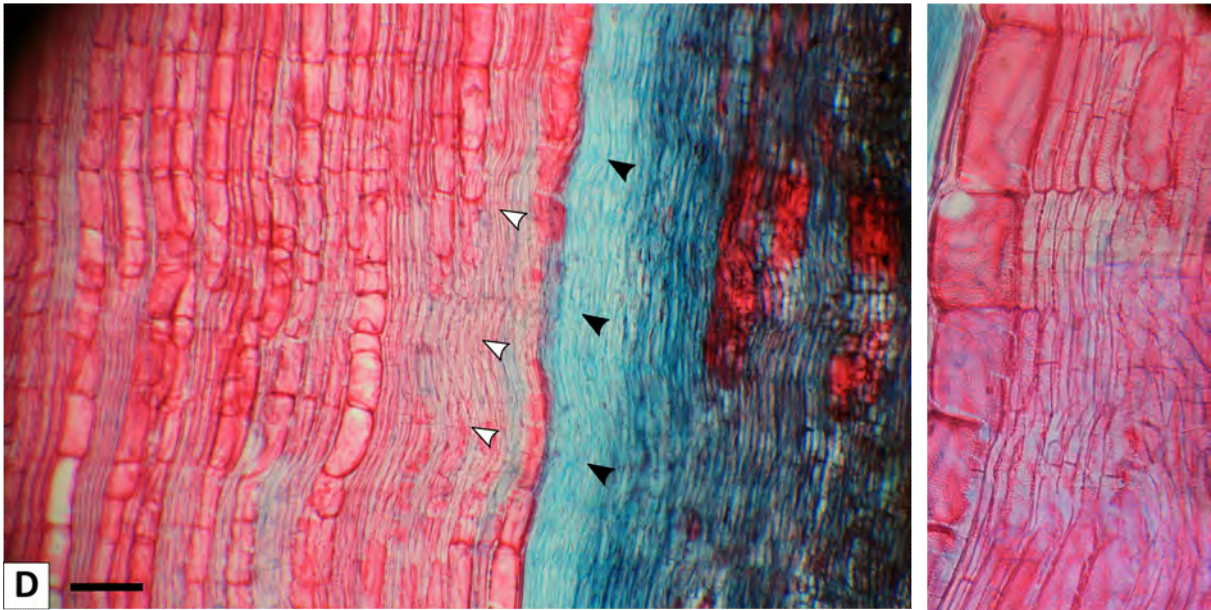
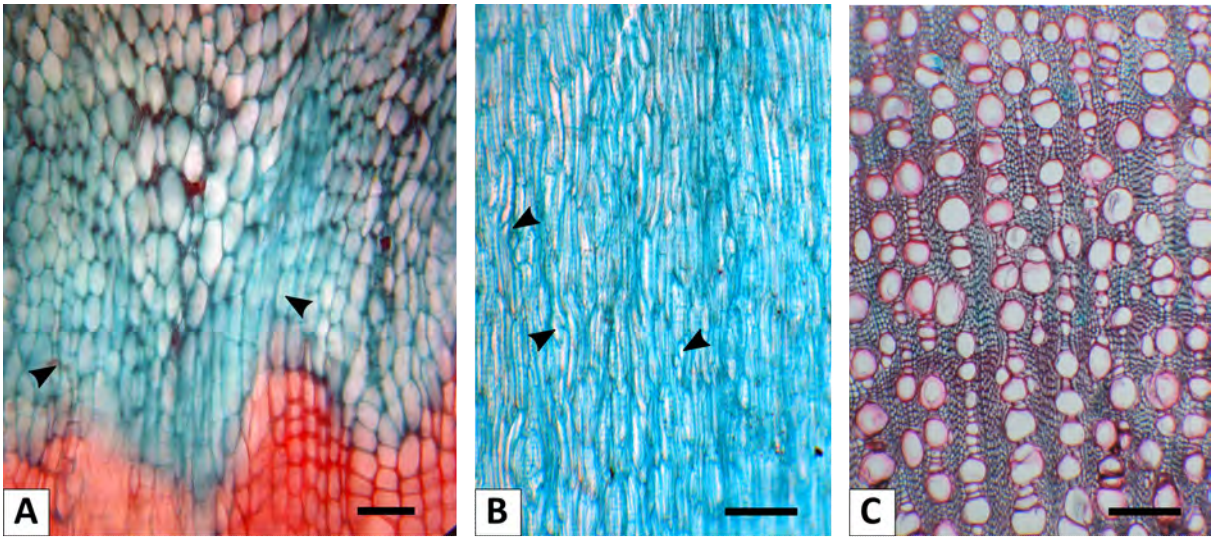


**Fig. 2.1.** *Poikilacanthus glandulosus*. Relación entre las ortósticas y la variante cambial. **A.** Tallo lobulado, donde se observan los surcos poco profundos (puntas de flecha negras) formados por debajo del nudo (punta de flecha blanca). **B.** Tallo lobulado donde se observa los surcos del cámbium (puntas de flecha negras); nótese que el tallo está ahuecado por la actividad de las hormigas (punta de flecha blanca). **C.** Tallo cilíndrico donde se observa el tallo ahuecado por la actividad de las hormigas (punta de flecha blanca). A, B: Tallos de 20 mm de diam; C: Tallo de 8 mm de diam

**(Página siguiente) Fig. 2.2.** *Poikilacanthus glandulosus*. Anatomía. **A.** Corte transversal del tallo con cámbium típico, nótese la médula horadada por hormigas (puntas de flecha negras) y el límite entre el xilema secundario juvenil (interno) y adulto (externo) (puntas de flecha blancas). **B.** Corte transversal del tallo con cámbium lobulado, nótese la zona donde el cámbium reduce su tasa de producción de xilema (punta de flecha negra) al mismo tiempo que se produce la proliferación del parénquima floemático (puntas de flecha blancas). **C.** Corte transversal del tallo con cámbium lobulado donde el cámbium se volvió hendido, nótese la distribución del parénquima floemático proliferado a lo largo de la hendidura (puntas de flecha negras) y las zonas de cicatrización producida en éste (puntas de flecha blancas). Barra: A, B, C: 1mm.

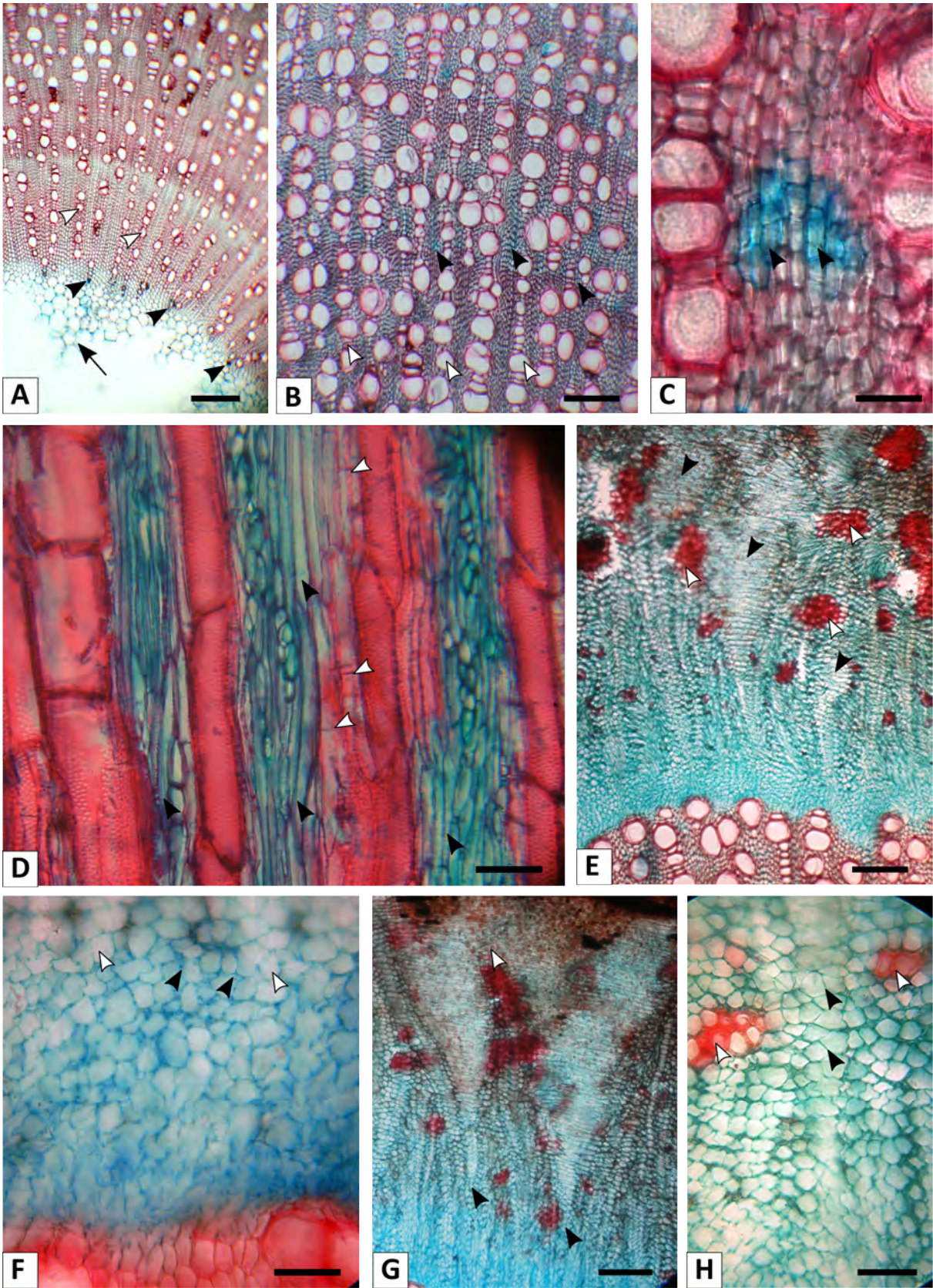


**(Página siguiente) Fig. 2.3.** *Poikilacanthus glandulosus*. Anatomía. **A.** Corte transversal de la zona cambial (puntas de flecha negras), nótese que las células cambiales son de un solo tipo y elongadas en sentido radial. **B.** Corte tangencial de la zona cambial, nótese las células iniciales axiales con divisiones pseudotransversales irregulares (puntas de flecha negras). **C.** Corte transversal de xilema adulto, nótese la ausencia de radios. **D.** Corte radial de la zona cambial donde se observa la continuidad de los pseudoradios en el xilema (puntas de flecha blancas) y en el floema (puntas de flecha negras). **E.** Corte tangencial del xilema adulto, nótese los vasos y fibras (puntas de flecha negras) y los pseudoradios (puntas de flecha blancas). **F.** Detalle de **E**, nótese las células de orientación pseudoradial (puntas de flecha blancas). **G.** Corte radial de un pseudoradio, nótese las células parenquimáticas axiales (en los extremos) que adoptan posición radial (en el centro de la imagen). Barra: A, G: 75  $\mu\text{m}$ ; B, C, F, D: 200  $\mu\text{m}$ ; E: 250  $\mu\text{m}$ .

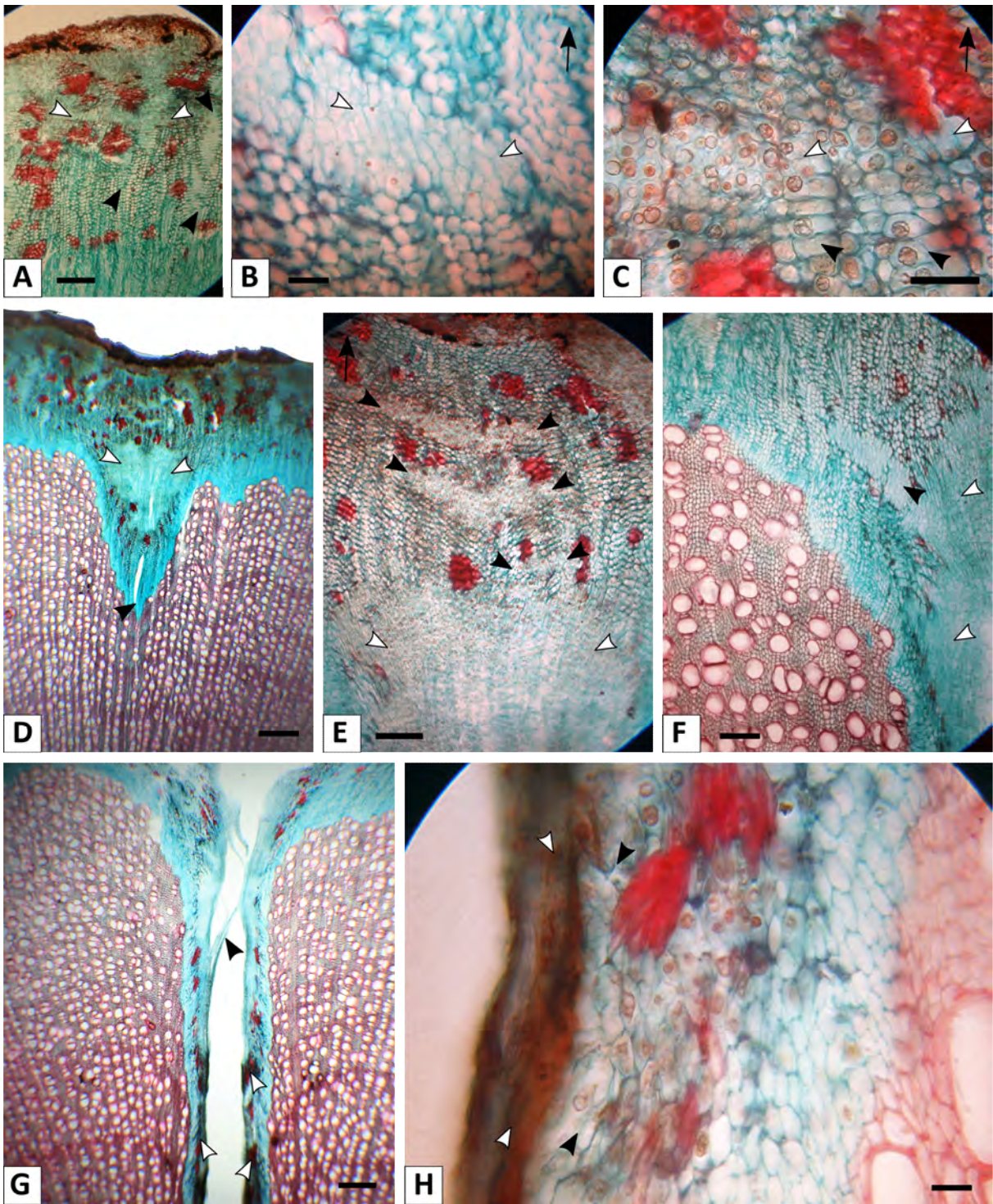




**(Página siguiente) Fig. 2.4.** *Poikilacanthus glandulosus*. Anatomía. **A.** Corte transversal de la zona interna del tallo con la médula horadada por hormigas (flecha negra); xilema primario (puntas de flecha negras) y vasos dispuestos en bandas radiales (puntas de flecha blancas). **B.** Corte transversal de xilema adulto, nótese la porosidad difusa, los vasos solitarios en bandas radiales (puntas de flecha blancas), la ausencia de radios y las fibras parenquimatoideas (puntas de flecha negras). **C.** Corte transversal de detalle de las fibras parenquimatoideas (puntas de flecha negras). **D.** Corte tangencial de xilema adulto, nótese las fibras parenquimatoideas (puntas de flecha negras) y las series de dos células de alto de parénquima paratraqueal (puntas de flecha blancas). **E.** Corte transversal del floema secundario, nótese la dilatación del parénquima (puntas de flecha negras) y la esclerificación (puntas de flecha blancas) en el floema no conductor. **F.** Floema conductor, nótese los tubos cribosos con una célula acompañante por tubo (puntas de flecha negras) y el parénquima axial formando el tejido de fondo (puntas de flecha blancas). **G:** Corte transversal del floema no conductor donde se observa varias generaciones de dilatación del parénquima axial, nótese el inicio de la dilatación (puntas de flecha negras) el cual carece de cristales, el cual coalesce con la edad y presenta cristales esféricos (puntas de flecha blancas). **H:** Corte transversal de detalle del floema no conductor donde se observa el inicio de la dilatación del parénquima axial que aumenta su tamaño tangencial y se divide (puntas de flecha negras) y la esclerificación (puntas de flecha blancas). Barra: A: 250  $\mu\text{m}$ ; B, E, G: 200  $\mu\text{m}$ ; C, D, F, H: 75  $\mu\text{m}$ .



**(Página siguiente) Fig. 2.5.** *Poikilacanthus glandulosus*. Desarrollo del cambium lobulado. **A.** Corte transversal de la floema no conductor donde se observa la dilatación tangencial del parénquima floemático (puntas de flecha negras) y la proliferación de parénquima en sentido radial en el floema no conductor (puntas de flecha blancas) asociada a la formación de un surco. **B.** Corte transversal de un parénquima proliferado joven (puntas de flecha blancas) en el floema no conductor, la flecha apunta hacia la periferia del tallo. **C.** Corte transversal de un parénquima proliferado con depósitos cristalinos (puntas de flecha blancas) en el floema no conductor, nótese la dilatación tangencial del parénquima floemático (puntas de flecha negras), la flecha apunta hacia la periferia del tallo. **D.** Corte transversal de uno de los surcos del cámbium (punta de flecha negra) donde se observa la proliferación radial de parénquima asociada (puntas de flecha blancas). **E.** Corte transversal de uno de los surcos del cámbium donde se observa una primera proliferación radial de parénquima asociada al surco (puntas de flecha blancas) y tres nuevas franjas de proliferación radial (puntas de flecha negras). **F.** Corte transversal del borde de uno de los surcos donde se observa la primera proliferación radial de parénquima (puntas de flecha blancas) y una de las nuevas franjas que converge con la primera (punta de flecha negra). **G.** Corte transversal del tallo donde el cámbium se volvió hendido, nótese los fragmentos residuales de tejidos que aún conectan ambos lados de la hendidura (punta de flecha negra) y las zonas de cicatrización producida en éste (puntas de flecha blancas). **H.** Detalle de G, donde se observa el parénquima floemático proliferado a lo largo de la hendidura (puntas de flecha negras) y las zonas de cicatrización producida en éste (puntas de flecha blancas). Barra: A, E, F: 30  $\mu\text{m}$ ; B, C, H: 30  $\mu\text{m}$ ; D, G: 1 mm.





## ANGIOSPERMAS: APOCYNACEAE: *ARAUJIA HORTORUM* BROT.

Tallo primario de contorno circular. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se produce a través de la actividad de un cámbium típico.

**Procesos ontogenéticos:** Cámbium típico (Fig. 2.3.A).

**Variantes cambiales:** *-No considerado-* (Crüger, 1850, 1851); 1 Gruppe, (Schenck, 1893); *-No considerado-* (Solereeder, 1908); Normales (Shirley & Lambert, 1918); *-No considerado-* (Obaton, 1960); *-No considerado-* (Metcalf, 1983); “normal” cambium (=Cámbium “normal”) (Carlquist, 1988); “normal” cambium (=Cámbium “normal”) (Carlquist, 1991); *-No considerado-* (Caballé, 1993; Bamber & Ter Welle, 1994; Angyalossy et al., 2015).

### **Etapa erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro central** eustélico. **Médula** parenquimática (Fig. 3.2.A) con idioblastos cristalinos grandes (drusas), uno por célula (Fig. 3.2.B). **Haces vasculares** muy numerosos (alrededor de 50 haces), separados unos de otros por 1-2 células (Fig. 3.2.A y B). **Protoxilema** formado por 1-2 vasos alineados radialmente (Fig. 3.2.A y B) con placa de perforación simple, terminal, engrosamientos espiralados simples, punteaduras areoladas muy pequeñas sobre los engrosamientos. **Metaxilema** formado por 4-8 vasos alineados radialmente, por lo general una sola hilera, a veces dos o incluso tres hileras (Fig. 3.2.A y B), con placa de perforación simple, terminal, engrosamientos espiralados, punteaduras areoladas uniseriadas muy pequeñas (Fig. 3.1.B y C). **Corteza** dividida en una zona interna, formada por islotes de colénquima con depósitos amorfos en el lumen separados por parénquima (Fig. 3.2.D y E), y una zona externa, parenquimática con idioblastos cristalinos grandes (drusas), uno por célula (Fig. 3.2.C y D). **Epidermis** uniestratificada.

## **Etapa epiclina: Cámbium típico**

El crecimiento secundario se inicia en tallos de 3,5-4 mm, en los cuales el cámbium adquiere una configuración anular de forma temprana debido a la gran cantidad de haces vasculares y la escasa separación entre ellos. De este modo que la discriminación entre cámbium inter- e intra fascicular es despreciable ya que cada uno de ellos está compuesto de 1-3 células (Fig. 2.3.B).

El xilema secundario no presenta diferenciación entre una etapa juvenil (interno) y adulta (externo). Sin embargo el cámbium inicia su actividad produciendo vasos de gran calibre comparativamente pequeños en parches irregulares a lo largo de la circunferencia.

Xilema secundario adulto caracterizado por vasos de gran calibre solitarios y vasos de pequeño calibre en múltiples radiales de 4-5 elementos, en bandas tangenciales (Fig. 2.3.D, F y G). Parénquima axial poco abundante. Radios uniseriados muy abundantes, de 8-10 células de altura, compuestos por hileras alternas de células erectas y cuadradas.

El xilema secundario presenta una alternancia irregular de zonas con abundantes vasos de gran calibre solitarios y zonas con al menos una banda tangencial de vasos de pequeño calibre (Fig. 2.3.E y F). Este patrón produce una apariencia de demarcación de anillos de crecimiento por porosidad circular al ser observados con la lupa de mano. Sin embargo esta aparente porosidad circular no resulta confirmada en el análisis microscópico de la especie (Fig. 2.3.E).

## **Anatomía**

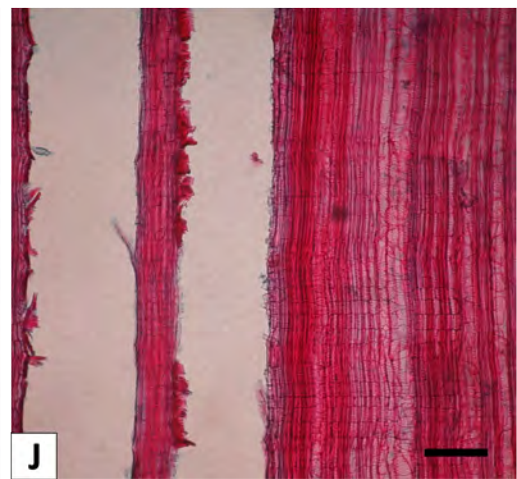
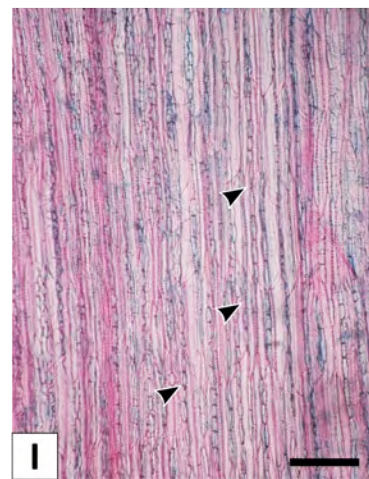
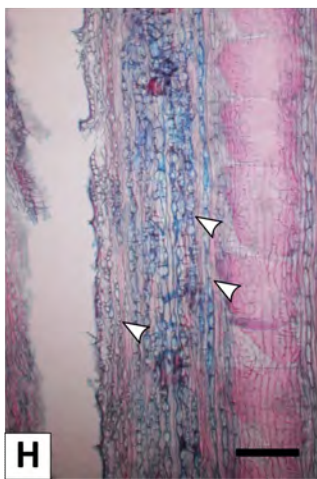
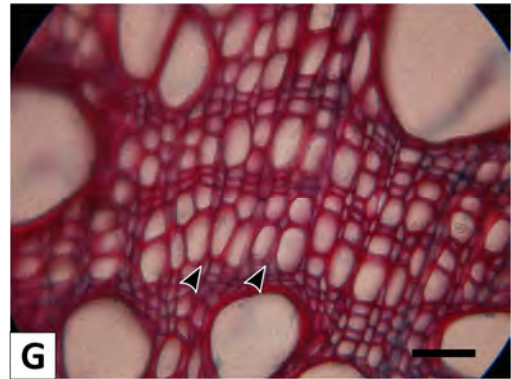
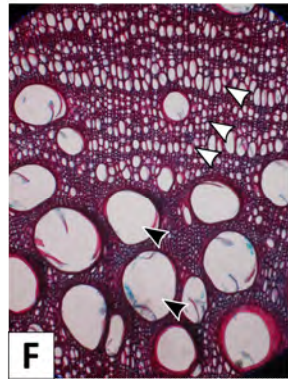
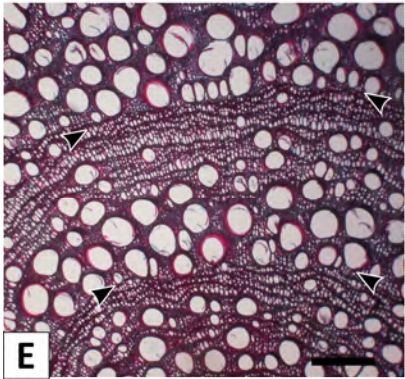
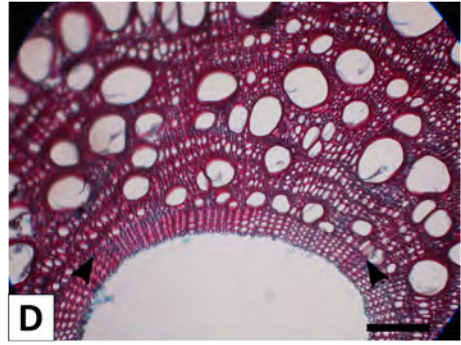
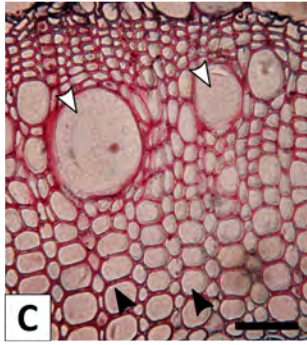
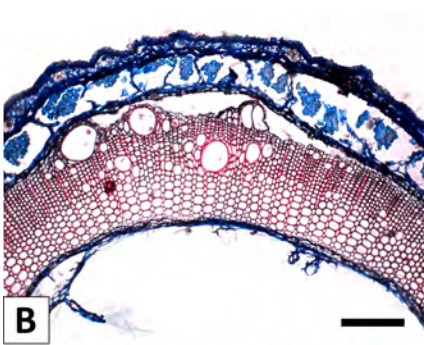
### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Dimorfismo vascular** presente. **Vasos de gran calibre** solitarios, de contorno circular, sin disposición particular, a veces dispuestos en bandas tangenciales cortas, 278,2 (230,8-327,3)  $\mu\text{m}$  diam; 206,5 (171-242)  $\mu\text{m}$  long; 20,58 vasos por  $\text{mm}^2$  (Fig. 2.3.F). **Vasos de pequeño calibre** en múltiples radiales de 4 células de largo, o en grupos de hasta 6 elementos, más raro solitarios de contorno anguloso (poligonal), dispuestos en bandas tangenciales largas (Fig. 2.3.G). 34,2 (21,4-42,1)  $\mu\text{m}$  de diam. 311,5 (267,16-356,22)  $\mu\text{m}$

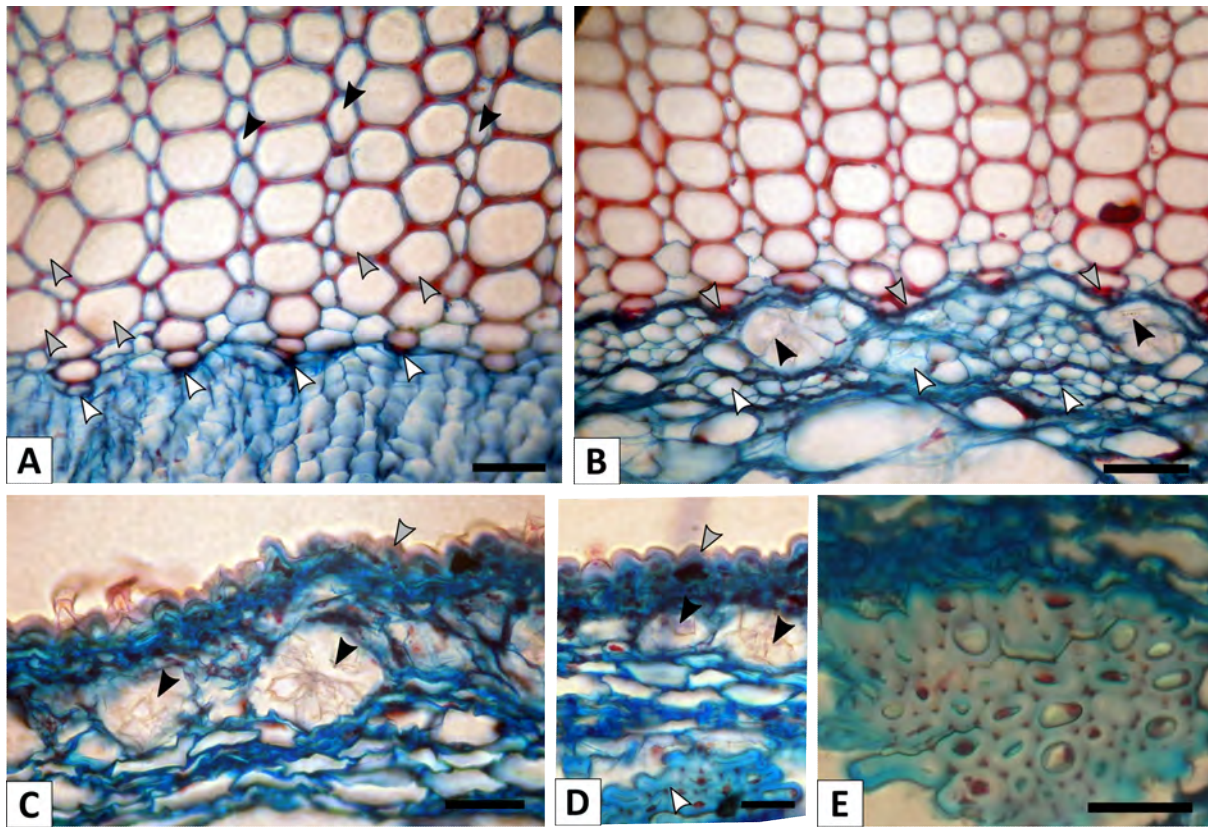
long; 288 vasos por mm<sup>2</sup>. Punteaduras intervasculares alternas, de contorno oval. Los vasos de diferentes calibre se presentan en una alternancia a irregular de zonas con abundantes vasos de gran calibre solitarios y zonas con al menos una banda tangencial de vasos de pequeño calibre (Fig. 2.3.F). **Parénquima axial** poco abundante. **Parénquima apotraqueal** difuso. **Parénquima paratraqueal** escaso. Series parenquimáticas de dos células de altura. **Traqueidas** vasicéntricas presentes, en especial asociadas a los vasos de gran calibre en sus caras radiales. Punteaduras alternas. **Fibras** libriformes de paredes finas a gruesas (3,45 µm), 12,86 µm diam, 218,7 µm long. Punteaduras diminutas. **Radios**, uniseriados, por lo general de 8-10, hasta 12, células de altura. Radios muy abundantes. Radios compuestos por hileras alternas de células erectas y cuadradas, más raro procumbentes (Fig. 2.3.J). Punteaduras radio-vasculares similares a las punteaduras intervasculares. Los radios resultan constreñidos al desarrollarse entre dos vasos, los cuales comprimen a las células radiales al aumentar su diámetro durante el desarrollo temprano. Estas células comprimidas adquieren aspecto estrangulado, de forma tal que el aspecto del radio resulta en el de un rosario en corte tangencial (Fig. 2.3.H e I).



**(Página siguiente) Fig. 3.1. *Araujia hortorum*. Anatomía. A.** Aspecto general del tallo con crecimiento típico. **B.** Corte transversal del tallo joven. **C.** Detalle de B donde se observa las hileras de vasos del metaxilema (puntas de flecha negras) y los vasos de gran calibre solitarios del xilema secundario (puntas de flecha blancas). **D.** Corte transversal del tallo adulto, nótese el límite entre los xilemas primario y secundario (puntas de flecha negras). **E.** Xilema secundario con anillos de crecimiento demarcados (puntas de flecha negras). **F.** Leño temprano con abundantes vasos de gran calibre solitarios (puntas de flecha negras) y escasos vasos de pequeño calibre; Leño tardío con vasos de pequeño calibre dispuestos en bandas tangenciales (puntas de flecha blancas). **G.** Detalle del leño tardío con vasos de pequeño calibre dispuestos en bandas tangenciales, nótese los radios que se angostan al pasar entre dos vasos (puntas de flecha negras). **H, I.** Corte tangencial, nótese los radios uniseriados que se angostan al pasar entre dos vasos (puntas de flecha blancas). **J.** Corte radial donde se observan los radios formados por células cuadradas y erectas (puntas de flecha negras). Barra: B: 200  $\mu\text{m}$ ; C, G, H, J: 100  $\mu\text{m}$ ; D, E, I: 400  $\mu\text{m}$ . A: Tallo de 10 mm de diam.







**Fig. 3.2.** *Araujia hortorum*. Anatomía. **A.** Corte transversal de la zona central del tallo joven, donde se observan los polos protoxilemáticos (puntas de flecha blancas) y las hileras, a veces dobles (puntas de flecha grises), de metaxilema separadas por los radios medulares (puntas de flecha negras). **B.** Corte transversal de la zona central del tallo joven, donde se observan los polos protoxilemáticos (puntas de flecha grises) y la médula parenquimática (puntas de flecha blancas), con drusas en idioblastos cristalinos (puntas de flecha negras). **C,** **D.** Corte transversal de la zona periférica del tallo joven, donde se observa la epidermis (puntas de flecha blancas), la corteza externa, parenquimática con drusas en idioblastos cristalinos (puntas de flecha negras), y la corteza interna, con colénquima (puntas de flecha blancas). **E.** Detalle del colénquima de la corteza interna, nótese los depósitos amorfos en su lumen. Barra: A, B, C, D, E, F: 100  $\mu$ m.



## ANGIOSPERMAS: ARISTOLOCHIACEAE: *ARISTOLOCHIA TRIANGULARIS* CHAM.

Tallo primario de contorno circular. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se produce por un cámbium de configuración típica pero cuya actividad se encuentra sectorizada. Los segmentos de cámbium fascicular solo producen sistema axial, en tanto que los segmentos interfasciculares solo producen sistema radial. Estos radios están compuestos por parénquima no lignificado, similar al de los intersticios foliares (radios medulares primarios). A medida que el crecimiento avanza nuevas células iniciales axiales devienen en iniciales radiales. Los nuevos radios que se producen en los segmentos fasciculares presentan las mismas características que los radios producidos por el cámbium interfascicular. La médula y la zona central de los intersticios foliares resultan comprimidos, pierden turgencia y colapsan.

**Procesos ontogenéticos:** Cámbium fascicular e interfascicular con diferente actividad.

**Variantes cambiales:** -*No considerado*- (Crüger, 1850, 1851); 6 Gruppe, Aristolochia-Typus (=Grupo 6, Tipo Aristolochia) (Schenck, 1893); -*No considerado*- (Solleder, 1908); Astroxylon (Shirley & Lambert, 1918); -*No considerado*- (Obaton, 1960); -*No considerado*- (Metcalf, 1983); Xylem in plates (=Xilema en placas) (Carlquist, 1988); Xylem in plates (=Xilema en placas) (Carlquist, 1991); Xylem cylinder in rays (=Cilindro xilemático en radios) (Caballé, 1993); Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays (=Tejido anómalo, parénquima indiferenciado, en radios) (Bamber & Ter Welle, 1994); Axial vascular elements in segments (=Elementos vasculares axiales en segmentos) (Angyalossy et al., 2015).

### **Etapa erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro central** eustélico. **Médula** parenquimática que colapsa cuando empieza el crecimiento secundario, compuesta por células alargadas de sección circular, de paredes delgadas y no lignificadas (Fig. 4.2.B). **Haces vasculares** colaterales, 6-8, abiertos. Protóxilema formado por 1-2 vasos, colapsados cuando se inicia el crecimiento secundario, metaxilema formado por 3-4 vasos (Fig. 4.2.A y C). **Periciclo** diferenciado en una zona

interna formada por 4 capas de células parenquimáticas y una capa externa formada por 4-5 de fibras esclerenquimáticas. **Corteza** formada por 6-8 capas de células parenquimáticas. **Epidermis** uniestratificada.

#### **Etapa erecta: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia en tallos de 2-2,5 mm con la actividad del cámbium fascicular, que produce fibras y ocasionales vasos de pequeño calibre (Fig. 4.2.A). El xilema secundario juvenil no está presente en todos los ejemplares, ni en todos los segmentos de tejidos axiales, cuando presente poco desarrollado (Fig. 4.2.B).

#### **Etapa epiclina: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario en grosor se inicia en tallos de 2,5-3 mm a través de un cámbium, cuyas secciones fascicular e interfascicular se diferencian de forma casi simultánea. Si bien se produce un anillo meristemático continuo, su actividad no se desarrolla según un patrón estándar. Las zonas de cámbium fascicular se mantienen en dicho estado por un periodo prolongado, es decir que solo presentan iniciales axiales, por lo cual solo producen elementos axiales del xilema y floema. En tanto que las zonas de cámbium interfascicular solo producen sistema radial. Estos radios son muy anchos y están compuestos por células parenquimáticas cuadradas no lignificadas, similares a las de los intersticios foliares (radios medulares primarios). Debajo de la salida de cada rama se produce un surco que se corresponde con un radio multiseriado particularmente ancho (Fig. 4.1).

A medida que el crecimiento en grosor avanza, las células iniciales axiales adyacentes a las iniciales radiales devienen a su vez en iniciales radiales, de modo que pasan a formar parte de este sistema (Fig. 4.2.E). Los nuevos radios que se producen en los segmentos intrafasciculares presentan las mismas características que los radios producidos por el cámbium interfascicular. La médula y la zona central de los intersticios foliares (radios medulares primarios) resultan

comprimidos debido a la presión ejercida por la acumulación de tejidos en la periferia, pierden turgencia y finalmente colapsan (Fig. 4.2.B).

El aumento en diámetro del tallo produce tensiones tangenciales que se reflejan en la proliferación del pericilo parenquimático y en la fragmentación del periciclo fibroso. Estos espacios formados entre los segmentos del periciclo fibroso son ocupados por células elongadas en el sentido de la separación que se lignifican de forma temprana (Fig. 4.2.I).

El **felógeno** se desarrolla en tallos 3 mm por rediferenciación del parénquima cortical.

## **Anatomía vascular**

### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Xilema secundario juvenil** presente solo en algunos ejemplares; cuando presente poco desarrollado. Solo producido por el cámbium fascicular. **Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin disposición particular. **Vasos de pequeño calibre** solitarios, muy escasos, punteaduras intervasculares uniseriadas. **Fibras** libriformes de paredes finas a muy finas.

### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

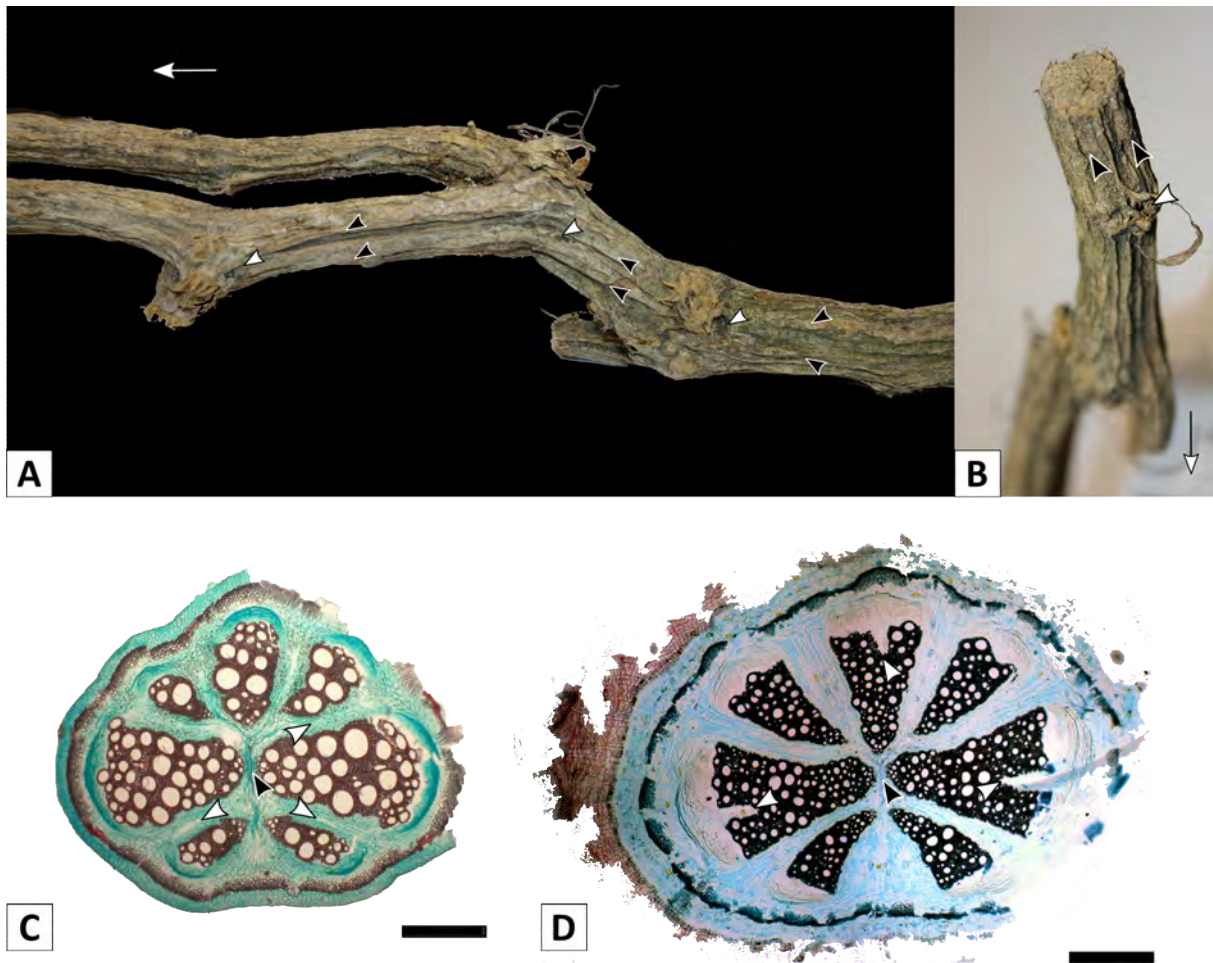
**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin disposición particular. **Dimorfismo vascular** presente. **Elementos de vaso de gran calibre** solitarios, de contorno circular a elíptico; 118,02 (92,4-128,8)  $\mu\text{m}$  diam; 128,5 (111,7-152,3)  $\mu\text{m}$  long, paredes de 3,7  $\mu\text{m}$  de ancho; 41, 84 vasos por  $\text{mm}^2$ . Placas de perforación terminales simples, transversales a levemente inclinadas. Punteaduras areoladas, circulares, opuestas a subopuestas (Fig. 4.2.J). **Elementos de vaso de pequeño calibre** solitarios, de contorno circular a elíptico; 30,39 (17,6-45,9)  $\mu\text{m}$  diam; 129,3 (112-132)  $\mu\text{m}$  long; paredes de 3,7  $\mu\text{m}$  de ancho. Placas de perforación terminales simples, transversales a levemente inclinadas. Punteaduras areoladas, circulares, opuestas a subopuestas. **Parénquima axial** apotraqueal difuso y paratraqueal escaso de paredes lignificadas, ambos en series de 2 células de altura (Fig. 4.2.D). **Fibras** cortas de paredes finas a gruesas, cortas,



punteaduras simples de contorno elíptico muy elongado; 11,17  $\mu\text{m}$  diam; 150  $\mu\text{m}$  long, paredes de 3,9  $\mu\text{m}$  de ancho. **Radios** exclusivamente multiseriados, de 12 hasta alrededor de 50 células de ancho; varias decenas de células de alto, de la altura del entrenudo (Fig. 4.2.K y L). Cuerpo compuesto de células cuadradas, en ocasiones erectas (Fig. 4.2.M), rodeadas por una vaina de células erectas, que por lo general corresponden a células axiales asociadas a los radios. Abundantes cristales prismáticos en el parénquima radial. Punteaduras radio-vasculares ausentes ya que los vasos no están en contacto con los radios. **Estructura estratificada** presente en todos los elementos axiales, radios no estratificados (Fig. 4.2.K y L).

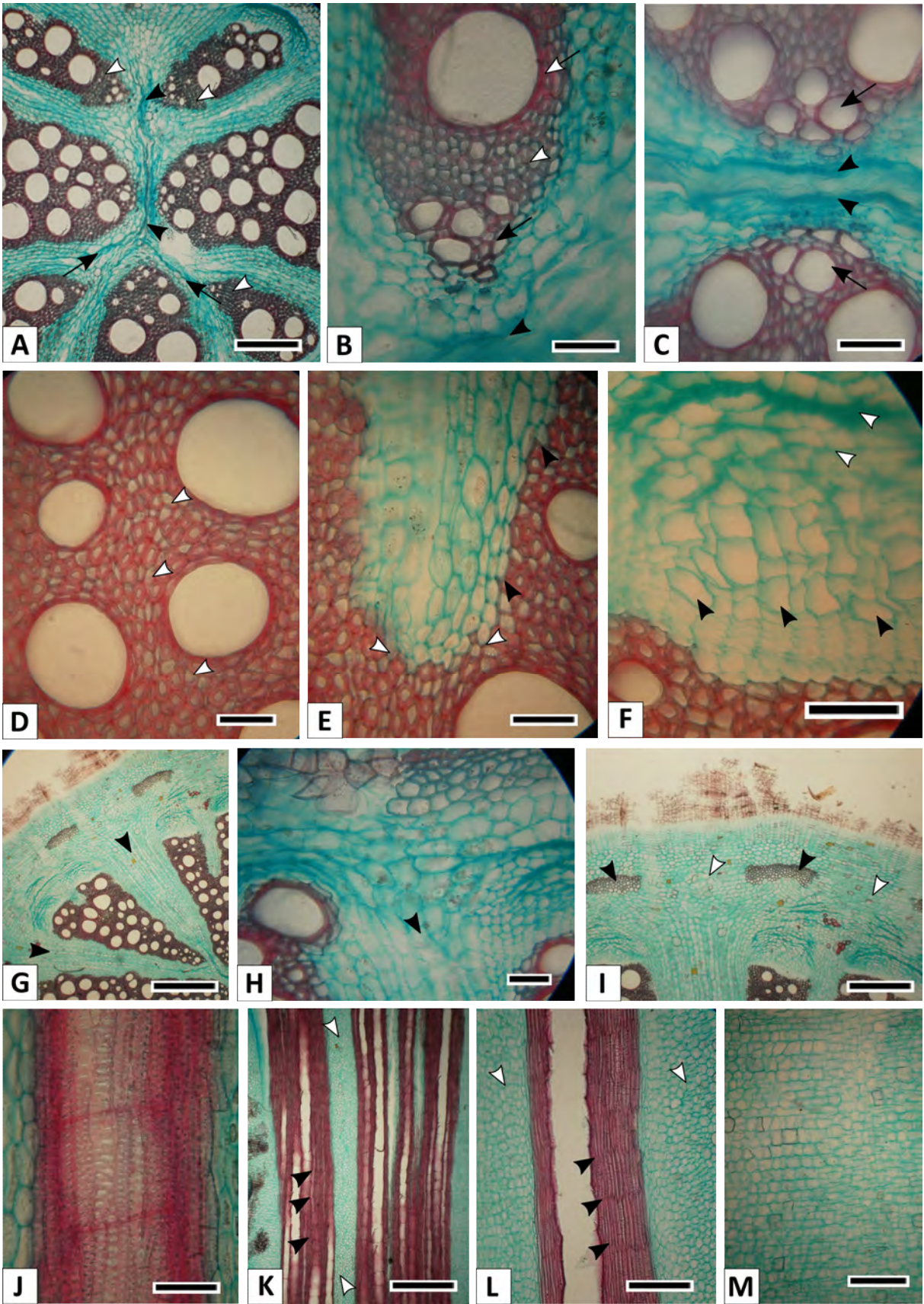
### **Floema secundario**

**Floema conductor:** Anillos de crecimiento ausentes. Tubos cribosos solitarios y en series radiales. Una célula acompañante por elemento de tubo. Parénquima axial formando el tejido de fondo. Fibras ausentes. Radios exclusivamente multiseriados, hasta de 50 células de ancho; varias decenas de células de alto, de la altura del entrenudo (Fig. 4.2.F). **Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos. Radios fuertemente dilatados (radios cuneiformes), dilatación de los radios de forma difusa, por aumento de tamaño y división celular. Dilatación del parénquima axial por aumento del tamaño celular presente, rara vez se observa división celular. Esclerificación de los radios escasa. Esclereidas aisladas, difusas.



**Fig. 4.1.** *Aristolochia triangularis*. Relación entre las ortósticas y la variante cambial. **A, B.** Tallo lobulado, donde se observan los lóbulos poco elevados (puntas de flecha negras) formados por debajo y a los lados del nudo (punta de flecha blanca); la flecha blanca indica el sentido apical. Anatomía. **C.** Corte transversal del tallo adulto donde se observa la médula colapsada (punta de flecha negra) y los radios multiseriados muy anchos derivados del cámbium interfascicular (punta de flecha blanca) asociados a los surcos poco profundos del tallo. **D.** Corte transversal del tallo adulto en una etapa posterior del desarrollo, donde se observa la médula colapsada (punta de flecha negra) y la formación de nuevos radios multiseriados muy anchos derivados del cámbium fascicular (punta de flecha blanca). A, B: Tallos de 16 mm de diam. Barra: C: 750  $\mu\text{m}$ ; D: 1,5 mm.

**(Página siguiente) Fig. 4.2.** *Aristolochia triangularis*. Anatomía. **A.** Zona central del tallo donde se observa la médula (punta de flecha negra) y los radios colapsados (flecha negra), nótese el xilema secundario juvenil (punta de flecha blanca) solo presente en algunos de los segmentos derivados del cámbium fascicular. **B.** Zona central del tallo, nótese la médula colapsada (punta de flecha negra), xilema primario (flecha negra), xilema secundario juvenil (punta de flecha blanca) y adulto (flecha blanca). **C.** Zona central del tallo con la médula colapsada (punta de flecha negra), nótese el xilema primario (flecha negra) y la ausencia de xilema secundario interno. **D.** Xilema secundario adulto, nótese el parénquima apotraqueal difuso (puntas de flecha blancas). **E.** Detalle del inicio de un radio multiseriado (puntas de flecha blancas) en el cámbium fascicular; Nótese las hileras de células axiales adyacentes a los radios que devienen en elementos radiales (punta de flecha negras). **F.** Floema secundario donde se observan los tubos cribosos en múltiples radiales (puntas de flecha negras) y los tubos colapsados (puntas de flecha blancas). **G.** Cámbium interfascicular que produce solo radios multiseriados (puntas de flecha negras). **H.** Detalle de G. **I.** Detalle del periciclo fibroso (puntas de flecha negras) que se fragmenta y prolifera en las zonas de los radios (puntas de flecha blancas). **J.** Punteaduras vaso-parénquima semiareoladas. **K.** Corte tangencial del tallo adulto, nótese la estructura estratificada (puntas de flecha negras) y los radios multiseriados de varios centenares de células de altura (puntas de flecha blancas). **L.** Detalle de J. **M.** Corte radial donde se observan los radios multiseriados formados por células cuadradas. Barra: A, K: 200  $\mu\text{m}$ ; B, C, D, E, F, H, L, M: 50  $\mu\text{m}$ ; G, I, K: 500  $\mu\text{m}$ .





**ANGIOSPERMAS: BIGNONIACEAE; *DOLICHANDRA UNGUIS-CATI* (L.) L.G. LOHMANN.**

El tallo primario es de contorno circular. El crecimiento primario es eustélico. El crecimiento secundario se inicia con un cámbium típico que produce xilema secundario juvenil (interno). Cuando el cámbium empieza a producir xilema secundario adulto (externo), cuatro secciones de este meristema aumentan las tasas de producción de floema y disminuyen las tasas de producción de xilema de forma drástica. De este modo conforman cuñas de floema dentro del xilema. Más adelante el proceso se repite en cuatro nuevos segmentos de cámbium, intercalados con los previos. Al mismo tiempo cada cuña de floema ensancha su grosor al reclutar nuevas células iniciales que dejan de producir xilema. Las tasas de producción de floema de los segmentos de cámbium variante son equiparables a las del xilema en las regiones bifaciales, por lo que el tallo mantiene su contorno circular. Luego se rediferencia un parénquima disruptivo a partir de parénquima no lignificado primario, que progresa desde la médula hacia la periferia a través de los primeros segmentos de cámbium unifacial y separa los tejidos vasculares en cuatro secciones alineadas con las ortósticas.

**Procesos ontogenéticos:** Variación de las tasas de producción de tejidos en secciones discretas del cámbium; Parénquima disruptivo.

**Variantes cambiales:** Bignoniaceen stämme (=Tallos de Bignoniaceae) (Crüger, 1850, 1851); 4 Gruppe, Bignonia-Typus (=Grupo 4, Tipo Bignonia) + 14 Gruppe, Tetrapteris-Typus (=Grupo 4, Tipo Tetrapteris) (Schenck, 1893); Cleavage of the xylem-mass (=Escisión de la masa del xilema) (Solereider, 1908); Chiastoxylon (Shirley & Lambert, 1918); Tige a bois dispersé (=Tallo con leño disperso) (Obaton, 1960); Furrowed xylem (=Xilema surcado) + Fissured xylem (=Xilema fisurado) (Metcalf, 1983); Stem with xylem furrowed (=Tallo con xilema surcado) + Wood portions dispersed or separated by divisions in parenchyma and parenchyma expansion (=Porciones leñosas dispersas o separadas por divisiones en el parénquima y expansión del parénquima) (Carlquist, 1988); Stems with xylem furrowed (=Tallos con xilema surcado) + Wood parts ('fibrous' woody parts) dispersed by parenchyma proliferation (=Partes leñosas, partes leñosas 'fibrosas', dispersas por la proliferación de parénquima) (Carlquist, 1991); Xylem cylinder in quarters, duplicated

(=Cilindro xilemático en cuartos, duplicado) (Caballé, 1993); *-No considerado-* (Bamber & Ter Welle, 1994); Phloem wedges (=Cuñas de floema) + Xylem dispersed by parenchyma divisions (=Xilema disperso por las divisiones del parénquima) (Angyalossy et al., 2015).

### **Etapa erecta: crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro central** eustélico. **Médula** parenquimática compuesta por células alargadas de sección circular, de paredes delgadas y no lignificadas. **Haces vasculares** colaterales, abiertos. Protoxilema formado por 1-2 vasos, colapsados cuando se inicia el crecimiento secundario, metaxilema formado por 3-4 vasos (Fig. 5.2.A).

### **Etapa erecta: crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia en tallos 2-3 mm con un cámbium típico que produce xilema secundario juvenil, caracterizado por los vasos de pequeño calibre escasos y las fibras de paredes delgadas a gruesas, aunque no en todos los ejemplares esté bien demarcado (Fig. 5.2.A).

### **Etapa epiclina: Cámbium típico**

El cámbium comienza la producción de xilema adulto en tallos de 3-3,5 mm. Éste se caracteriza por el dimorfismo vascular, los anillos de crecimiento demarcados por el achatamiento de fibras y los radios uniseriados (Fig. 5.2.B).

### **Etapa epiclina: Cuñas de floema (Variación de las tasas de producción de tejidos en secciones discretas del cámbium)**

Al poco tiempo, en tallos de 3-5-3,8 mm cuatro secciones de cámbium cambia de forma drástica las tasas de producción de tejidos: aumentan las tasas de producción de floema y disminuyen las tasas de producción de xilema (Fig. 5.3.B y C). De este modo conforman cuñas de floema dentro del xilema. Más adelante el proceso se repite varias veces en nuevos segmentos de

cámbium, intercalados con los previos, de forma tal que las cuñas mayores alternan con cuñas menores (Fig. 5.1.A).

Al mismo tiempo cada cuña de floema ensancha su grosor al reclutar nuevas células iniciales que dejan de producir xilema (Fig. 5.3.A). Las tasas de producción de floema de los segmentos de cámbium variante son equiparables a las del xilema en las regiones bifaciales, por lo que el tallo mantiene su contorno circular.

### **Etapa epiclina: Parénquima disruptivo**

Luego, en tallos de 11-13 mm, se rediferencia un parénquima disruptivo a partir de parénquima no lignificado primario, que progresa desde la médula hacia la periferia a través de los radios de los primeros segmentos de cámbium unifacial y separa los tejidos vasculares en cuatro secciones alineadas con las ortósticas (Fig. 5.1.B y C).

### **Anatomía**

#### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Xilema secundario juvenil (interno)** ausente a escasamente desarrollado. **Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin disposición particular. **Vasos de pequeño calibre** escasos. **Fibras** de paredes delgadas a gruesas (Fig. 5.2.A).

#### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** demarcados por achatamiento de fibras y, a veces, porosidad semicircular. **Porosidad** semicircular, por disminución del diámetro de los vasos, a veces difusa (Fig. 5.2.B y C). **Dimorfismo vascular** presente aunque no marcado. 361 vasos por mm<sup>2</sup>. **Elementos de vaso de gran calibre** solitarios, de contorno circular a oval (Fig. 5.2.C); cortos; 123 (80-160) µm diam; 206,5 (171-242) µm long, con paredes de 4,7 µm ancho. Placas de perforación terminales simples, transversales a levemente inclinadas. Punteaduras opuestas, de contorno



circular, aberturas internas que tienden a coalescer hacia los extremos del elemento (Fig. 5.2.G). **Elementos de vaso de pequeño calibre** solitarios, rara vez en series radiales hasta de 4 elementos. Elementos de contorno oval: 49,5 (34-81)  $\mu\text{m}$  diam; 215 (141-282)  $\mu\text{m}$  long; con paredes de 3,7  $\mu\text{m}$  ancho. Placas de perforación subterminales simples y oblicuas. Punteaduras areoladas opuestas, desordenadas hacia los extremos. Aberturas externa circular e interna elíptica. **Parénquima** paratraqueal escaso en series de 4 células de altura (Fig. 5.2.C y D). **Tejido de fondo formado por fibras septadas** de paredes finas a gruesas (3  $\mu\text{m}$  ancho), poco lignificadas en el leño temprano, con septos no lignificados 15  $\mu\text{m}$  diam, 653  $\mu\text{m}$  long. **Fibras gelatinosas** de paredes medias (finas a gruesas) dispersas. **Radios** uniseriados de 2-6 células de alto, por lo general 3-4; a veces biseriados 6-8 células de alto (Fig. 5.2.D). Radios compuestos hileras alternas de células erectas, cuadradas y en menor medida procumbentes (Fig. 5.2.E y F). Punteaduras radio-vasculares simples y ovaladas de disposición en su mayoría alternas. **Estructura estratificada** presente: radios, elementos de vaso, parénquima axial y fibras estratificados (Fig. 5.2.D).

### **Floema secundario**

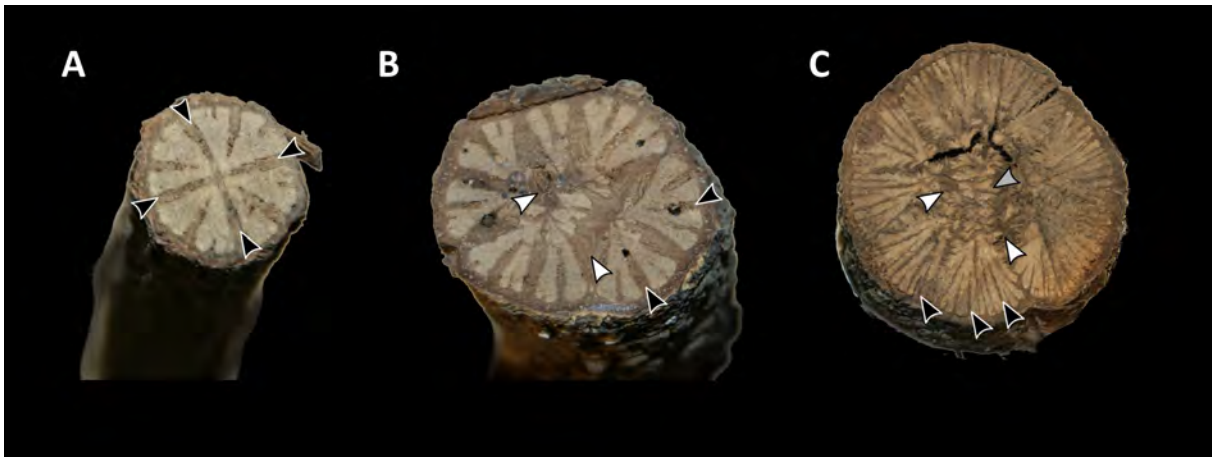
**Floema conductor:** Anillos de crecimiento demarcados por la alternancia de bandas de tejidos lignificados y no lignificados (estratificación transversal) (Fig. 5.2.H). Tubos cribosos en bandas tangenciales. Parénquima axial escaso, formando el tejido de fondo entre los tubos cribosos. Fibras de paredes gruesas en bandas. Radios uni-biseriados de hasta 16 células de alto, de trayecto sinuoso. **Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos. Radios fuertemente dilatados (cuneiformes). Dilatación radial debida al aumento de tamaño celular y, en menor medida, a la división celular (Fig. 5.2.I). Esclerificación de los radios presente. Escleridas de paredes muy gruesas, en grupos (nidos escleróticos), en especial en la región central de los radios dilatados (Fig. 5.2.J). Grupos formados exclusivamente por esclereidas.

### **Parénquima disruptivo**

Células no lignificadas, isodiamétricas o bien elongadas en el sentido de la dilatación.

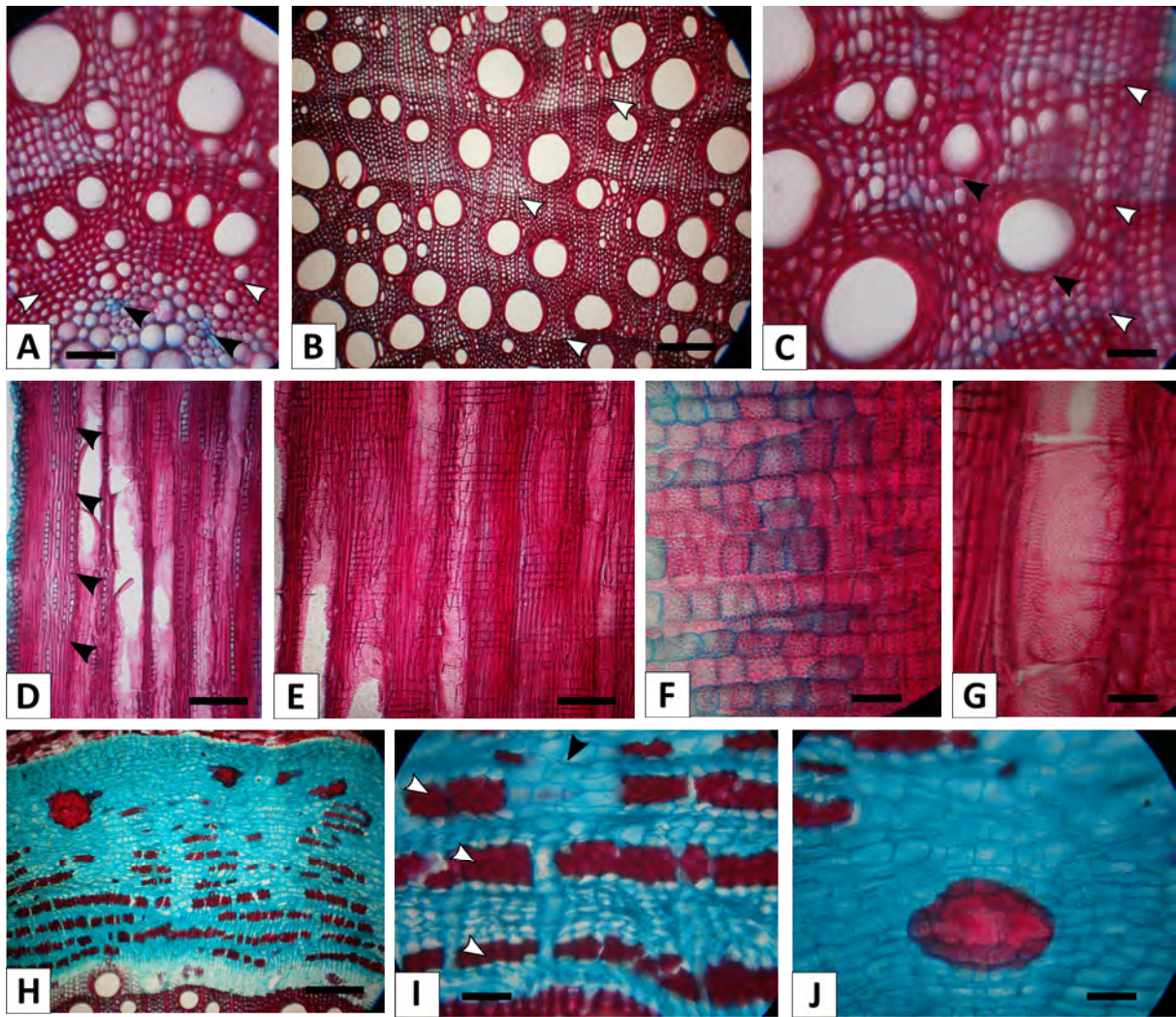
Cristales ausentes. Depósitos amorfos oscuros ausentes (Fig. 5.3.D, E y F).





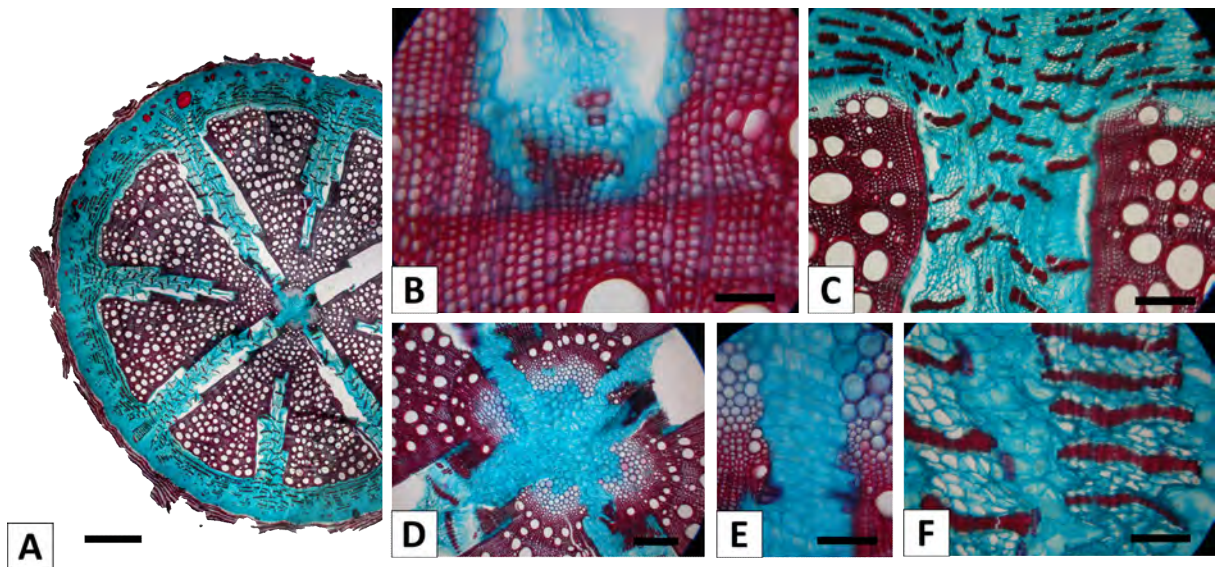
**Fig. 5.1.** *Dolichandra unguis-cati*. Desarrollo de las variantes cambiales. **A.** Cuñas de floema (puntas de flecha negras) producidas por la acción unifacial del cámbium. **B.** Desarrollo de parénquima disruptivo (puntas de flecha blancas) que se superpone a las cuñas de floema (puntas de flecha negras). **C.** Mayor desarrollo de parénquima disruptivo (puntas de flecha blancas) que se superpone a las cuñas de floema (puntas de flecha negras) que resultan fragmentadas en numerosos segmentos en el centro del tallo. A: Tallo de 4 mm de diam. B: Tallo de 11 mm de diam. C: Tallo de 31 mm de diam.





**Fig. 5.2.** *Dolichandra unguis-cati*. Anatomía. **A.** Región del tallo donde se observan los haces de xilema primario rodeados de parénquima no lignificado (puntas de flecha negras) y el xilema secundario juvenil (puntas de flecha blancas). **B.** Xilema secundario adulto, nótese los anillos de crecimiento no siempre bien demarcados (puntas de flecha blancas). **C.** Detalle de B donde se observa los anillos de crecimiento no siempre bien demarcados (puntas de flecha blancas) y el parénquima paratraqueal escaso asociado a los vasos de gran calibre (puntas de flecha negras). **D.** Corte tangencial del xilema adulto donde se observan los radios uni-biseriados, nótese la estratificación de los elementos del xilema (puntas de flecha negras). **E, F.** Corte radial del xilema adulto donde se observa los radios uni-biseriados compuestos por células hileras de cuadradas a erectas, alternando con hileras de células procumbentes. **G.** Detalle de las punteaduras vasculares alternas. **H.** Floema secundario conductor y no conductor. **I.** Detalle del floema no conductor donde se observa las bandas de tejido mecánico (puntas de flecha blancas) y la dilatación de un radio (punta de flecha negra). **J.** Nido esclerótico en el radio dilatado del floema no conductor. Barra: A, C, I: 100  $\mu\text{m}$ ; B, D, E, H: 200  $\mu\text{m}$ ; F, G, J: 50  $\mu\text{m}$ .





**Fig. 5.3.** *Dolichandra unguis-cati*. Anatomía de las variantes cambiales. **A.** corte transversal del tallo con cuñas de floema producidas por la disminución en la producción de xilema y el aumento de la producción de floema. **B.** Detalle del inicio del cámbium unifacial. **C.** Cuña de floema producida por la disminución en la producción de xilema y el aumento de la producción de floema. **D.** Desarrollo del parénquima disruptivo a partir del parénquima medular. **E.** Detalle del parénquima disruptivo cuya acción separa los segmentos de tejidos vasculares. **F.** Floema secundario no conductor de las cuñas de floema, donde se observa la dilatación de los radios. Barra: **A:** 1 mm; **B, E, F:** 100  $\mu$ m; **C, D:** 200  $\mu$ m.





## ANGIOSPERMAS: CONVULVACEAE: *IPOMOEA CAIRICA* (L.) SWEET

El tallo primario es de contorno circular. Cilindro central eustélico. El procámbium da origen a haces colaterales. Poco después, se desarrolla un floema primario de posición medular por rediferenciación del parénquima protoxilemático. El crecimiento secundario se inicia a través de un cámbium típico que produce xilema secundario juvenil (interno). En tanto que el floema primario medular nunca se desarrolla como floema secundario o lo hace muy poco (haz cerrado hacia la médula). A continuación, el cámbium comienza a producir xilema secundario y al poco tiempo comienza a producir mayor cantidad de floema al tiempo que produce muy poco xilema en tres zonas equidistantes en el tallo. El parénquima axial y radial no lignificado prolifera en esta etapa (parénquima disruptivo), pero su efecto es escaso. En sucesivas etapas se rediferencian arcos de cámbium supernumerarios a partir del parénquima cortical, que producen xilema centripeto y floema centrifugo. Estos neocámbiumes se generan asociados a las zonas de mayor producción de xilema (lóbulos del cámbium).

**Procesos ontogenéticos:** Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Parénquima disruptivo; Neocámbiumes.

**Variantes cambiales:** Stämme wo die Holzparthieen in radialer Richtung von einander sich trennen (=Tallos donde los trozos de leño se separan entre sí en dirección radial) (Crüger, 1850, 1851); 11 Gruppe. Menispermaceae-typus (=Grupo 11, Tipo Menispermaceae) (Schenck, 1893); Medullary vascular bundles (=Haces vasculares medulares) / Intraxylary phloem (=Floema intraxilemático) + Successive development of secondary groups of wood and bast (=Desarrollo sucesivo de grupos secundarios de leño y liber) (Solleder, 1908); Endophloia + Exocycla (Shirley & Lambert, 1918); Tiges á anneaux concentriques (=Tallos con anillos concéntricos) (Obaton, 1960); Bicollateral bundles (=Haces bicolaterales) / Intraxylary (internal) phloem (=Floema, interno, intraxilemático) + Xylem and phloem concentrically alternating (=Xilema y floema alternados concéntricamente) (Metcalf, 1983); Centrifugal successive cambia: Atriplex-type (=Cámbiumes

sucesivos centrífugos: Tipo Atriplex) (Carlquist, 1988); Successive cambia (centrifugal) (=Cámbium sucesivo, centrífugo) (Carlquist, 1991); Xylem cylinder in rays and rings (=Cilindro xilemático en radios y anillos) (Caballé, 1993); -Solo de forma parcial-: Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays (=Tejido anómalo, parénquima indiferenciado, en radios) (Bamber & Ter Welle, 1994); Successive cambia (=Cámbiums sucesivos) + Xylem dispersed by parenchyma divisions (=Xilema disperso por las divisiones del parénquima) (Angyalossy et al., 2015).

### **Etapas erectas: Crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro central** eustélico (Fig. 6.4.A y B). El procámbium da origen a haces colaterales. Poco después, se desarrollan seis cordones de protofloema en posición medular asociados a los haces vasculares preexistentes por rediferenciación del parénquima protoxilemático o medular. El metafloema medular se desarrolla de forma centrípeta (Fig. 6.4.A y Fig. 6.2.B). **Médula** parenquimática, formada por células elongadas de sección circular, que se lignifican de forma tardía. **Protoxilema** formado por 1-2 vasos, con engrosamientos espiralados de doble hélice, rodeados de parénquima no lignificado. **Metaxilema** formado por 2-3 vasos, con placas de perforación simple, rodeados por fibras. En forma temprana, el cilindro central resulta comprimido en perpendicular a la lobulación del tallo (Fig. 6.2.B). **Corteza** formada por 12-14 capas de células parenquimáticas, con laticíferos esquizógenos dispersos. En algunos preparados se observó evidencia de una posible vaina amilácea (endodermis) presente. **Epidermis** uniestratificada.

### **Etapas erectas: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia, en tallos de 4-5 mm, con un cámbium típico que produce xilema secundario juvenil (interno). En tanto que el floema primario medular no es acompañado por un procámbium (haz cerrado hacia la médula), o bien es inconspicuo, de modo que nunca se

produce floema secundario medular. El crecimiento secundario se inicia con la producción de un xilema secundario juvenil formado por escasos vasos de pequeño calibre solitarios, radios uniseriados y numerosas fibras de paredes finas a gruesas hasta gruesas (Fig. 6.2.A).

#### **Etapa epiclina: Cámbium típico**

En los tallos de 5-5,3 mm el cámbium produce xilema secundario adulto (externo), caracterizado por los abundantes vasos de gran calibre, los escasos vasos de pequeño calibre, el parénquima no lignificado y los radios multiseriados (Fig. 6.2.B).

La dilatación de los radios del floema no conductor se propaga a la corteza primaria, cuyo parénquima presenta proliferación en sentido tangencial. Esta proliferación se distribuye en toda la circunferencia pero nunca implica a las células que delimitan los laticíferos corticales. En los tallos de 6 mm. ya se observa un felógeno persistente generado a partir del parénquima cortical exterior. El felógeno produce una felodermis formada por células parenquimáticas no lignificadas, globosas, de gran tamaño; y felema continuo y delgado, formado por células muy esclerosadas, aplanadas.

#### **Etapa epiclina: Cámbium lobulado**

Poco después, en tallos de 6-6,2 mm, el cámbium comienza a producir mayor cantidad de floema al tiempo que produce menos xilema, justo debajo de la salida de una traza rameal (Fig. 6.1). En las cuñas de floema el cámbium produce de forma centrípeta un tejido no lignificado, tanto axial como radial (Fig. 6.2.E). De forma periódica, el cámbium produce en sentido centrípeta islas de xilema secundario adulto propiamente dicho (Fig. 6.2.E). La superposición de estas cuñas de floema produce un patrón trimero en el tallo, donde se observan tres cuñas de floema bien desarrolladas en cada corte. De este modo, el el cámbium adquiere un contorno trilobado marcado en tanto que el tallo adquiere un contorno levemente trilobado (Fig. 6.1).

El tejido formado por el cámbium de forma centrípeta en las cuñas de floema, es decir entre los lóbulos, está compuesto de parénquima con escasa a nula lignificación y radios uni-biseriados. En

este sentido podría ser considerado tanto xilema centripeto o floema centripeto, en ambos casos formado por parénquima no lignificado. Estudios moleculares son necesarios para determinar la naturaleza de este tejido. En etapas posteriores y de forma sucesiva se producen nuevas cuñas de floema entre las previas.

### **Etapa epiclina: Parénquima disruptivo**

En tallos de 6,9-7 mm, el parénquima medular comienza un proceso de proliferación en los cuñas de floema, en especial asociados a los radios próximos a los bordes de los lóbulos de xilema. De este modo, el parénquima disruptivo empieza su actividad justo debajo de la salida de una traza rameal y adquiere, al igual que las cuñas de floema una distribución trímera. Este parénquima aumenta su tamaño celular en especial en sentido tangencial (Fig. 6.2.F y G). A medida que prolifera, nuevas células se producen en este parénquima y recluta nuevas células de los diferentes parénquimas (parénquima medular, xilemático axial y radial y floemático axial y radial), a partir de la médula y hacia la periferia del tallo (proliferación centrífuga). La acumulación de nuevos tejidos separa los tejidos preexistentes (médula, xilema primario, xilema secundario, floema secundario). De este modo se configura un nuevo parénquima, no lignificado, cuya actividad separa los tejidos vasculares, debido lo cual se lo denomina parénquima disruptivo (Fig. 6.1.C y D).

### **Etapa epiclina: Neocámbiumes**

A continuación, en tallos de 13-15 mm, se rediferencian, a partir del parénquima cortical primario proliferado, cortos segmentos de cámbium (neocámbium), de 8-16 células de extensión en sentido tangencial. Estos neocámbiumes se rediferencian en grupos asociados a las zonas de mayor producción de xilema (lóbulos del cámbium) (Fig. 6.3.A). De este modo la distribución de los neocámbiumes es trímera y se produce a los lados de la salida de la traza rameal.

En una primera instancia se generan tres o cuatro arcos por lóbulo pero al poco tiempo se rediferencian nuevos segmentos (Fig. 6.1.C y D). Ni bien se rediferencian estos neocámbiumes

producen floema secundario centrífugo en un primer momento y al poco tiempo se inicia la producción de xilema secundario en sentido centripeto. A medida que producen tejidos vasculares se generan nuevas células cambiales en ambos extremos. De este modo los segmentos tienden a convergen y a formar así un arco continuo de cámbium por lóbulo de xilema, es decir tres arcos alrededor del tallo (Fig. 6.3.B, C, D, E y F). El origen y la forma de los neocábiums son atípicos pero su actividad es típica.

Este proceso se repite, al menos, tres veces de forma sucesiva, en sentido centrífugo y es probable que se prolongue más allá en el tiempo (Fig. 6.1.C y D).

## **Anatomía**

### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin disposición particular. **Vasos de pequeño calibre** en múltiples radiales de hasta 4 elementos, rara vez solitarios de contorno circular a elíptico. **Fibras** de paredes delgadas. **Radios** uni-biseriados, compuesto por células erectas y cuadradas (Fig. 6.4.A).

### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Dimorfismo vascular** presente, a veces, poco demarcado debido a la escasez de vasos de pequeño calibre. **Elementos de vaso** de gran calibre solitarios, de contorno circular a oval (Fig. 6.4.B); muy cortos; de 95,32 (69-134,2)  $\mu\text{m}$  long. y 257,5 (177-313)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 3,5  $\mu\text{m}$  de ancho; 27,1 vasos por  $\text{mm}^2$ . Placas de perforación simple, terminal, horizontales. Punteaduras alternas, de contorno subhexagonal. **Elementos de vaso** de pequeño calibre escasos solitarios, de contorno circular a oval, de 205  $\mu\text{m}$  long. y 70 (50-89)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 2,5  $\mu\text{m}$  de ancho; 13 vasos por  $\text{mm}^2$ . Placas de perforación terminales simple, subterminal, inclinada. Punteaduras alternas. **Tilosis** no esclerosada presente (Fig. 6.4.D). **Parénquima** apotraqueal difuso agregado, no lignificado, en series de 2

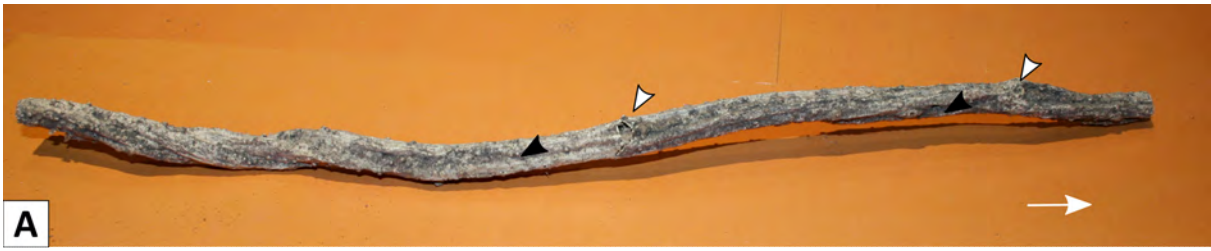
células de altura; **Parénquima** paratraqueal escaso en series de 2 células de altura (Fig. 6.4.C). **Fibras libriformes** de paredes medias (finas a gruesas); de 245,5  $\mu\text{m}$  long. y 18  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 3,5  $\mu\text{m}$  de ancho. **Dos tipos de radios** presentes. **Radios** 1-2 seriados de 4-8 células de altura (Fig. 6.4.E), formados por hileras mezcladas de células cuadradas a erectas, muy rara vez procumbentes. Punteaduras radio-vasculares ovaladas de disposición opuestas. Radios multiseriados 8-30 células de ancho, formados por hileras sucesivas de células erectas (ubicadas en los márgenes del radio), cuadradas, diagonales y procumbentes (ubicadas en el centro del radio) (Fig. 6.4.F).

### **Floema secundario**

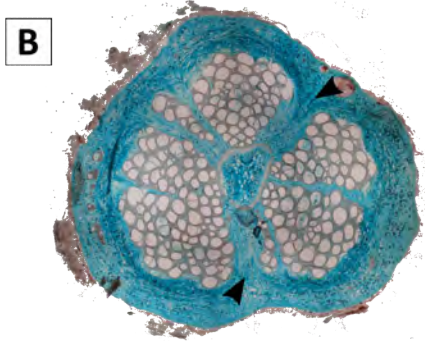
**Floema conductor:** Tubos cribosos en series radiales de 4-5 elementos, muy grandes, con una célula acompañante por elemento (Fig. 6.4.G). Placa cribada escalariforme, 4-5 campos por placa, subterminal, inclinada. Parénquima axial formando el tejido de fondo, con numerosas drusas por célula, series de dos células de altura. Fibras ausentes. Radios 1-2 seriados, de trayecto sinuoso, a veces rectilíneo. **Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos (Fig. 6.4.H). No se observaron fibras. Radios moderada a fuertemente dilatados (cuneiformes), por aumento de tamaño y división celular. Radios formados por hileras mezcladas de células cuadradas a erectas, muchas de las cuales devienen procumbentes o diagonales durante la dilatación. Esclerificación de los radios escasa. Esclereidas de paredes muy gruesas, en grupos (nidos escleróticos) (Fig. 6.4.I). Grupos formados exclusivamente por esclereidas. Presencia de laticíferos esquizógenos.

### **Parénquima disruptivo**

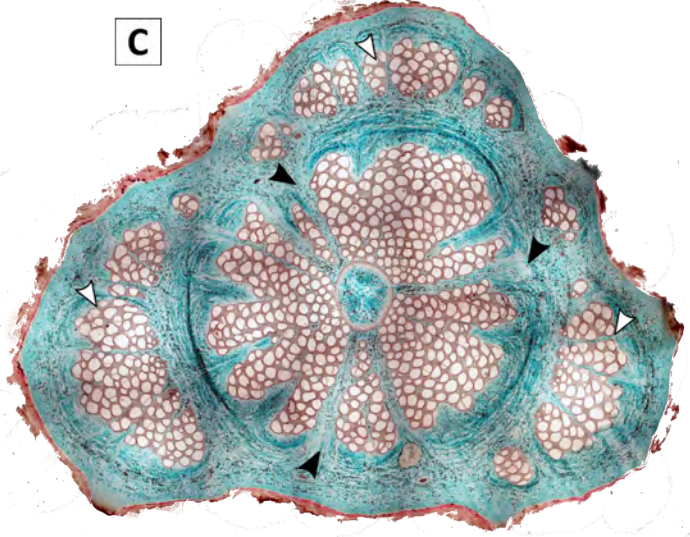
Células no lignificadas, isodiamétricas o bien elongadas en el sentido de la dilatación. Cristales (drusas) presentes, dispersas en las células jóvenes, por lo general un cristal por células. Depósitos amorfos oscuros presentes, por lo general en las células adultas, similares a idioblastos taníferos. Pérdida de turgencia y colapso de células común en las zonas más viejas (Fig. 6.2.G).



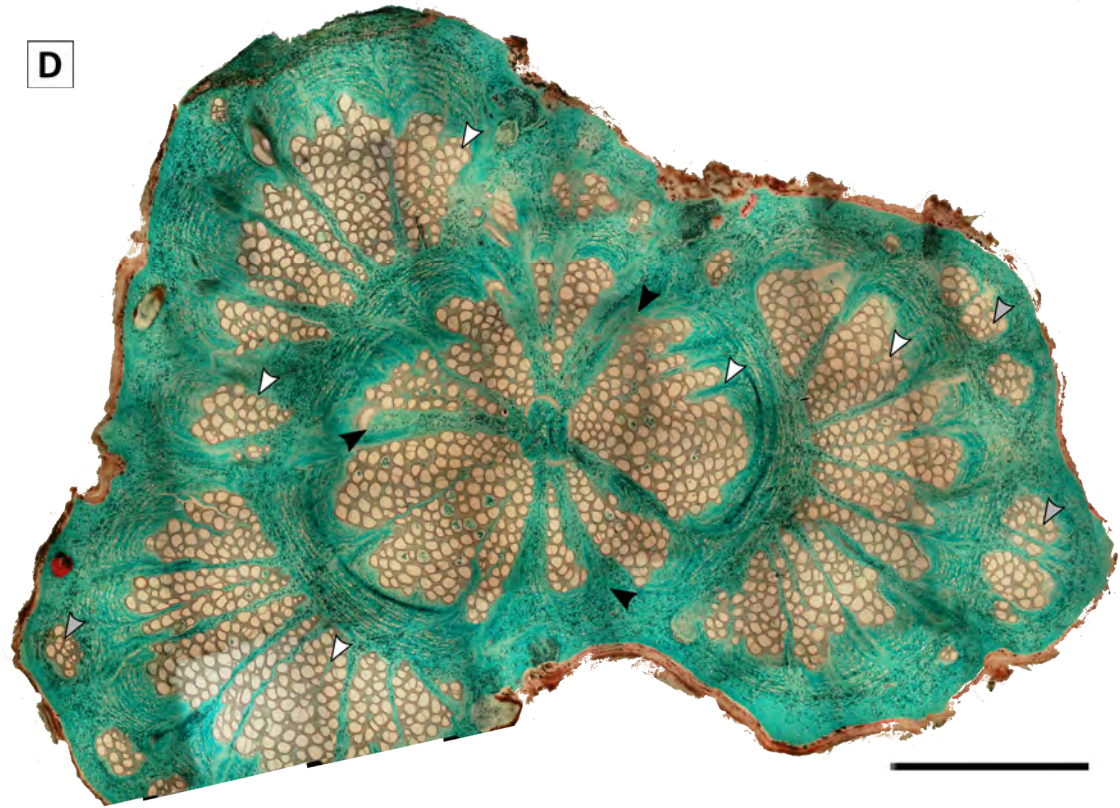
A



B



C

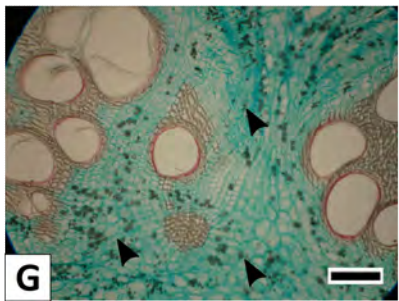
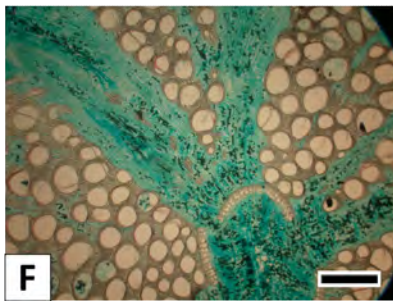
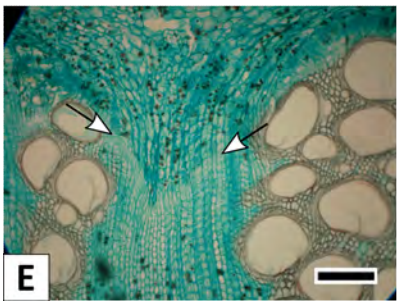
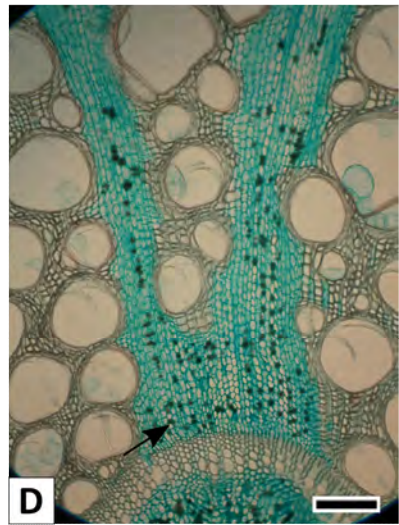
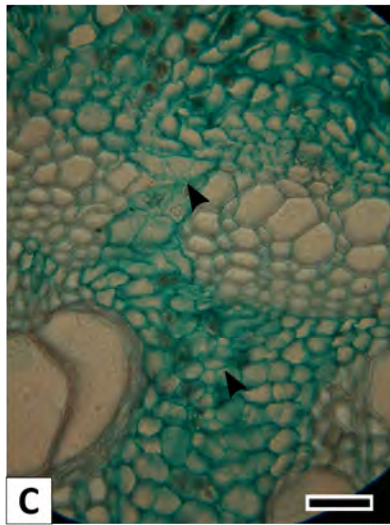
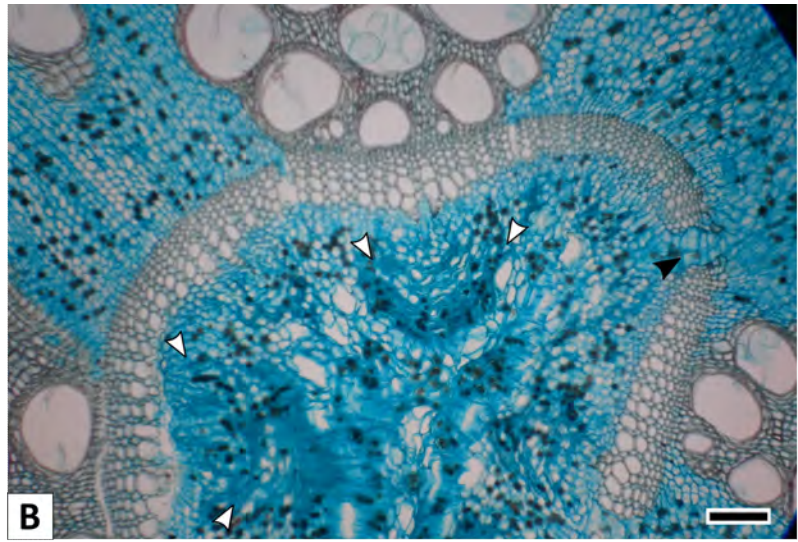


D

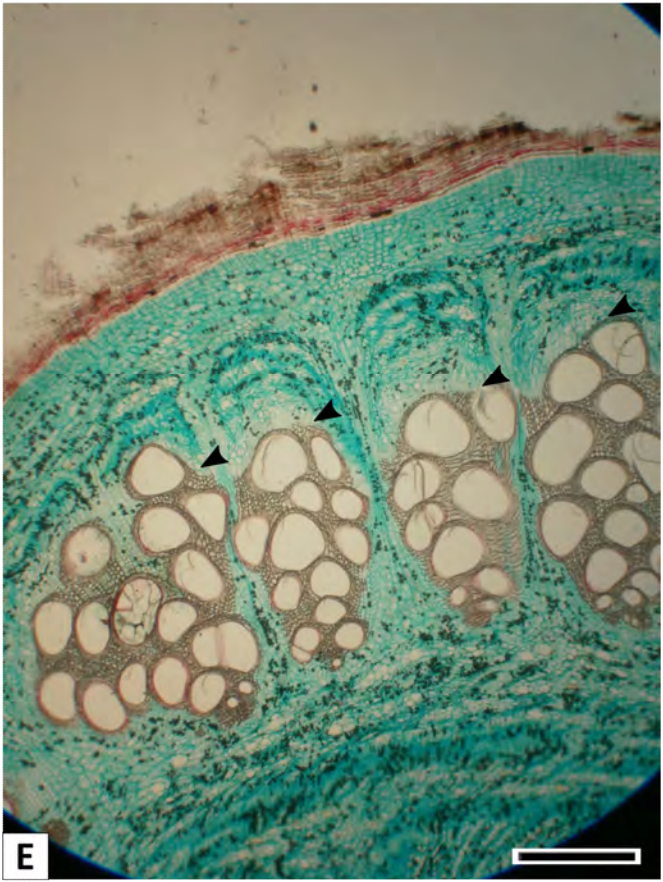
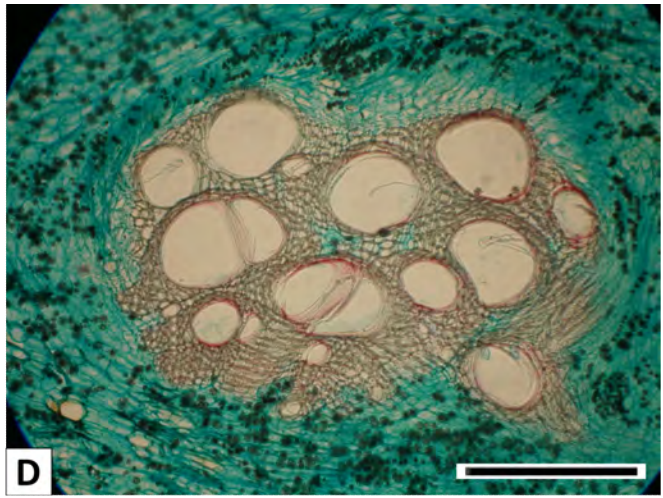
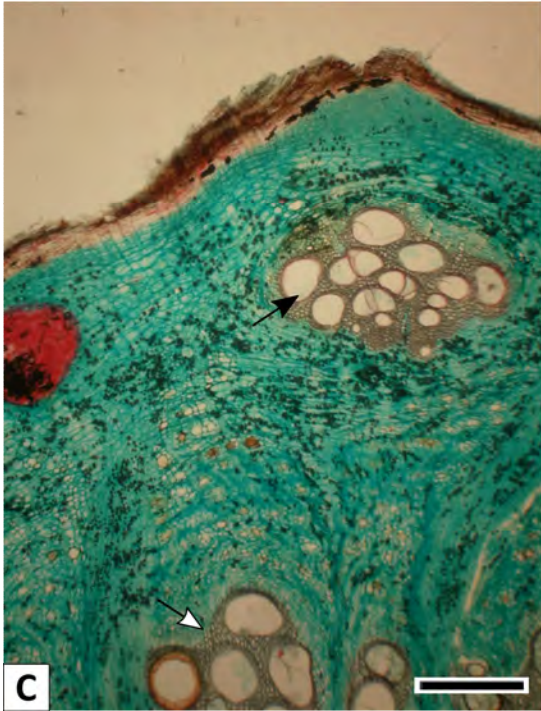
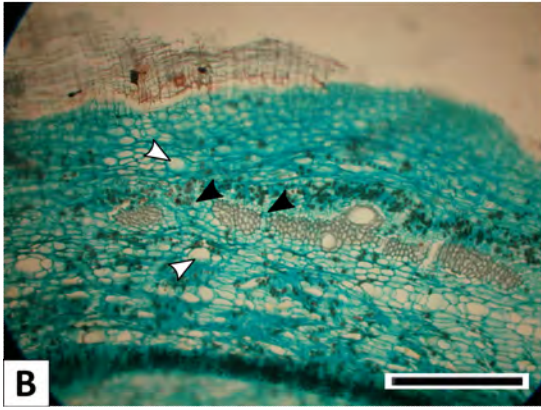
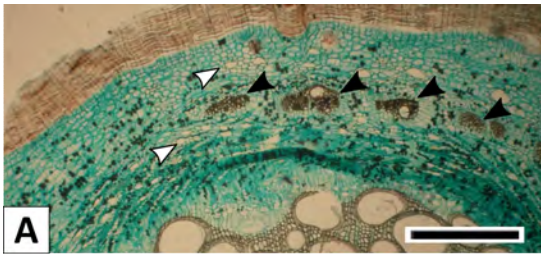


**(Página anterior) Fig. 6.1.** *Ipomoea cairica*. Relación entre las variantes cambiales y las ortósticas. **A.** Detalle del tallo a la altura del nudo (puntas de flecha blancas), nótese que los surcos (puntas de flecha negras) se forman por encima del nudo y reorganizan a la altura del nudo; La flecha blanca apunta en sentido apical. **B.** Tallo en una etapa temprana del desarrollo; nótese las zonas donde el cámbium produce mayor cantidad de floema al tiempo que produce muy poco xilema en tres zonas equidistantes en el tallo (puntas de flecha negras). **C.** Tallo en una etapa intermedia del desarrollo; nótese las zonas donde el cámbium produce mayor cantidad de floema al tiempo que produce muy poco xilema en tres zonas equidistantes en el tallo, donde también prolifera el parénquima disruptivo (puntas de flecha negras); nótese los segmentos de tejidos vasculares formados por los neocámbiumes (punta de flecha blancas). **D.** Tallo en una etapa tardía del desarrollo; nótese las zonas donde el cámbium produce mayor cantidad de floema al tiempo que produce muy poco xilema en tres zonas equidistantes en el tallo, donde también prolifera el parénquima disruptivo (puntas de flecha negras); Nótese los primeros segmentos de tejidos vasculares formados por los neocámbiumes (punta de flecha blancas) y una segunda camada de neocámbiumes (punta de flecha gris) que se diferenció en una posición más periférica. Barra: B, C, D: 5 mm. A: Tallo de 15 mm de diam.

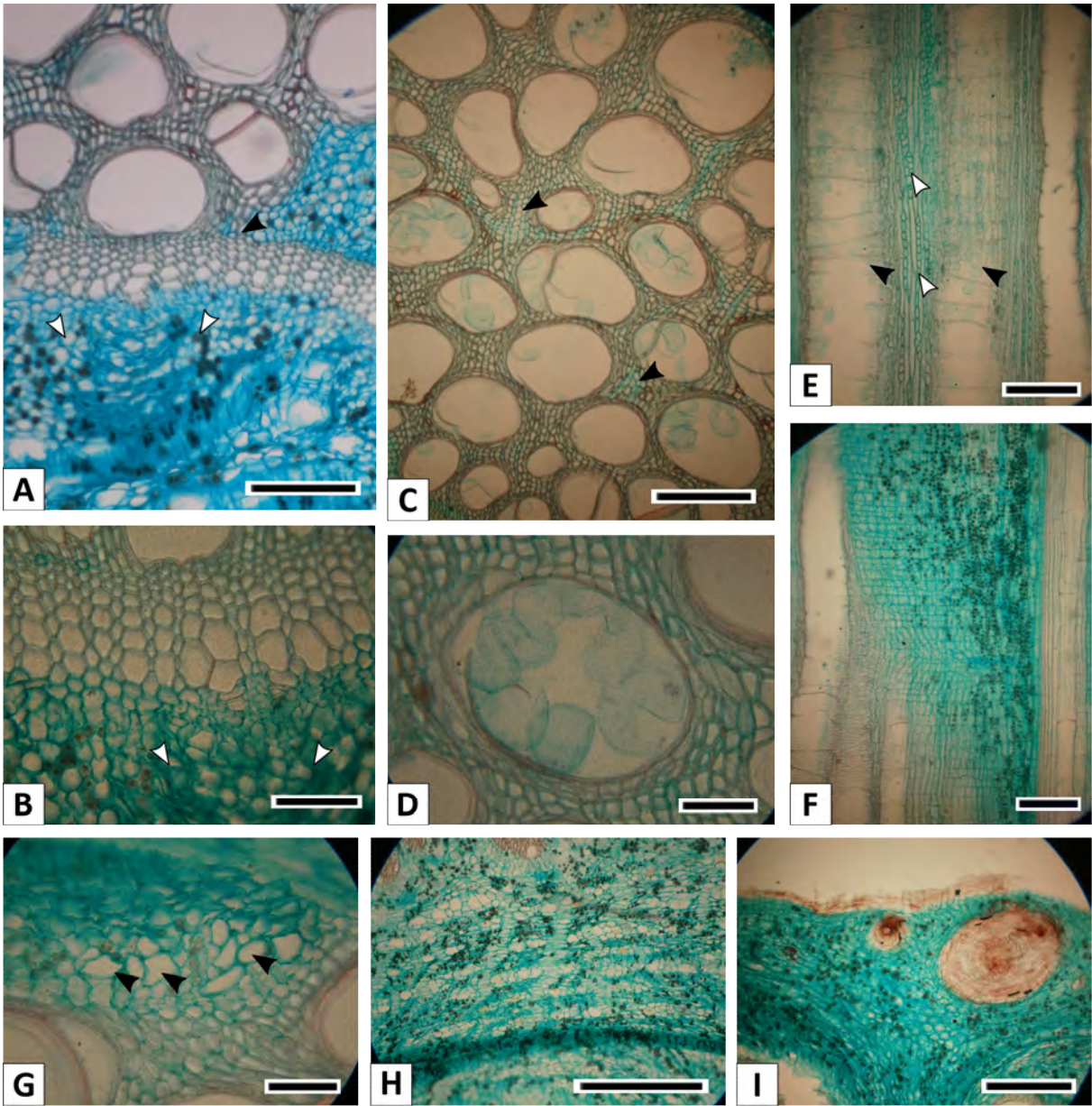
**(Página siguiente) Fig. 6.2.** *Ipomoea cairica*. Desarrollo del parénquima disruptivo. **A.** Corte transversal de la región central del tallo donde se observa el parénquima no lignificado (flecha negra) formado por el cámbium (flecha blanca) de forma centripeta a la altura de la cuña de floema. **B.** Detalle de A, nótese los haces de xilema primario y los haces de floema primario medular en forma de arco (puntas de flecha blancas) y el inicio del parénquima disruptivo. **C.** Detalle del parénquima disruptivo (punta de flecha negra) que prolifera desde la médula hacia la periferia, a expensas de parénquima preexistente. **D.** Parénquima no lignificado formado por el cámbium de las cuñas de floema (flecha negra); nótese la ocasional producción de xilema secundario centripeto por parte del cámbium de las cuñas. **E.** Detalle del cámbium a la altura de las cuñas de floema (flechas blancas), que produce floema centrífugo y parénquima no lignificado centripeto. **F.** Parénquima disruptivo que prolifera en sentido centrífugo a expensas del parénquima no lignificado de las cuñas; y en menor medida, en sentido centripeto a expensas de la médula. **G.** Parénquima disruptivo (puntas de flecha negras) que, al proliferar, produce la separación de los tejidos vasculares. Barra: A, B, D, E, G: 100  $\mu\text{m}$ ; C: 50  $\mu\text{m}$ ; F: 300  $\mu\text{m}$ .



**(Página siguiente) Fig. 6.3.** *Ipomoea cairica*. Desarrollo de los neocámbiumes. **A.** Corte transversal de la corteza primaria remanente donde se observan los laticíferos corticales (puntas de flecha blancas), nótese los segmentos de neocámbiumes (puntas de flecha negras). **B.** Los neocámbiumes proliferan hacia los lados y coalescen, separados por la proyección de los radios dilatados del floema (puntas de flecha negras); Nótese los laticíferos corticales (puntas de flecha blancas). **C.** Etapa temprana de la formación de un segundo ciclo de neocámbiumes (flecha negra) formado por fuera del primer anillo discontinuo de neocámbiumes (flecha blanca). Parénquima paratraqueal escaso (puntas de flecha negras). **D.** Detalle de un segmento vascular, rodeado de parénquima no lignificado, del segundo ciclo de neocámbiumes donde se observa la formación de xilema centripeto y floema centrifugo. **E.** Detalle de cuatro arcos de neocámbiumes (puntas de flecha negras) rodeados de parénquima cortical primario y disruptivo no lignificado. Barra: A, B, C, D, E: 250  $\mu\text{m}$ .



**(Página siguiente) Fig. 6.4.** *Ipomoea cairica*. Anatomía. **A.** Corte transversal de la región central del tallo donde se observa el límite entre el xilema secundario juvenil y adulto (puntas de flecha negras) y los haces de floema primario medular en forma de arco (puntas de flecha blancas) y el inicio del parénquima disruptivo. **B.** Detalle de los haces de floema primario medular en forma de arco (puntas de flecha blancas). **C.** Xilema secundario adulto donde se observan los vasos de gran calibre solitarios; las fibras de paredes finas a muy finas; y el parénquima apotraqueal difuso en agregados (puntas de flecha negras). **D.** Detalle de tílides no esclerosadas. **E.** Corte tangencial del xilema adulto donde se observan los radios uni-biseriados (puntas de flecha blancas) y los elementos de vaso de gran calibre muy cortos (puntas de flecha negras). **F.** Corte radial del xilema adulto, nótese las hileras alternas de células erectas y cuadradas de los radios. **G.** Floema secundario conductor, donde se observan los tubos cribosos en múltiples radiales. **H.** Floema no conductor donde se observan los tubos cribosos colapsados y los radios dilatados. **I.** Detalle de los nidos escleróticos formados en la corteza. Barra: A, C, E, F, H, I: 100  $\mu\text{m}$ ; B, D, G: 50  $\mu\text{m}$ .





## ANGIOSPERMAS: CONVULVACEAE: *IPOMOEA INDICA* (BURM. F.) MERR.

El tallo primario es de contorno circular. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se produce a través de un cámbium típico.

**Procesos ontogenéticos:** Cámbium típico.

**Variantes cambiales:** -*No considerado*- (Crüger, 1850, 1851); 1 Gruppe, (Schenck, 1893); -*No considerado*- (Solereeder, 1908); Normales (Shirley & Lambert, 1918); -*No considerado*- (Obaton, 1960); -*No considerado*- (Metcalf, 1983); “normal” cambium (=Cámbium “normal”) (Carlquist, 1988); “normal” cambium (=Cámbium “normal”) (Carlquist, 1991); -*No considerado*- (Caballé, 1993; Bamber & Ter Welle, 1994; Angyalossy et al., 2015).

### Etapa erecta: Crecimiento primario

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro central** eustélico. **Médula** diafragmática (Fig. 7.1) dividida en dos zonas, la central parenquimática, formada por células muy cortas de sección circular, que se lignifica de forma tardía; y zona la periférica esclerenquimática, formada por células elongadas de sección circular (Fig. 7.2.D y E), por lo general con cristales (Fig. 7.2.C). **Haces colaterales**, dispuestos en zigzag. **Protoxilema** formado por 1-2 vasos, con engrosamientos espiralados de doble hélice, rodeados de parénquima. **Metaxilema** formado por 4-5 vasos, con placas de perforación escalariforme con 20-30 barras por placa, rodeados por fibras. **Periciclo** fibroso de 3-4 capas de espesor; células alargadas, de paredes finas que se vuelven gruesas y lignificadas al poco de iniciado el crecimiento secundario (Fig. 7.2.A y B). **Corteza** formada por 12-14 capas de células parenquimáticas, cuyas capas más externas se diferencian como colénquima laminar cuando se inicia el crecimiento secundario (Fig. 7.2.B). Suele presentar canales secretores (laticíferos) (Fig. 7.2.B). **Epidermis** uniestratificada.

### Etapa erecta: Crecimiento secundario

El cámbium se origina en tallos de 5-6 mm, de forma típica. El crecimiento secundario se inicia



con la producción de un xilema secundario juvenil formado por escasos vasos de pequeño calibre solitarios, con placas de perforación esclariforme, con 20 barras por placa (muy similares a los vasos del metaxilema), en especial en las zonas del cámbium fascicular, y numerosas fibras de paredes finas a gruesas hasta gruesas (Fig. 7.2.A).

### **Etapa epiclina: Cámbium típico**

En los tallos de 6-6,5 mm, el cámbium produce xilema secundario maduro, caracterizado por los vasos de gran calibre, fibras de paredes finas a gruesas, escaso parénquima axial y radios uniseriados (Fig. 7.3.A).

La dilatación de los radios del floema se propaga al periciclo y luego al parénquima cortical primario. Las células de periciclo fibroso resultan separadas por la dilatación de parénquima, y las células que se generan en respuesta y ocupan el espacio dejado, son a su vez esclerenquimáticas.

En los tallos de 2,5 mm. se origina el felógeno a partir del parénquima cortical exterior. El felógeno produce una felodermis poco desarrollada y felema continuo y delgado, formado por células muy esclerosadas.

## **Anatomía**

### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin disposición particular. **Vasos** de pequeño calibre solitarios, escasos, de contorno circular a oval. Placas de perforación esclariforme, con 20 barras por placa (muy similares a los vasos del metaxilema), en especial en las zonas del cámbium fascicular. **Fibras** libriformes de paredes finas a gruesas hasta gruesas.

### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

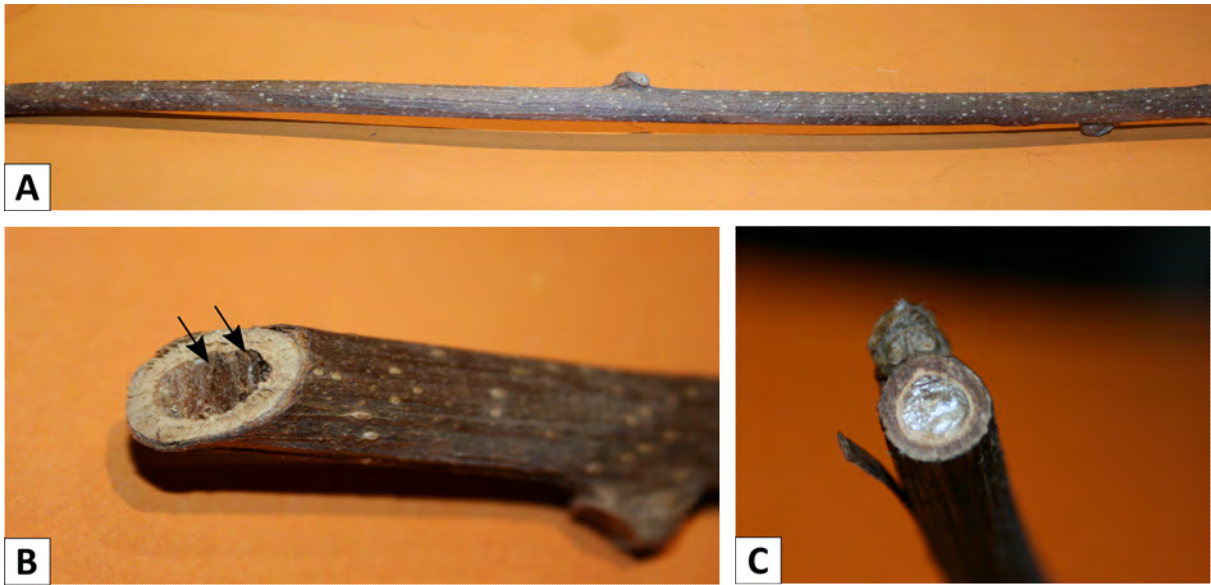
**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Dimorfismo vascular** ausente. **Vasos** solitarios, de contorno circular a oval; cortos y anchos; de 377,7  $\mu\text{m}$  long. y 37,4 (35,6-39,8)

µm diám, con paredes de 1,2 µm de ancho; 65 vasos por mm<sup>2</sup>. Placas de perforación subterminales escalariformes con 6-8 barras por placa, muy inclinadas (Fig. 7.3.C). Punteaduras opuestas a escalariformes, aberturas internas que tienden a coalescer hacia los extremos del elemento. **Parénquima** apotraqueal difuso, en series de 4 células de altura. **Parénquima** paratraqueal escaso en series de 4 células de altura (Fig. 7.3.B). **Fibras libriformes** de paredes medias (finas a gruesas); de 420,75 µm long. y 7,8 µm diám, con paredes de 3,05 µm de ancho;. **Radios** uni a triseriados de hasta 20 células de alto, por lo general con prolongaciones uniseriadas en los extremos, de varias decenas de células de altura, que pueden coalescer con otros radios (Fig. 7.3.D y E). Es común que los radios estén fusionados a lo largo del tallo. Radios compuestos por hileras alternas de células erectas, cuadradas y, en menor medida, hileras de células erectas y cuadradas mezcladas (Fig. 7.3.F). Punteaduras radio-vasculares simples y ovaladas de disposición opuestas. Radios muy abundantes, separados por 2-5 hileras de células axiales.

### **Floema secundario**

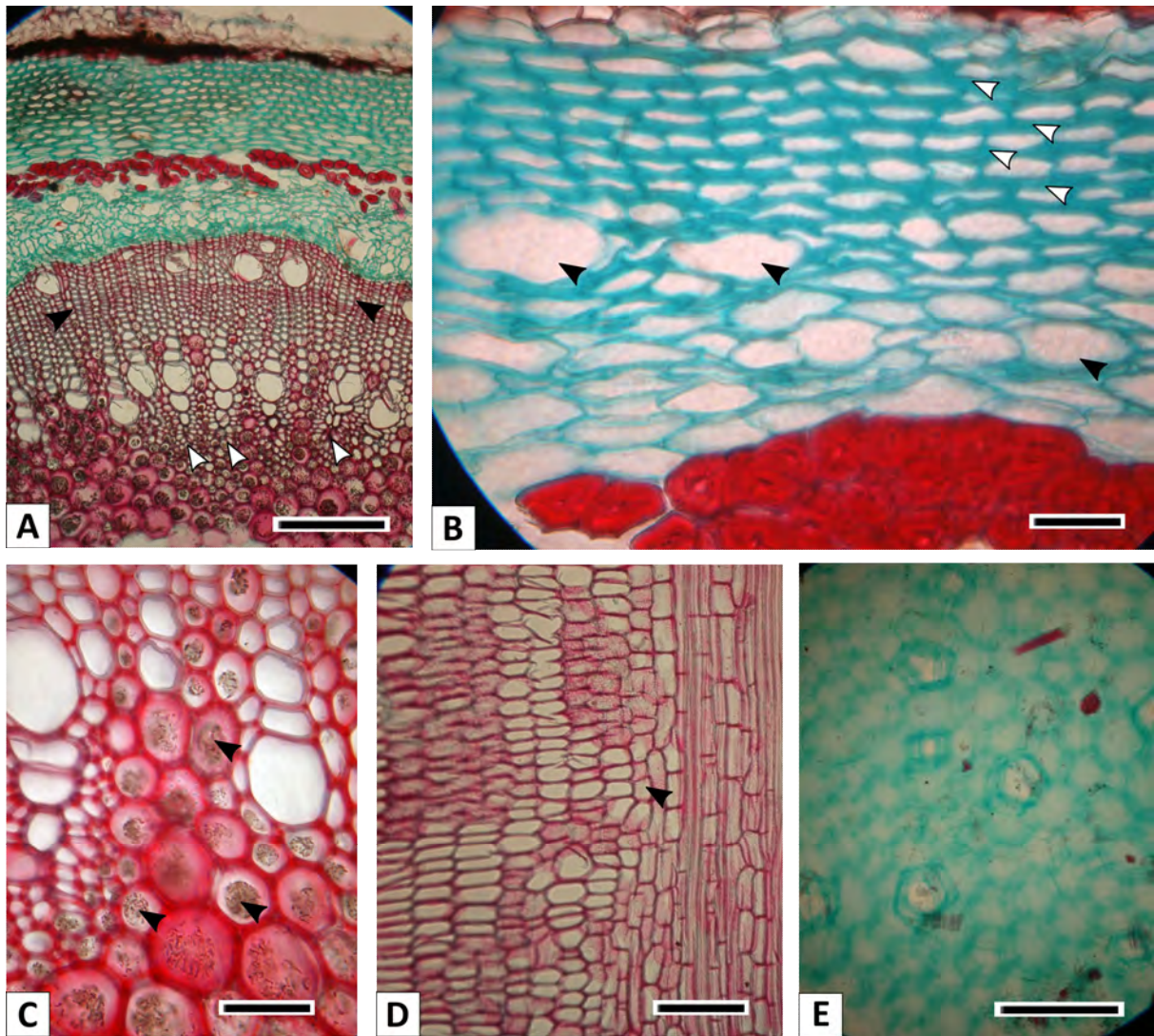
**Floema secundario conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados. Tubos cribosos solitarios, muy grandes, con una célula acompañante por elemento. Parénquima axial formando el tejido de fondo. Fibras ausentes. Radios uni a triseriados, de trayecto sinuoso. **Floema no conductor:** No se observó floema no conductor.





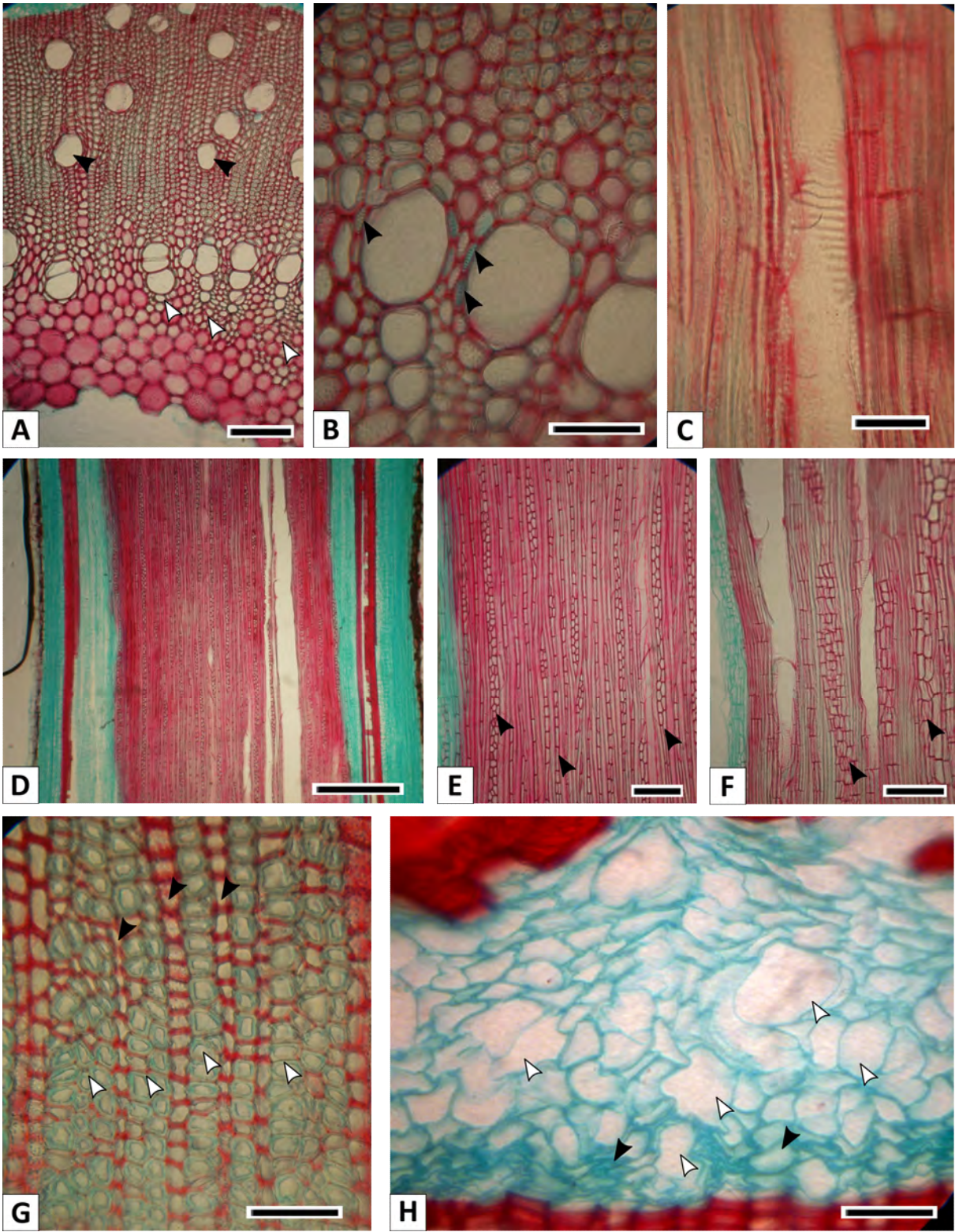
**Fig. 7.1.** *Ipomoea indica*. Aspecto del tallo. **A.** Tallo con cámbium típico. **B, C.** Detalle de la médula diafragmática (flechas negras). A, B, C: Tallos de 9 mm de diam.





**Fig. 7.2.** *Ipomoea indica*. Anatomía. **A.** Corte transversal del tallo con cámbium típico, nótese los haces de xilema primario (puntas de flecha blancas) y el límite entre el xilema secundario juvenil y adulto. **B.** Detalle de la corteza, donde se observan los laticíferos (puntas de flecha negras) y el colénquima laminar (puntas de flecha blancas), nótese el el periciclo esclerosado en la parte inferior de la foto. **C.** Detalle de la médula externa donde se observan los cristales (puntas de flecha negras). **D.** Corte longitudinal de la médula diafragmática. **E.** Corte transversal del parénquima no lignificado de la médula diafragmática. Barra: A: 250  $\mu\text{m}$ ; B, C, D, E: 100  $\mu\text{m}$ .

**(Página siguiente) Fig. 7.3.** *Ipomoea indica*. Anatomía. **A.** Detalle de la zona central del tallo, nótese los haces de xilema primario (puntas de flecha blancas) y los vasos del xilema adulto solitarios. **B.** Parénquima paratraqueal escaso (puntas de flecha negras). **C.** Detalle de la placa de perforación escalariforme. **D.** Corte tangencial donde se observan los radios uni a triseriados. **E.** Detalle de D, nótese los radios uni a triseriados (puntas de flecha negras). **F.** Corte radial del xilema adulto, nótese las hileras alternas de células erectas y cuadradas de los radios (puntas de flecha negras). **G.** Corte transversal del xilema secundario donde se observa los radios (puntas de flecha negras) separados por escasas hileras de elementos axiales (puntas de flecha blancas). **H.** Corte transversal floema secundario donde se observa los tubos cribosos (puntas de flecha blancas) y el parénquima axial (puntas de flecha negras). Barra: A, E, F: 100  $\mu\text{m}$ ; B, C, G, H: 50  $\mu\text{m}$ ; D: 250  $\mu\text{m}$ .







**ANGIOSPERMAS: FABACEAE: *CANAVALIA BONARIENSIS* LINDL.**

Tallo primario de contorno circular. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario comienza de un cámbium típico. El primer xilema que se produce es xilema secundario juvenil, y a continuación el cámbium produce xilema secundario adulto. En muchas zonas, el cámbium produce floema secundario en ambos sentidos (centrípeto y centrífugo), durante cortos períodos de tiempo. Luego, el cámbium vuelve a producir xilema secundario adulto (externo). El cámbium vascular reduce la producción de xilema en varias zonas, donde aumenta la producción de floema al mismo tiempo. De este modo el cámbium adquiere un contorno lobulado pero el tallo permanece cilíndrico. Más adelante, el parénquima xilemático no lignificado prolifera y se rediferencia en un parénquima disruptivo (por su efecto en la fragmentación de los tejidos vasculares). En consonancia, el cámbium vascular reduce la producción de xilema donde la proliferación de parénquima actúa más intensamente, tornándose así lobulado.

**Procesos ontogenéticos:** Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Parénquima disruptivo; Neocámbiumes.

**Variantes cambiales:** Stämme wo die Holzparthieen in radialer Richtung von einander sich trennen (=Tallos donde los trozos de leño se separan entre sí en dirección radial) (Crüger, 1850, 1851); 14 Gruppe, Tetrapteris-Typus (=Grupo 4, Tipo Tetrapteris) (Schenck, 1893); Cleavage of the xylem-mass (=Escisión de la masa del xilema) (Solleder, 1908); -No considerado- (Shirley & Lambert, 1918); Tige a bois dispersé (=Tallo con leño disperso) (Obaton, 1960); Fissured xylem (=Xilema fisurado) (Metcalf, 1983); Wood portions dispersed or separated by divisions in parenchyma and parenchyma expansion (=Porciones leñosas dispersas o separadas por divisiones en el parénquima y expansión del parénquima) (Carlquist, 1988); Wood parts ('fibrous' woody parts) dispersed by parenchyma proliferation (=Partes leñosas, partes leñosas 'fibrosas', dispersas por la proliferación de parénquima) (Carlquist, 1991); Xylem cylinder in lobes (=Cilindro xilemático en lóbulos) (Caballé, 1993); Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays (=Tejido anómalo, parénquima indiferenciado, en radios) (Bamber & Ter Welle, 1994); Xylem

dispersed by parenchyma divisions (=Xilema disperso por las divisiones del parénquima) (Angyalossy et al., 2015).

### **Etapa erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro central** eustélico. **Médula** compuesta por células parenquimáticas esclerosadas, elongadas de sección circular. **Haces vasculares** colaterales. 16 haces de xilema primario. **Protoxilema** formado por 1-2 vasos rodeados de fibras. **Metaxilema** formado por 1-2 vasos de mayor diámetro rodeados de fibras (Fig. 8.2.A y B). Intersticios foliares formados por células parenquimáticas. **Corteza** parenquimática. **Epidermis** uniestratificada.

### **Etapa erecta: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia en tallos de 5-6 mm, con un cámbium típico que produce xilema secundario juvenil. Este xilema está caracterizado por los vasos de pequeño calibre múltiples radiales de hasta 6 elementos, desarrollados solo en el cámbium fascicular; las fibras de paredes delgadas y los radios uni-biseriados, compuesto por células erectas y cuadradas, de paredes delgadas (Fig. 8.2.A y B).

### **Etapa epiclina: Cámbium típico**

En los tallos de 6-6,3 mm el cámbium produce xilema secundario adulto (externo), caracterizado por los abundantes vasos de gran calibre, los escasos vasos de pequeño calibre, el parénquima no lignificado y los radios multiseriados (Fig. 8.2.A).

El **felógeno** se origina en los tallos de 6,5 mm, en la zona externa del parénquima cortical. Peridermis de escaso desarrollo durante toda la vida: felodermis de hasta 8 células de ancho; felema homogéneo y perenne de hasta 12 células de ancho.

### **Etapa epiclina: Parénquima disruptivo**

A continuación, en los tallos de 18-20 mm, se desarrolla un parénquima disruptivo que se inicia en diversos sitios a la vez de la periferia de leño, en general asociado a los radios dilatados del floema secundario (Fig. 8.4.A). Este nuevo parénquima progresa de forma centripeta a través, y a expensas, del parénquima no lignificado. Este parénquima de dilatación presenta escasa o nula lignificación y gran cantidad de depósitos amorfos oscuros. Este parénquima prolifera a través, y a expensas, del parénquima no lignificado, de modo tal que fragmenta a los tejidos xilemáticos y los separa en islas más o menos aisladas (Fig. 8.4). Debido a esto puede considerarse un parénquima disruptivo. El proceso de disrupción se produce al mismo tiempo que el xilema pierda su condición de estratificado.

#### **Etapa epiclina: Cámbium lobulado**

En los tallos añosos, de alrededor de 40-44 mm, el cámbium vascular reduce la producción de xilema en varias zonas, donde aumenta la producción de floema al mismo tiempo. Estos surcos se generan justo debajo de la salida de una traza rameal y a medida que el crecimiento avanza los surcos se acumulan en los entrenudos (Fig. 8.1.E y F).

De este modo el cámbium adquiere un contorno lobulado pero el tallo permanece cilíndrico en un primer momento (Fig. 8.1.E). Más tarde, las tasas de producción de floema no alcanzan a compensar la disminución en la producción de floema, de modo tal que el tallo resulta lobulado (Fig. 8.1.A, B y F).

#### **Etapa epiclina: Neocámbiumes**

De forma tardía, en tallos de 50-60 mm, se rediferencian, a partir del parénquima disruptivo, cortos segmentos de cámbium (neocámbium), de 8-10 células de extensión en sentido tangencial. Estos neocámbiumes se rediferencian en grupos asociados a las zonas de mayor producción de xilema (lóbulos del cámbium), en especial en las zonas perimedulares donde el parénquima disruptivo se ha desarrollado más. Estos neocámbiumes por regla general, presentan escasa

actividad. El origen y la forma de los neocámbiumes son atípicos pero su actividad es típica (Fig. 8.4.F).

## **Anatomía**

### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin disposición particular. **Vasos de pequeño calibre** múltiples radiales de hasta 6 elementos, rara vez solitarios de contorno anguloso; solo producidos por el cámbium fascicular. **Fibras** de paredes finas a muy finas. **Radios** uni-biseriados, compuesto por células erectas y cuadradas (Fig. 8.2.A).

### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin disposición particular. **Dimorfismo vascular** presente. **Vasos de gran calibre** solitarios, en pares tangenciales y agrupados (Fig. 8.2.C); de 273,1 (251-299)  $\mu\text{m}$  long. y 318 (256-365)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 8  $\mu\text{m}$  de ancho; 5,39 vasos por  $\text{mm}^2$ . Placa de perforación simple y transversal. Punteaduras intervasculares alternas de contorno hexagonal (Fig. 8.2.J). **Vasos de pequeño calibre** en series radiales de 5-9 elementos; a veces en grupos de hasta 4-8 vasos, mezclados con los vasos de gran calibre; más raro solitarios, de contorno circular a elíptico; 279  $\mu\text{m}$  long. y 29,5 (18-31)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 6,7  $\mu\text{m}$  de ancho; 47,1 vasos por  $\text{mm}^2$ . Placa de perforación simple y oblicua. Posiblemente con engrosamientos espiralados de doble o hasta triple hélice. **Parénquima paratraqueal** escaso. **Parénquima apotraqueal** abundante, difuso en agregados de hasta 6 células de ancho. Por lo general las células ubicadas en la “periferia” se encuentran lignificadas (Fig. 8.2.C), en series parenquimáticas de 4, en ocasiones 8 hasta 12, células de alto por lo general con uno o dos cristales prismáticos por célula. En tanto que la región central está formada por parénquima fusiforme, con escasa o nula lignificación, con espacios intercelulares presentes, vacíos; presencia de depósitos amorfos oscuros en las inmediaciones de los espacios intercelulares. **Fibras**

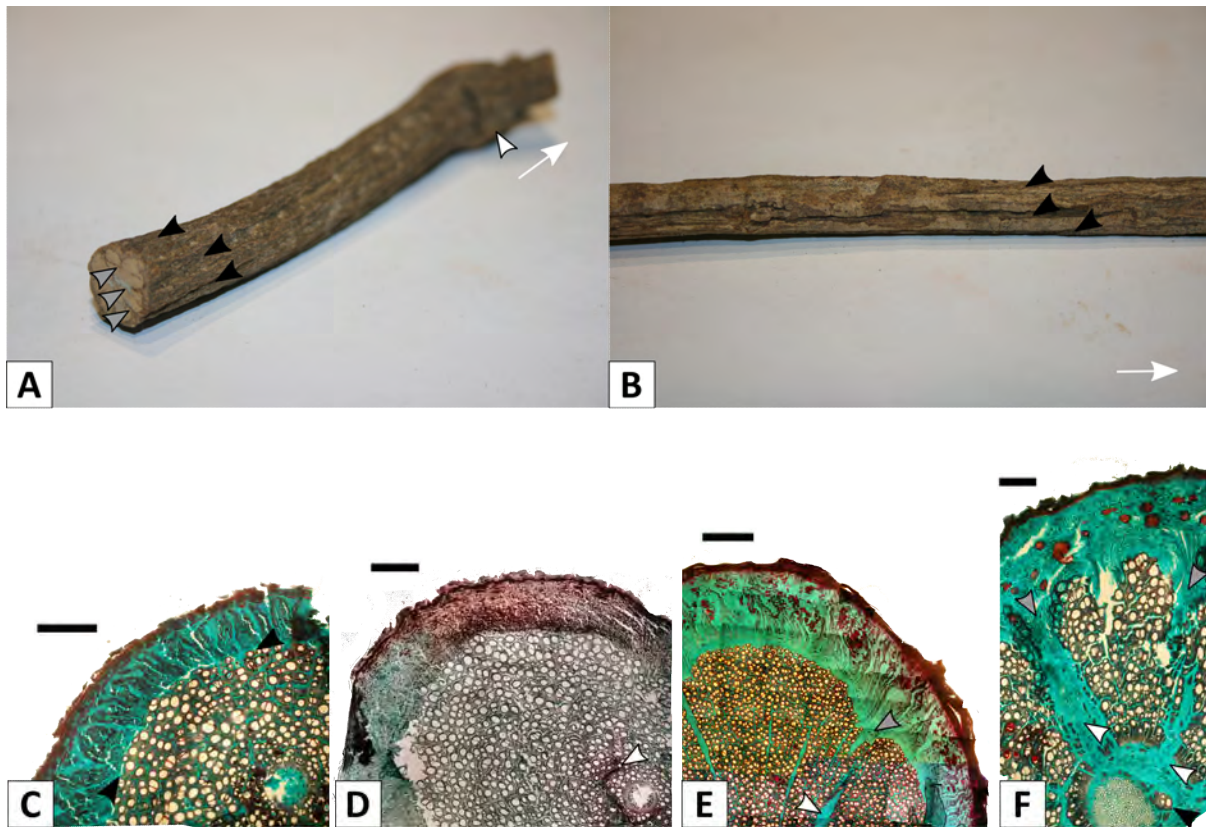
libriformes escasas, de paredes finas hasta finas a gruesas; 197,5  $\mu\text{m}$  long. y 16  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 3,5  $\mu\text{m}$  de ancho. **Fibras gelatinosas** en grupos, mezcladas con las fibras libriformes, por lo general se asocian al parénquima apotraqueal, en forma de islotes a ambos lados de las hileras de parénquima (Fig. 8.2.F). Los islotes suelen estar rodeados por fibras septadas con uno o dos cristales por cavidad, por lo general 20-30 septos por fibra. 201,2  $\mu\text{m}$  long. y 16,5  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 3,7  $\mu\text{m}$  de ancho **Radios uniseriados** presentes (Fig. 8.2.G). **Radios multiseriados** de más de 25 células de ancho y decenas de células de altura (Fig. 8.2.H). Cuerpo formado por células procumbentes con depósitos amorfos oscuros, posiblemente taninos, rodeados por una o dos hileras de células cuadradas a erectas (Fig. 8.2.I). **Leño estratificado** completo (todos los elementos estratificados excepto los radios más anchos) en los leños jóvenes y en el floema.

### **Floema secundario**

**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados. Tubos cribosos, por lo general solitarios y, en menor medida en series radiales (Fig. 8.3.C). Una célula acompañante por tubo criboso. Parénquima axial formando el tejido de fondo, a veces con depósitos amorfos oscuros, posiblemente taninos. Fibras ausentes. Radios de trayecto sinuoso, compuestos por células con drusas (un cristal grande o varios pequeños por célula) y células con gran cantidad de depósitos amorfos oscuros, posiblemente taninos. **Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos. Radios moderada a fuertemente dilatados, dilatación por aumento del tamaño y división celular, la dilatación empieza de forma difusa (Fig. 8.3.D) pero tiende a concentrarse en el centro de los radios más anchos en los estados avanzados del desarrollo (Fig. 8.3.E). Presencia de gran cantidad de depósitos amorfos oscuros, posiblemente taninos, en el parénquima axial. Esclerificación presente en el parénquima radial y en menor medida en el axial. Esclereidas radiales de paredes gruesas, en grupos (nidos escleróticos), en especial en la región central del radio. Grupos formados exclusivamente por esclereidas. Esclereidas axiales escasas, difusas, de paredes muy gruesas (Fig. 8.3.F y G).

### **Parénquima disruptivo**

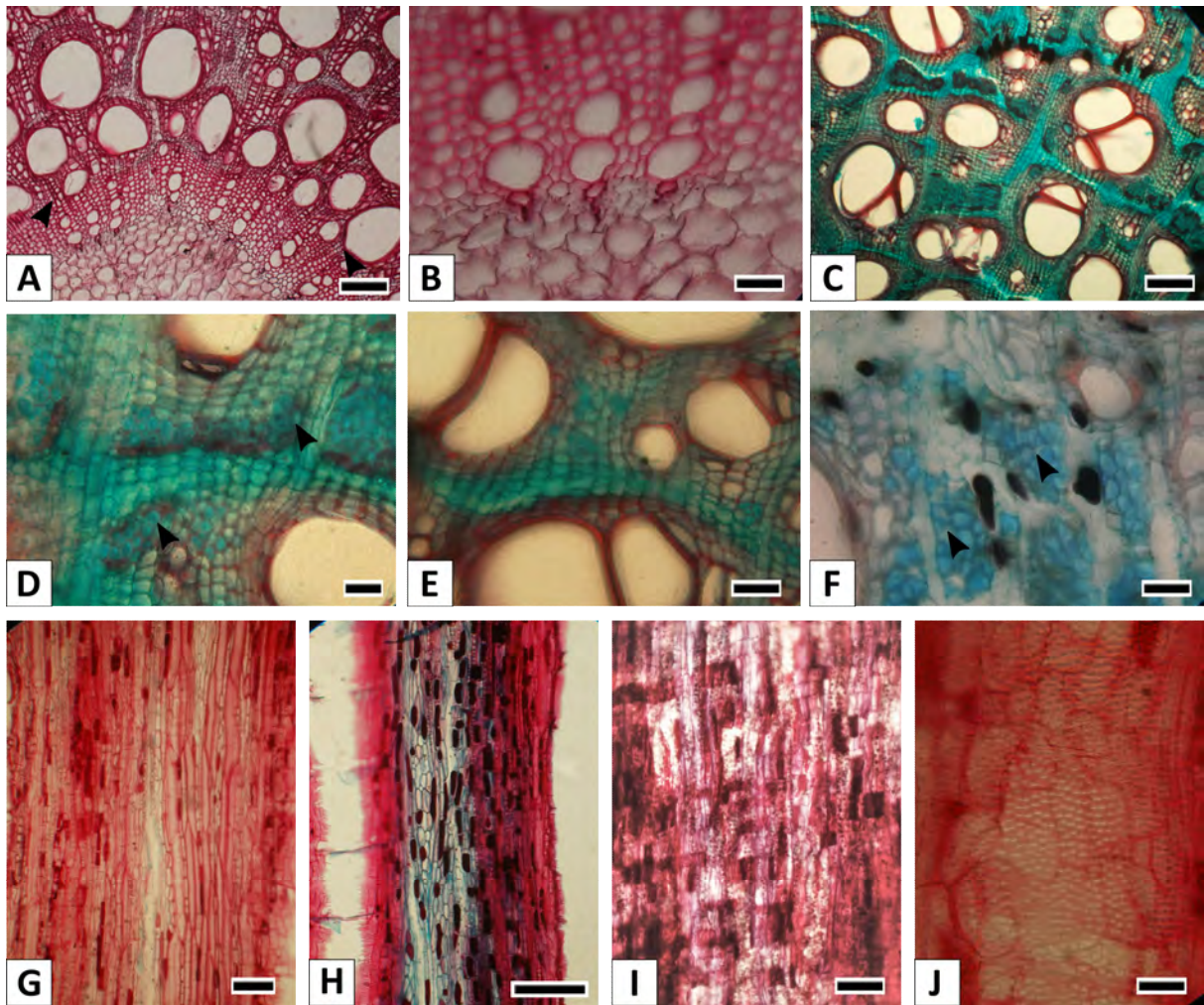
Células no lignificadas, isodiamétricas o bien elongadas en el sentido de la dilatación. Cristales (drusas) presentes, abundantes en las células adultas, por lo general un cristal por célula. Depósitos amorfos oscuros presentes, por lo general en las células jóvenes, similares a idioblastos taníferos.



**Fig. 8.1.** *Canavalia bonariensis*. Relación entre las ortósticas y las variantes cambiales. **A, B.** Vista general del tallo (puntas de flecha blancas); Nótese la posición de los surcos del tallo (puntas de flecha negras) con respecto a las zonas donde el cámbium produce menos xilema (puntas de flecha grises) La flecha blanca indica el sentido apical. **C.** Tallo con cámbium típico (puntas de flecha negras). **D.** Desarrollo del parénquima disruptivo en la zona central del tallo (puntas de flecha blancas); Nótese el cámbium típico. **E.** Proliferación del parénquima disruptivo a través de los radios (punta de flecha blanca); Nótese el cámbium lobulado (punta de flecha gris). **F.** Desarrollo de neocambiums (punta de flecha negra). Nótese la proliferación del parénquima disruptivo a través de los radios (punta de flecha blanca) y el cámbium lobulado (punta de flecha gris). Barra: C, D, E, F: 2mm. A, B: Tallos de 40 mm de diam.

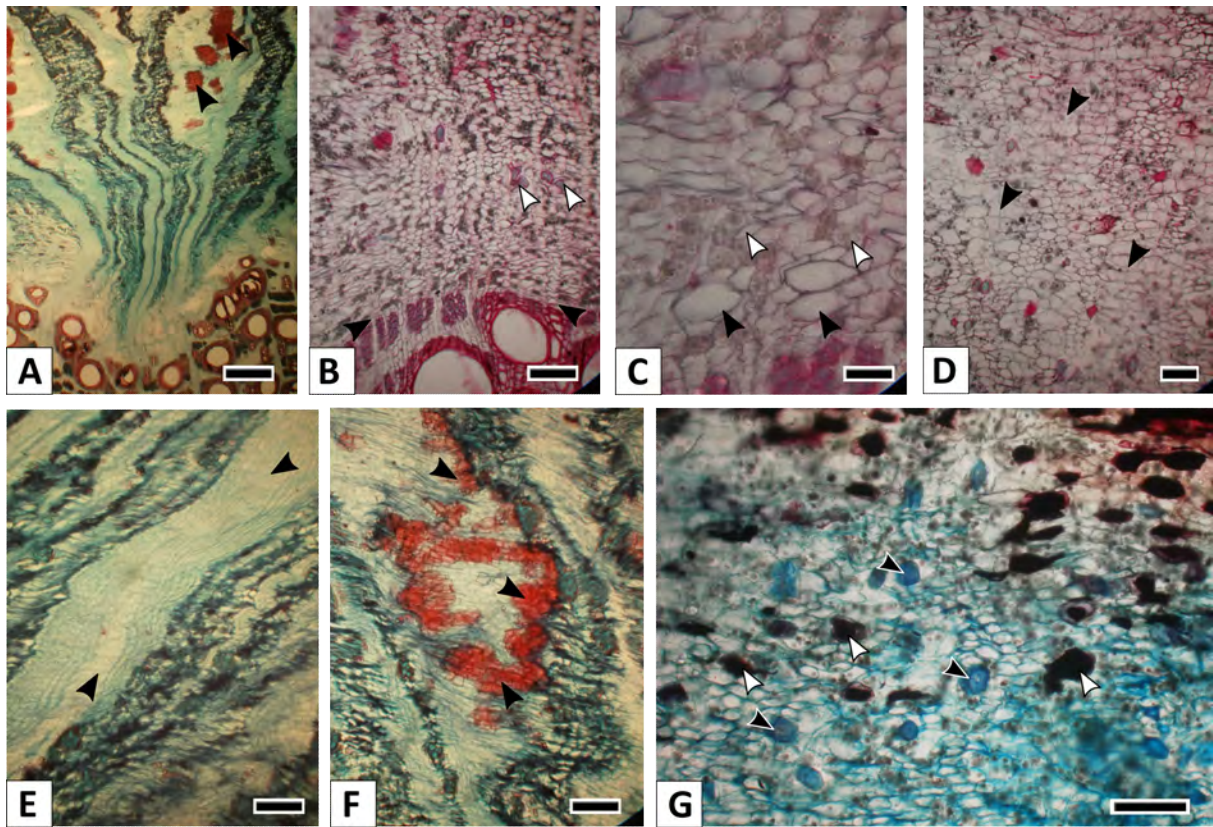






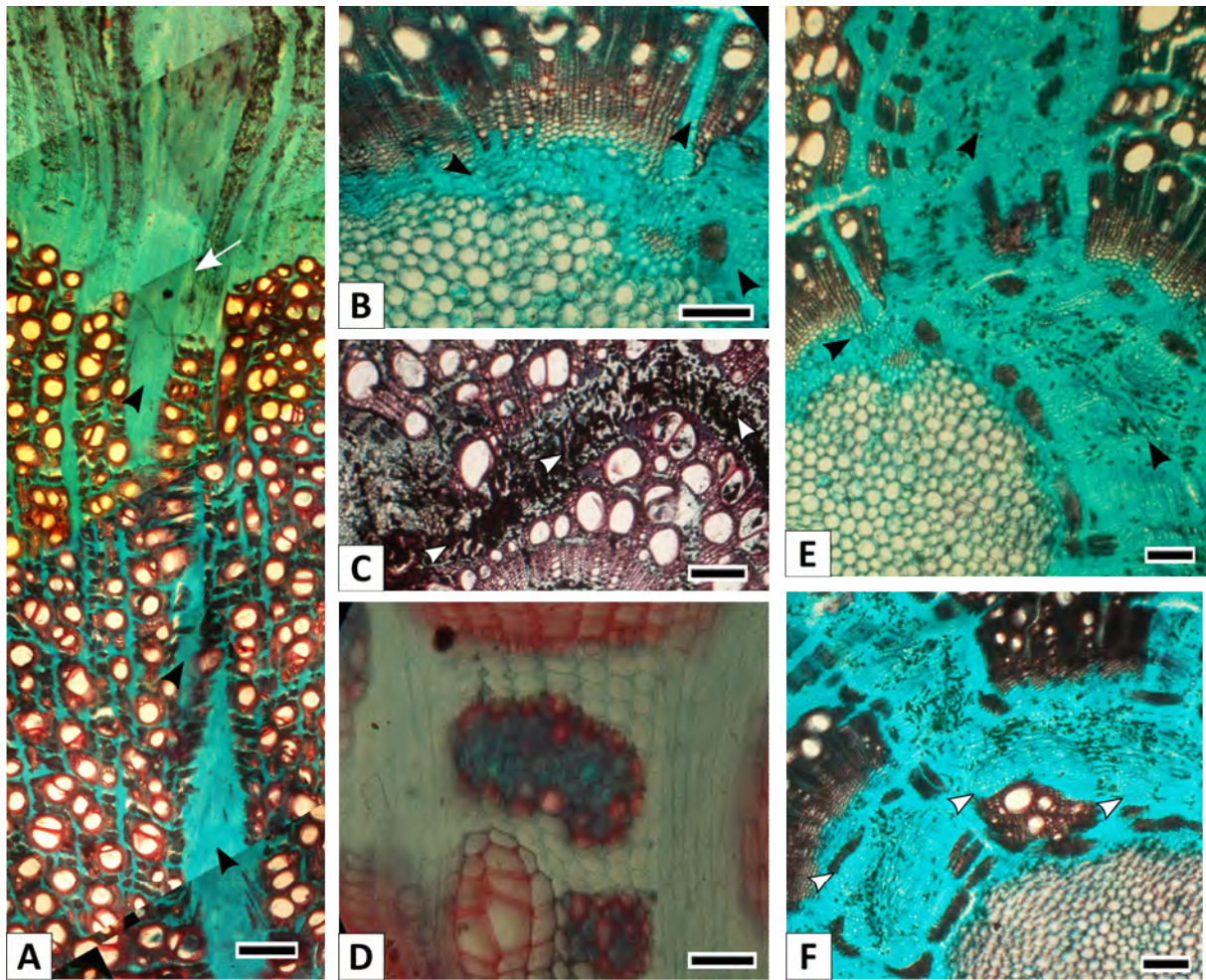
**Fig. 8.2.** *Canavalia bonariensis*. Anatomía. **A.** Zona central del tallo donde se observa el límite (puntas de flecha negras) entre el xilema secundario juvenil y adulto. **B.** Detalle de los haces de xilema primario agrupados. **C.** Xilema secundario adulto donde se observan los vasos de gran calibre solitarios y en grupos de 3-4 elementos. **D.** Detalle de las islas de fibras gelatinosas asociado al parénquima axial no lignificado. **E.** Detalle del parénquima apotraqueal no lignificado (puntas de flecha negras). **F.** Detalle de las islas de fibras gelatinosas asociado al parénquima axial no lignificado (puntas de flecha negras) y la presencia de depósitos amorfos oscuros en el parénquima axial y radial. **G.** Corte tangencial donde se observa la estratificación de fibras, vasos y parénquima axial. **H.** Corte tangencial donde se observa los radios multiseriados. **I.** Corte radial donde se observan las células procumbentes, rodeados por una o dos hileras de células cuadradas a erectas. **J.** Punteaduras intervasculares alternas. Barra: A: 150  $\mu\text{m}$ ; B, D, E, F, G, I, J: 50  $\mu\text{m}$ ; C, H: 250  $\mu\text{m}$ .





**Fig. 8.3.** *Canavalia bonariensis*. Anatomía. **A.** Vista general del floema secundario, nótese las esclereidas en grupos (nidios escleróticos) en la región central del radio del floema no conductor (punta de flecha negra). **B.** Corte transversal del floema secundario conductor, nótese la posición del cambium (puntas de flecha negras) y el inicio de la esclerificación del parénquima axial. **C.** Detalle de B, nótese los tubos cribosos solitarios (puntas de flecha negras) y el parénquima axial formando el tejido de fondo (puntas de flecha blancas). **D.** Dilatación del parénquima radial en el floema no conductor (punta de flecha negra). **E.** Dilatación del parénquima del centro del radio en el floema no conductor (punta de flecha negra) en un estado más avanzado del desarrollo. **F.** Inicio de la esclerificación del parénquima radial dilatado en el floema no conductor (punta de flecha negra). **G.** Esclerificación del parénquima axial (punta de flecha negra) e células con contenidos oscuros, posiblemente taninos (puntas de flecha blancas) en el floema no conductor. Barra: A: 500  $\mu\text{m}$ ; B, E, F: 250  $\mu\text{m}$ ; C, D: 50  $\mu\text{m}$ ; G: 100  $\mu\text{m}$ .





**Fig. 8.4.** *Canavalia bonariensis*. Anatomía de las variantes cambiales. **A.** Parénquima disruptivo desarrollado en los radios (puntas de flecha negras) que alcanza al floema secundario (flecha blanca). **B.** Desarrollo del parénquima disruptivo (puntas de flecha negras). **C.** Desarrollo del parénquima disruptivo a expensas del parénquima no lignificado axial (puntas de flecha blancas). **D.** Islas de fibras gelatinosas en parénquima no lignificado. **E.** Desarrollo del parénquima disruptivo en la zona central del tallo (puntas de flecha negras) que se inició entre la médula y el xilema y progresa a través de los radios. **F.** Desarrollo de neocámbiums (puntas de flecha blancas) en la región central del tallo, formados a partir del parénquima disruptivo. Barra: A: 500  $\mu\text{m}$ ; B, C, E, F: 250  $\mu\text{m}$ ; D: 50  $\mu\text{m}$ .



**ANGIOSPERMAS: MALPIGHIACEAE: *CALLAEUM PSILOPHYLLUM* (A. JUSS.) D.M. JHONSON**

Tallo primario de contorno cilíndrico. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se inicia con un cámbium típico (regular) que luego se torna lobulado debido a la variación en sus tasas de producción de xilema y floema. Más tarde, se inicia la proliferación de parénquima medular y, luego, de los radios xilemáticos que se unen al parénquima axial, el cual también prolifera. El parénquima así generado se denomina parénquima disruptivo, y éstos progresan a expensas de los tejidos preexistentes. Con el crecimiento del tallo, este parénquima separa varios fragmentos de distintos tamaños constituidos cada uno por los tejidos vasculares xilema, floema y cámbium en 6 a 8 fragmentos mayores y numerosos fragmentos menores. Estos cámbiums proliferan hasta rodear casi por completo los fragmentos mayores y producen tejidos en las direcciones usuales relativas normales: xilema hacia el centro del fragmento y floema hacia su periferia. En el parénquima disruptivo se rediferencian nuevos cambia de productos con orientación diversameristemas (normal, inversa, perpendicular al cámbium regular).

**Procesos ontogenéticos:** Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Parénquima disruptivo; Neocámbiums.

**Variantes cambiales:** Stämme wo die Holzparthieen in radialer Richtung von einander sich trennen (=Tallos donde los trozos de leño se separan entre sí en dirección radial) (Crüger, 1850, 1851); 14 Gruppe, Tetrapteris-Typus (=Grupo 4, Tipo Tetrapteris) (Schenck, 1893); Cleavage of the xylem-mass (=Escisión de la masa del xilema) (Solereeder, 1908); -No considerado- (Shirley & Lambert, 1918); Tige a bois dispersé (=Tallo con leño disperso) (Obaton, 1960); Fissured xylem (=Xilema fisurado) (Metcalf, 1983); Stem lobed but not fragmented (=Tallos lobulados pero no fragmentados) + Wood portions dispersed or separated by divisions in parenchyma and parenchyma expansion (=Porciones leñosas dispersas o separadas por divisiones en el parénquima y expansión del parénquima) (Carlquist, 1988); Stem lobed in transection (=Tallos lobulado en transcorte) + Wood parts ('fibrous' woody parts) dispersed by parenchyma proliferation (=Partes leñosas, partes leñosas 'fibrosas', dispersas por la proliferación de parénquima) (Carlquist, 1991); Xylem cylinder



in lobes (=Cilindro xilemático en lóbulos) / Xylem cylinder in blocks (=Cilindro xilemático en bloques) (Caballé, 1993); Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) forms isolated pockets in the axial tissue (=Tejido anómalo, parénquima indiferenciado, formando bolsas aisladas en el tejido axial)+ Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays (=Tejido anómalo, parénquima indiferenciado, en radios) (Bamber & Ter Welle, 1994); Xylem dispersed by parenchyma divisions (=Xilema disperso por las divisiones del parénquima) (Angyalossy et al., 2015).

### **Etapla erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro central** eustélico. **Médula** compuesta por células parenquimáticas, isodiamétricas en corte transversal. **Haces vasculares** colaterales en grupos de 1-6, por lo general 3-4, rodeados por parénquima de paredes no lignificadas. **Protóxilema** compuesto por 1-3 vasos, por lo general colapsados al iniciarse el crecimiento secundario. **Metaxilema** formado por 1-4 vasos en filas radiales separadas por fibras primarias (Fig. 9.2.A). **Intersticios foliares** formados por células esclerosadas. **Periciclo** formado por hasta 8 capas de células parenquimáticas con nidos escleróticos; y un anillo externo, a veces continuo, de 1-6 capas de fibras. **Corteza** parenquimática, con abundantes drusas. La capa más interna está diferenciada como endodermis. **Epidermis** uniestratificada.

### **Etapla erecta: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia en los tallos de 4-5 mm, con un cámbium continuo, de contorno circular que produce xilema centripeto y floema centrifugo en iguales cantidades en toda la circunferencia. El xilema producido en esta etapa presenta escasos vasos, abundantes fibras y carece por regla general de parénquima (Fig. 9.2.B).

El **felógeno** se origina en la zona externa del parénquima cortical. Peridermis de escaso desarrollo durante toda la vida: felodermis de hasta 8 células de ancho; felema homogéneo y

perenne de hasta 12 células de ancho.

### **Etapa epiclina: Cámbium lobulado**

En los tallos de 6-6,5 mm, el cámbium permanece continuo y bifacial pero varía sus tasas de producción de tejidos a lo largo del anillo cambial (Fig. 9.2.C). Produce abundante floema (cuñas de floema) y escaso xilema en 6-8 zonas distribuidas regularmente a lo largo del perímetro cambial, alineados con las ortósticas. En alternancia con estas zonas, el cámbium produce abundante xilema y escaso floema (lóbulos de xilema o intercuñas) alternados con las ortósticas (Fig. 9.1).

Si bien el cámbium varía la producción relativa de xilema y floema a lo largo de su perímetro, la suma de los tejidos producidos a ambos lados del cámbium es constante. De este modo el cámbium se torna lobulado pero el tallo conserva un contorno casi circular.

En las cuñas, el xilema, cuando presente, está compuesto en su mayor parte por parénquima apotraqueal y en menor medida por islotes de fibras (Fig. 9.2.C).

Floema de las intercuñas y el floema más joven de las cuñas presentan radios dilatados.

A medida que avanza el crecimiento secundario se desarrollan nuevos nidos escleróticos en el periciclo, en especial enfrentados a las cuñas de floema (Fig. 9.2.F).

### **Etapa epiclina: Parénquima disruptivo**

En los tallos 12-14 mm, las células de los radios xilemáticos de las cuñas proliferan y dan origen a un nuevo tejido: el parénquima disruptivo. Éste progresa a expensas de las células parenquimáticas preexistentes en sentido centripeto (médula) (Fig. 9.3.A y B) y centrífugo (radios, parénquima apotraqueal y corteza primaria) (Fig. 9.3.C, D y E). El sistema conductor resulta dividido en numerosos fragmentos inmersos en este nuevo tejido de fondo parenquimático.

Las células que conforman el parénquima disruptivo proliferan por dos procesos, que pueden darse combinados o por separado: división celular (por lo general perpendicular al sentido de la proliferación) y por expansión celular (homogéneo -igual en todas direcciones- o heterogéneo -en

el sentido de la separación) (Fig. 9.3).

Las células en activo crecimiento o división presentan citoplasma denso y depósitos de taninos. Las células que no están en activo crecimiento, por lo general depositan cristales (drusas a veces algo irregulares). La proliferación del parénquima disruptivo es, por regla general, exógena (de adentro hacia afuera, donde las partes más viejas está en el centro y las más nuevas en los bordes). De este modo los idioblastos son más comunes en el centro del parénquima disruptivo y las células de citoplasma denso o gran cantidad de taninos, son más comunes en los bordes.

El parénquima disruptivo se inicia, y es más activo, en los radios xilemáticos de las cuñas (Fig. 9.3.C y D). A partir de allí prolifera en ambos sentidos, hacia el centro (centrípeto) y hacia la periferia del tallo (centrífugo). En la zona perimedular forma un anillo que separa a la médula del xilema y posteriormente divide la médula en numerosos fragmentos. Hacia la periferia progresa a expensas primero del parénquima radial, luego del parénquima apotraqueal y por último del parénquima primario (periciclo y corteza). El parénquima rodea tempranamente la médula, al tiempo que progresa de modo centrífugo.

De este modo, el sistema conductor, y los tejidos primarios remanentes, resultan divididos en numerosos fragmentos de diferentes tamaños rodeados de parénquima disruptivo: 6-8 fragmentos grandes de xilema y floema que se corresponden con las intercuñas de la etapa anterior, y numerosos fragmentos menores (Fig. 9.3.F, G y H).

Muchos de estos fragmentos presentan una sección de cámbium que procede de la disrupción del cámbium original. Éstos permanecen activos y proliferan hasta rodear casi por completo el fragmento. Estos anillos cambiales recompuestos conservan la polaridad en la producción de tejidos, es decir que producen xilema hacia el centro del fragmento y floema hacia el exterior del mismo.

El mayor desarrollo del parénquima disruptivo y la consiguiente fragmentación del sistema conductor, se produce en asociación con las ortósticas en especial en los nudos que presentan ramas. El gran desarrollo de parénquima disruptivo se manifiesta externamente como surcos (cuñas

de floema primero y, luego, el parénquima disruptivo asociado) y lóbulos (intercuñas y los fragmentos derivados) en el tallo. El lóbulo que se encuentra por encima de la salida de la inserción de una rama se divide en dos y genera un surco profundo por debajo del mismo.

### **Etapa epiclina: Neocámbiumes**

En la zona central de los tallos mayores a 21 mm, por dentro de los fragmentos del xilema primario y por lo general enfrentados a éstos, se forman arcos de “cámbium” por rediferenciación del parénquima disruptivo. Estos meristemas presentan actividad bifacial, por lo general inversa, es decir que producen xilema centrífugo (en dirección al xilema primario) y floema centripeto (en dirección al centro del tallo). Los fragmentos grandes de tejidos conductores son rodeado por un cámbium (que fue fragmentado y luego prolifera) excepto en la porción más interna, que es ocupada por el “cámbium” de productos de orientación inversa, con origen independiente (Fig. 9.4).

De este modo el tallo resulta con numerosos meristema vasculares secundarios funcionales: unos segmentos derivados de la fragmentación del cámbium original y otros diferenciados a partir del parénquima disruptivo.

### **Anatomía**

#### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** ordenados en bandas radiales. **Vasos de pequeño calibre** solitarios o en múltiples radiales de 2 a 4 vasos de 20 +/- 7  $\mu\text{m}$  de diámetro. **Fibras** de paredes delgadas a gruesas (Fig. 1B). **Parénquima axial** ausente. **Radios** uni-biseriados.

#### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Dimorfismo vascular** presente. **Vasos de gran calibre** 101 (54-138)  $\mu\text{m}$ ; solitarios o en múltiples radiales o tangenciales de 2-3

(Fig. 9.2.D); 110 vasos/mm<sup>2</sup>. **Vasos de pequeño calibre** de 15 +/-5 µm de diámetro tangencial, en múltiples radiales de 6 a 15 vasos. **Placas de perforación** simples. Los vasos anchos y estrechos parecen formar grandes grupos, entremezclados con fibras y escaso parénquima paratraqueal. Estas agrupaciones de vasos solo se ven interrumpidas por parches o bandas de parénquima axial no lignificado. **Tilides** ausentes o raramente presentes en los vasos solitarios. Punteaduras intervasculares alternas, pequeñas. Punteaduras radio-vasculares de contorno circular y aparentemente simples o con bordes muy reducidos. **Fibras** de paredes delgadas a gruesas, comúnmente con capas de paredes gelatinosas. **Parénquima axial** abundante, lignificado o no lignificado. **Parénquima paratraqueal** escaso, lignificado. **Parénquima apotraqueal** abundante, en bandas cortas de 5 a 7 (a veces hasta 15) células de ancho; no lignificado (Fig. 9.3.D y H). El xilema generado frente a las cuñas de floema tiene abundante parénquima no lignificado y pocos vasos y fibras. **Parénquima axial** en series de 4-5 células de altura, tanto en parénquima lignificado como no lignificado. Cuando prolifera el parénquima no lignificado, formando parénquima disruptivo, ya no es posible observar las series. **Radios** uni- a biseriados hasta multiseriados (Fig. 9.2.G), y generalmente mayores de 1 mm; compuestos de células procumbentes, cuadradas y erectas mezcladas en todo el radio. Las células radiales varían de lignificadas a no lignificadas. Por lo general, los radios se lignifican al cruzar zonas lignificadas y viceversa. Los radios no lignificados propensos a la proliferación conspicua formando parénquima disruptivo, cuyas células pueden sufrir esclerosis tardía. **Cristales** prismáticos presentes en células de parénquima axial compartimentado alrededor de esas bandas de fibra inmersas o adyacentes a parénquima axial no lignificado.

### **Floema secundario**

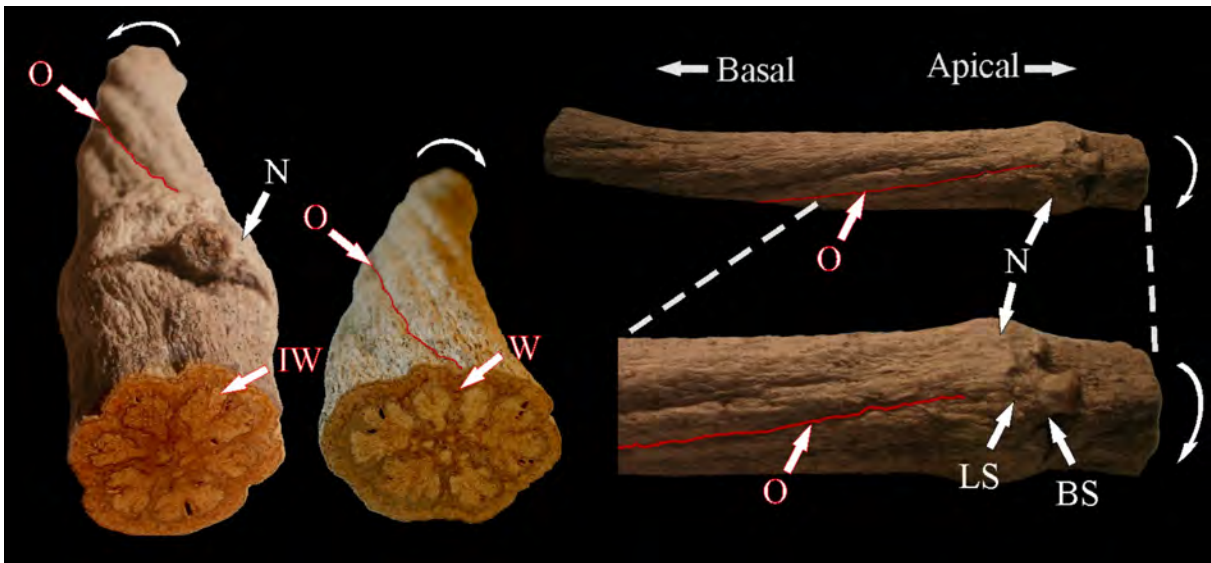
**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados. Tubos cribosos solitarios, a veces en series radiales cortas, cada uno con una célula acompañante adyacente. Parénquima axial disperso, series parenquimáticas de 3-4 células. Radios floemáticos no dilatados (Fig. 9.2.E).

Parénquima radial compuesto por células con drusas (un cristal grande o varios pequeños por célula) y células con gran cantidad de taninos. Drusas comunes en el parénquima axial y radial, a menudo con más de una drusa por célula. **Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos. Dilatación del parénquima axial y radial debido al aumento de tamaño y división celular. Esclerificación de los radios presente. Esclereidas radiales de paredes muy gruesas, con punteaduras con canales ramificados, en grupos (nidos escleróticos), en especial en la región central del radio. Grupos formados exclusivamente por esclereidas. Las drusas son más abundantes y más grandes en las células del parénquima axial y radial del floema no conductor que del floema conductor.

### **Parénquima disruptivo**

Células no lignificadas, isodiamétricas o bien elongadas en el sentido de la dilatación. Depósitos amorfos oscuros presentes en las células jóvenes, similares a idioblastos taníferos (Fig. 9.3). Cristales (drusas) presentes en las células adultas, por lo general, uno por célula.

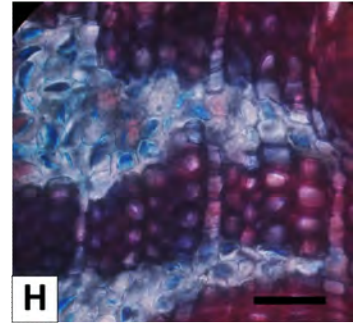
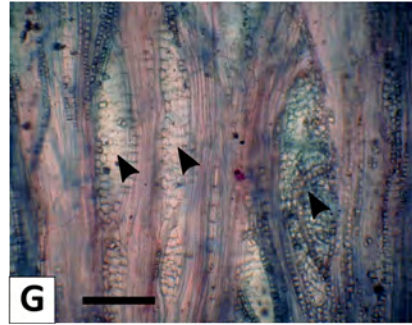
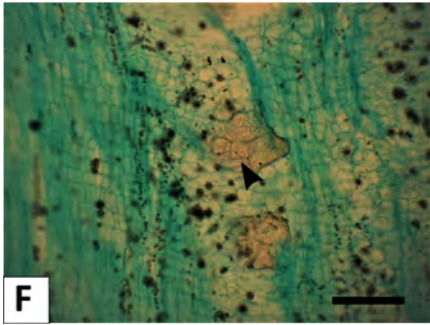
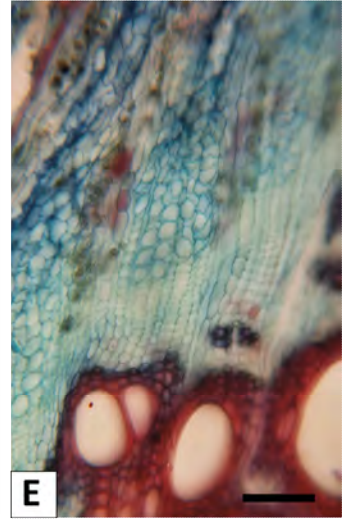
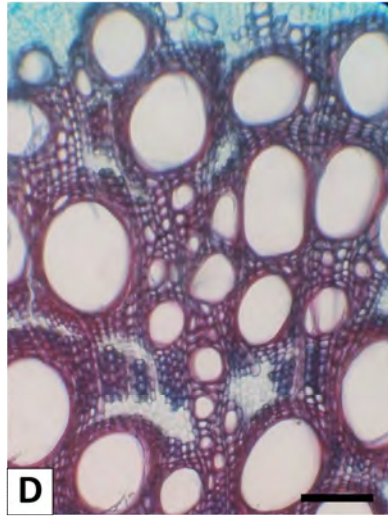
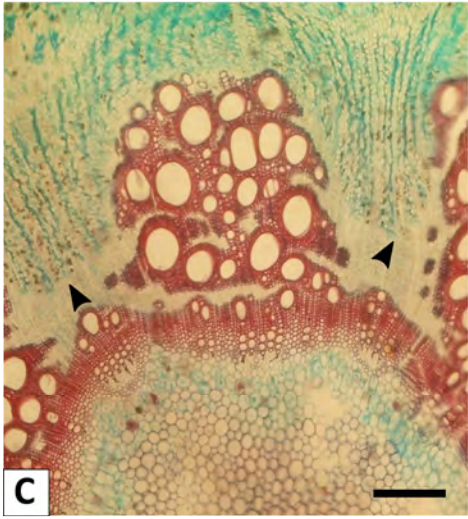
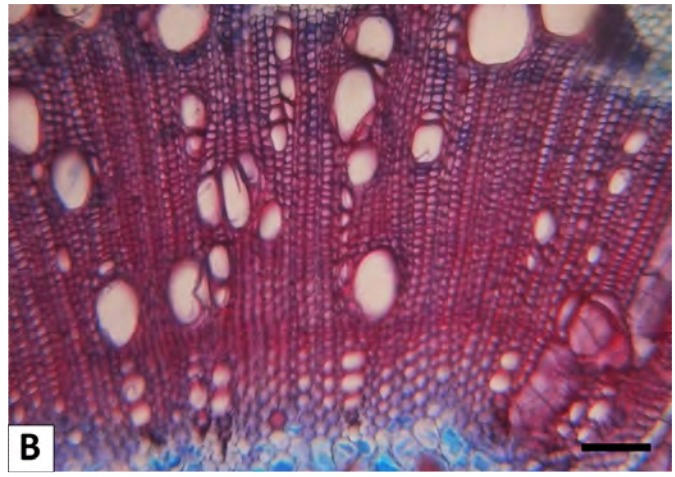
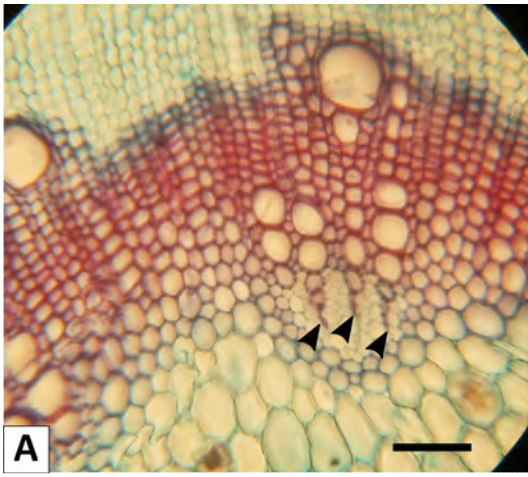




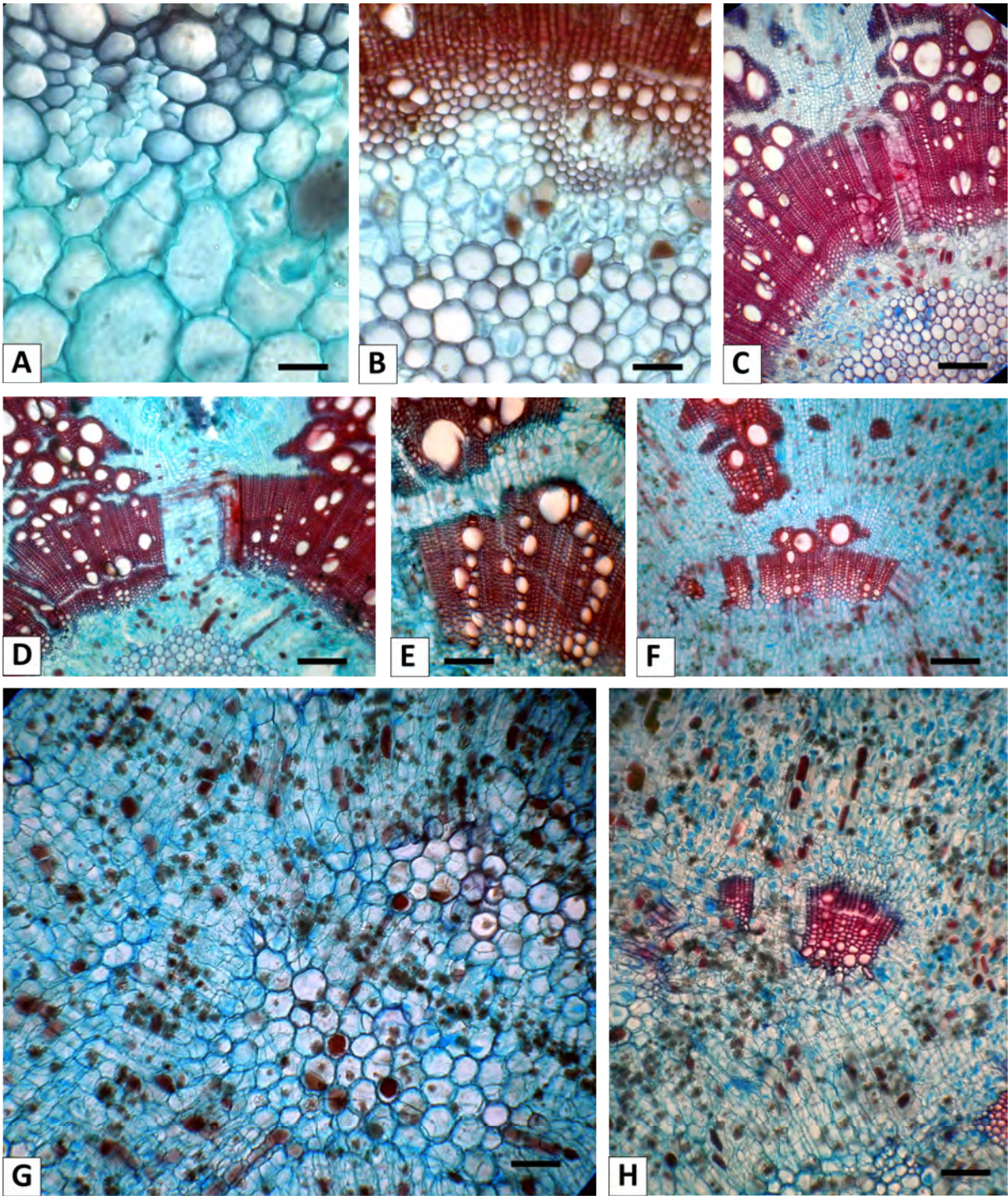
**Fig. 9.1.** *Callaeum psillophyllum*. Relación entre variantes cambiales y ortósticas (O y línea roja), nótese la posición de la cicatriz de la hoja (LS) y la cicatriz de la rama (BS) en el nudo (N): sobre el nudo (vista apical) los tejidos vasculares se organizan como intercuñas o lóbulos (IW) opuesto a la ortósticas; Debajo del nudo se desarrolla una cuña del floema (PW) y abundante parénquima disruptivo opuesto al ortóstica. Las flechas curvas marcan el sentido de torsión del tallo voluble. Tallos de 21 mm de diam.



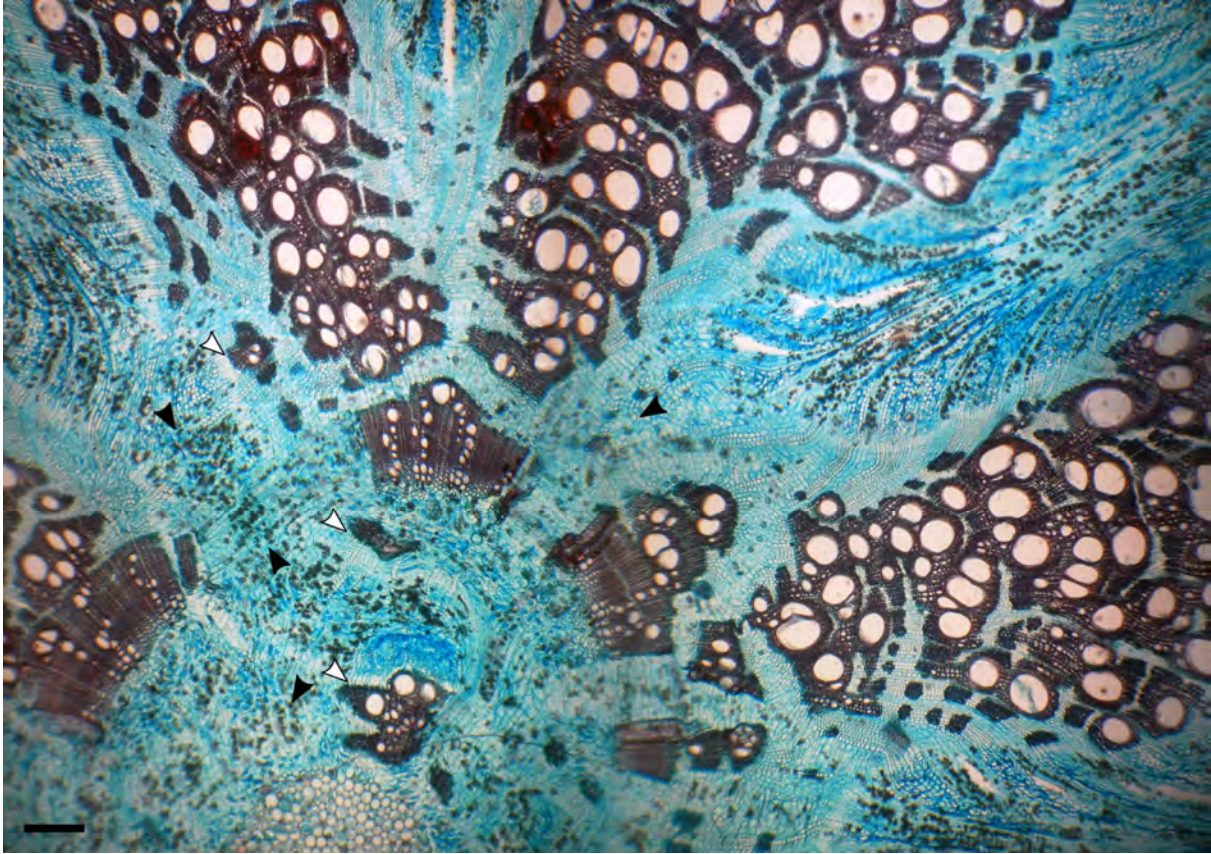
**(Página siguiente) Fig. 9.2.** *Callaeum psillophyllum*. Anatomía. **A.** Zona central del tallo donde se observan los haces de xilema (puntas de flecha negras), agrupadas. **B.** Xilema secundario juvenil (formado por fibras y escasos vasos de pequeño calibre) y adulto (caracterizado por los vasos de gran calibre). **C.** Cámbium lobulado, donde se observa las zonas donde el cámbium disminuye su producción de xilema (puntas de flecha negras). **D.** Xilema secundario adulto, nótese el parénquima axial no lignificado y los vasos de gran calibre solitarios. **E.** Floema secundario de los lóbulos, nótese los tubos cribosos solitarios. **F.** Corte radial de los radios dilatados, nótese la formación de nidos escleróticos en el centro del parénquima de dilatación (punta de flecha negra). **G.** Corte tangencial donde se observan los radios multiseriados (puntas de flecha negras). **H.** Parénquima axial no lignificado. Barra: A, B, D, E: 100  $\mu\text{m}$ ; C: 200  $\mu\text{m}$ ; F, G, H: 50  $\mu\text{m}$ .



**(Página siguiente) Fig. 9.3.** *Callaeum psillophyllum*. Desarrollo del parénquima disruptivo. **A.** Zona central del tallo donde se observan las primeras divisiones en el parénquima medular. **B.** Proliferación del parénquima disruptivo en torno a la médula. **C, D.** Proliferación del parénquima disruptivo a través de los radios asociados a los lóbulos de xilema. **E.** Proliferación del parénquima disruptivo a través del parénquima axial xilemático. **F.** Proliferación del parénquima disruptivo en la zona central del tallo que separa al xilema juvenil del resto de los tejidos **G.** Proliferación del parénquima disruptivo en la zona central del tallo que fragmenta la médula. **H.** Proliferación del parénquima disruptivo en la zona central del tallo que separa al xilema juvenil del resto de los tejidos. Barra: A: 25  $\mu\text{m}$ ; B, G: 50  $\mu\text{m}$ ; C, D, E, H: 150  $\mu\text{m}$ ; F: 200  $\mu\text{m}$ .







**Fig. 9.4.** *Callaeum psillophyllum*. Detalle de la zona central del tallo adulto, donde se observan los neocámbiums bifaciales (puntas de flecha blancas) en diversas orientaciones; en una matriz de parénquima disruptivo (puntas de flecha negras). Barra: 100  $\mu$ m.



**ANGIOSPERMAS: MALPIGHIACEAE: *STIGMAPHYLLON BONARIENSE* (HOOK. & ARN.) C.E.**

**ANDERSON**

El tallo primario es cilíndrico y el cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se inicia con un cámbium típico, que produce en primer lugar un xilema formado por fibras de paredes finas a gruesas, vasos de pequeño calibre escasos y radios uniseriados (xilema secundario juvenil). Luego, el cámbium produce un xilema compuesto por vasos de dos clases diamétricas, fibras finas, parénquima paratraqueal escaso a unilateral, y apotraqueal difuso en agregados no lignificado y radios biseriados (xilema secundario adulto). El parénquima no lignificado prolifera y forma un nuevo tipo de parénquima (parénquima disruptivo) que progresa de forma centrífuga, de modo que se inicia en la médula y alcanza los remanentes de la corteza primaria. De forma tardía se desarrollan, derivados de parénquima no lignificado, neocámbiumes en varias posiciones.

**Procesos ontogenéticos:** Parénquima disruptivo; Neocámbiumes.

**Variantes cambiales:** Stämme wo die Holzparthieen in radialer Richtung von einander sich trennen (=Tallos donde los trozos de leño se separan entre sí en dirección radial) (Crüger, 1850, 1851); 14 Gruppe, Tetrapteris-Typus (=Grupo 4, Tipo Tetrapteris) / 15 Gruppe, Stigmaphyllon-Typus (Schenck, 1893); Cleavage of the xylem-mass (=Escisión de la masa del xilema) (Solereeder, 1908); -No considerado- (Shirley & Lambert, 1918); Tige a bois dispersé (=Tallo con leño disperso) (Obaton, 1960); Fissured xylem (=Xilema fisurado) (Metcalf, 1983); Wood portions dispersed or separated by divisions in parenchyma and parenchyma expansion (=Porciones leñosas dispersas o separadas por divisiones en el parénquima y expansión del parénquima) (Carlquist, 1988); Wood parts ('fibrous' woody parts) dispersed by parenchyma proliferation (=Partes leñosas, partes leñosas 'fibrosas', dispersas por la proliferación de parénquima) (Carlquist, 1991); Xylem cylinder in lobes (=Cilíndro xilemático en lóbulos) / Xylem cylinder in blocks (=Cilíndro xilemático en bloques) (Caballé, 1993); Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) forms isolated pockets in the axial tissue (=Tejido anómalo, parénquima indiferenciado, formando bolsas aisladas en el tejido axial) + Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays (=Tejido



anómalo, parénquima indiferenciado, en radios) (Bamber & Ter Welle, 1994); Xylem dispersed by parenchyma divisions (=Xilema disperso por las divisiones del parénquima) (Angyalossy et al., 2015).

#### **Etapa erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro central** eustélico. **Médula** compuesta por células parenquimáticas no lignificados, isodiamétricas en corte transversal, con drusas escasas, una por célula. **Haces vasculares** colaterales en grupos de 1-2, rodeados por parénquima no lignificado. **Protoxilema** compuesto por 1-3 vasos, por lo general colapsados al iniciarse el crecimiento secundario. **Metaxilema** formado por 1-4 vasos en filas radiales separadas por fibras primarias. Intersticios foliares formados por células esclerosadas (Fig. 10.4.A y B). **Corteza** parenquimática, con abundantes drusas. La capa más interna está diferenciada como endodermis. **Epidermis** uniestratificada.

#### **Etapa erecta: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia en los tallos de 3-3,5 mm con un cámbium continuo, de contorno circular que produce xilema centrípeto y floema centrífugo en iguales cantidades en toda la circunferencia (Fig. 10.1.A y Fig. 10.2.A). El xilema producido en esta etapa presenta escasos vasos, abundantes fibras y carece por regla general de parénquima, vasos ordenados en bandas radiales. Vasos de pequeño calibre solitarios. Fibras de paredes finas a gruesas. Parénquima axial ausente. Radios 1-2 seriados, compuesto por células erectas y cuadradas, de paredes delgadas (Fig. 10.4.A y B).

#### **Etapa epiclina: Cámbium típico**

En los tallos de 3,5-3,9 mm, el cámbium permanece con una configuración típica pero ahora produce un xilema compuesto por vasos de dos clases diamétricas, fibras finas, parénquima

paratraqueal escaso a unilateral, y apotraqueal difuso en agregados no lignificado y radios biseriados (xilema secundario adulto) (Fig. 10.4.C).

El **felógeno** se origina en los tallos de alrededor de 7 mm a partir del parénquima cortical. Peridermis de escaso desarrollo durante toda la vida: felodermis de hasta 8 células de ancho; felema homogéneo y perenne de hasta 12 células de ancho.

### **Etapa epiclina: Parénquima disruptivo**

En los tallos de 9-11 mm, las células de los radios xilemáticos no lignificados de la médula y las zonas más internas del xilema secundario adulto (externo) proliferan y dan origen a un nuevo tejido: el parénquima disruptivo. Éste progresa a expensas de las células parenquimáticas preexistentes en sentido centrífugo (radios, parénquima apotraqueal y corteza primaria). El sistema conductor resulta dividido en numerosos fragmentos inmersos en este nuevo tejido de fondo parenquimático (Fig. 10.1.B y C y 10.2.B y F).

Las células que conforman el parénquima disruptivo proliferan por expansión celular en el sentido de la separación y, en menor medida, por expansión en todas direcciones (Fig. 10.3.A). Las células en activo crecimiento presentan paredes muy delgadas, no lignificadas y contornos irregulares; en tanto que aquellas que no están en activo crecimiento, por lo general depositan cristales (drusas a veces algo irregulares) (Fig. 10.3.D y H). La proliferación del parénquima disruptivo es, por regla general, exógena (de adentro hacia afuera, donde las partes más viejas está en el centro y las más nuevas en los bordes). De este modo los idioblastos son más comunes en el centro del parénquima disruptivo y las células de citoplasma denso son más comunes en los bordes.

El parénquima disruptivo se inicia, y es más activo, en los radios xilemáticos de las zonas centrales del tallo (Fig. 10.3.B). En la zona perimedular forma un anillo que separa a la médula del xilema y posteriormente divide la médula, los haces vasculares primarios y el xilema secundario juvenil en numerosos fragmentos (Fig. 10.3.C). Hacia la periferia progresa a expensas primero del parénquima radial, luego del parénquima apotraqueal y por último del parénquima primario (corteza

primaria). Esto produce un aumento de presión centrífuga que se concentra en ciertas zonas y se asocia a la formación de profundas grietas en la peridemis (Fig. 10.2.B-E, G y H).

De este modo, el sistema conductor, y los tejidos primarios remanentes, resultan divididos en numerosos fragmentos de diferentes tamaños rodeados de parénquima disruptivo: 6-8 fragmentos grandes de xilema y floema y numerosos fragmentos menores. Muchos de estos fragmentos presentan una sección de cámbium que procede de la disrupción del cámbium original y continúan activos (Fig. 10.1.D).

### **Etapa epiclina: Desarrollo de neocámbiumes**

En la zona central de los tallos de 48-49 mm, por dentro de los fragmentos del xilema primario y por lo general enfrentados a éstos, se forman arcos de “cámbium” por rediferenciación del parénquima disruptivo (Fig. 10.3.F). Estos meristemas presentan actividad inversa, es decir que producen xilema centrífugo (en dirección al xilema primario) y floema centrípeto (en dirección al centro del tallo). Los fragmentos grandes de tejidos conductores son rodeado por un cámbium (que fue fragmentado y luego prolifera) excepto en la porción más interna, que es ocupada por el “cámbium” de productos de orientación inversa, con origen independiente (Fig. 10.1.D y Fig. 10.2.H).

### **Anatomía**

#### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** en series radiales. **Vasos de pequeño calibre** escasos, con placa de perforación simple, inclinada. **Fibras** de paredes finas a gruesas (Fig. 10.4.D). **Radios** uni- a biseriados, compuestos por células erectas.

#### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin distribución particular.

**Dimorfismo vascular** presente (Fig. 10.4.C). **Vasos de gran calibre** solitarios, de contorno circular a oval; de 271  $\mu\text{m}$  long. y 218 (111-324)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 7  $\mu\text{m}$  de ancho; 10,8 vasos por  $\text{mm}^2$ . Placa de perforación simple, terminal, transversal; punteaduras alternas. **Vasos de pequeño calibre** en múltiples radiales de 6-8 elementos; de 198  $\mu\text{m}$  long. y 30,4 (16-39,8)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 6,5  $\mu\text{m}$  de ancho; 31 vasos por  $\text{mm}^2$ . Placa de perforación simple, subterminal, inclinada; punteaduras alternas (Fig. 10.4.F). Tilosis ausentes. **Parenquima paratraqueal** escaso a unilateral, en series de 3-4 células de altura (Fig. 10.4.H). **Parénquima apotraqueal** difuso en agregados, no lignificado, en series de 4 células de altura; en la periferia de los agregados se desarrollan fibras gelatinosas y parénquima cristalífero de 10-12 células de altura, cada una con una drusa (Fig. 10.4.G). **Fibras** de paredes finas a gruesas, es común que presenten numerosos cristales prismáticos; de 426,68  $\mu\text{m}$  long. y 19  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 5,1  $\mu\text{m}$  de ancho. **Fibras gelatinosas** presentes, en paquetes asociados al parénquima no lignificado. **Radios** uni- a biseriados, más raro triseriados; de altura muy variable, por lo general entre 4 y 20 células (Fig. 10.4.E); compuestos por células erectas, con escasas hileras de células cuadradas intercaladas.

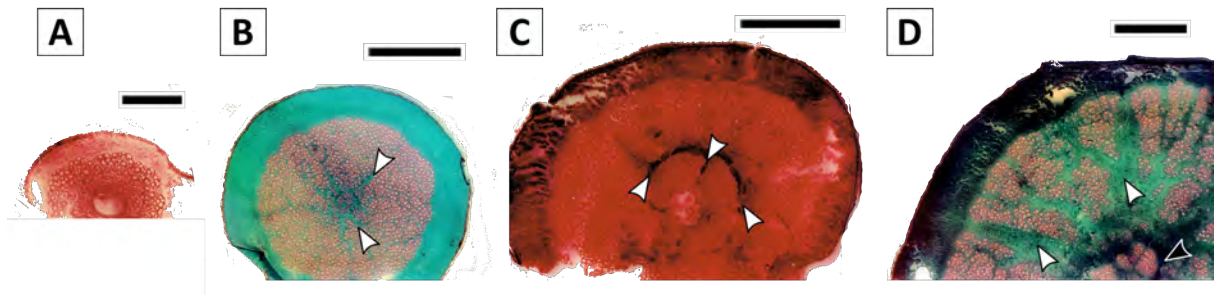
### **Floema secundario**

**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados (Fig. 10.4.J). Tubos cribosos solitarios, a veces en series radiales de 6-8 elementos; una célula acompañante por elemento (Fig. 10.4.K). Tubos cribosos dispuestos en bandas radiales. Parénquima formando el tejido de fondo, por lo general con drusas. Radios 2-3 seriados por lo general con drusas. Fibras ausentes. Radios uni a biseriados. **Floema no conductor:** Tubos cribosos colapsados solo en el floema no conductor más viejo (Fig. 10.4.J). Dilatación del parénquima radial presente, debido al aumento del tamaño y, en menor medida, a la división celular. Parénquima de dilatación con drusas abundantes y en el cual se rediferencian pequeños grupos de fibras gelatinosas (Fig. 10.4.L). Radios uni biseriados de trayecto rectilíneo a sinuoso. Dilatación del parénquima axial presente, debido al aumento del tamaño y, en menor medida, a la división celular. Esclerificación escasa. Esclereidas de paredes medias, difusas

en el parénquima de dilatación (Fig. 10.4.K).

### **Parénquima disruptivo**

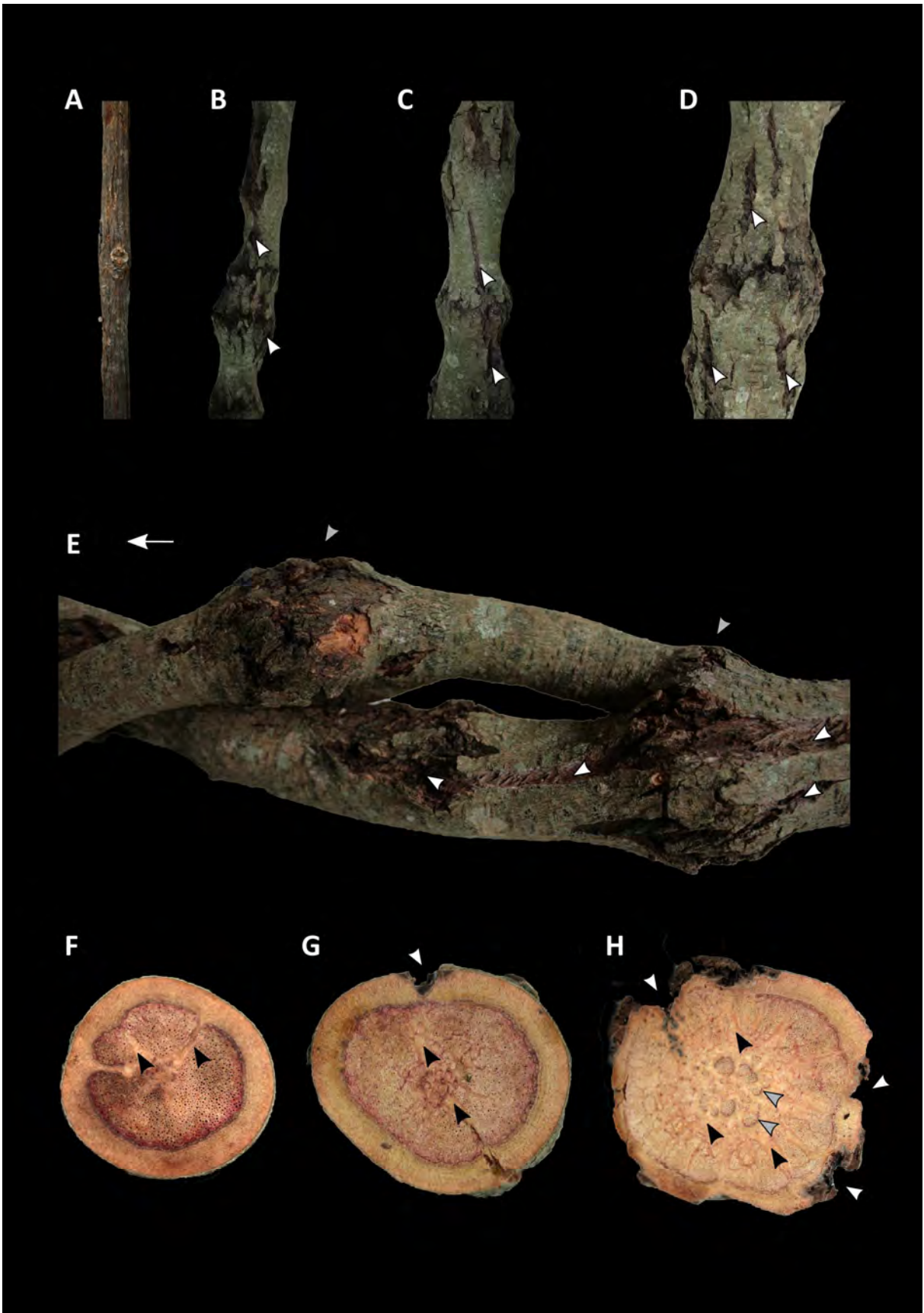
Células no lignificadas, isodiamétricas o bien elongadas en el sentido de la dilatación. Depósitos amorfos oscuros presentes en las células jóvenes y adultas, similares a idioblastos taníferos. Cristales (drusas) presentes en las células adultas, por lo general, uno por célula. Citoplasma denso presente en las células jóvenes (Fig. 10.3.G, H e I).



**Fig. 10.1.** *Stigmaphyllon bonariense*. Desarrollo de las variantes cambiales. **A.** Tallo con cámbium típico. **B.** Desarrollo del parénquima disruptivo a partir del parénquima radial (puntas de flecha blancas). **C.** El parénquima disruptivo prolifera y coalesce de forma tal que conforma un anillo (puntas de flecha blancas). **D.** Proliferación del parénquima disruptivo en numerosos sitios (puntas de flecha blancas) y desarrollo de los neocámbiumes en la zona central del tallo (puntas de flecha negras). Barra: A: 5 mm; B, C, D: 10 mm.

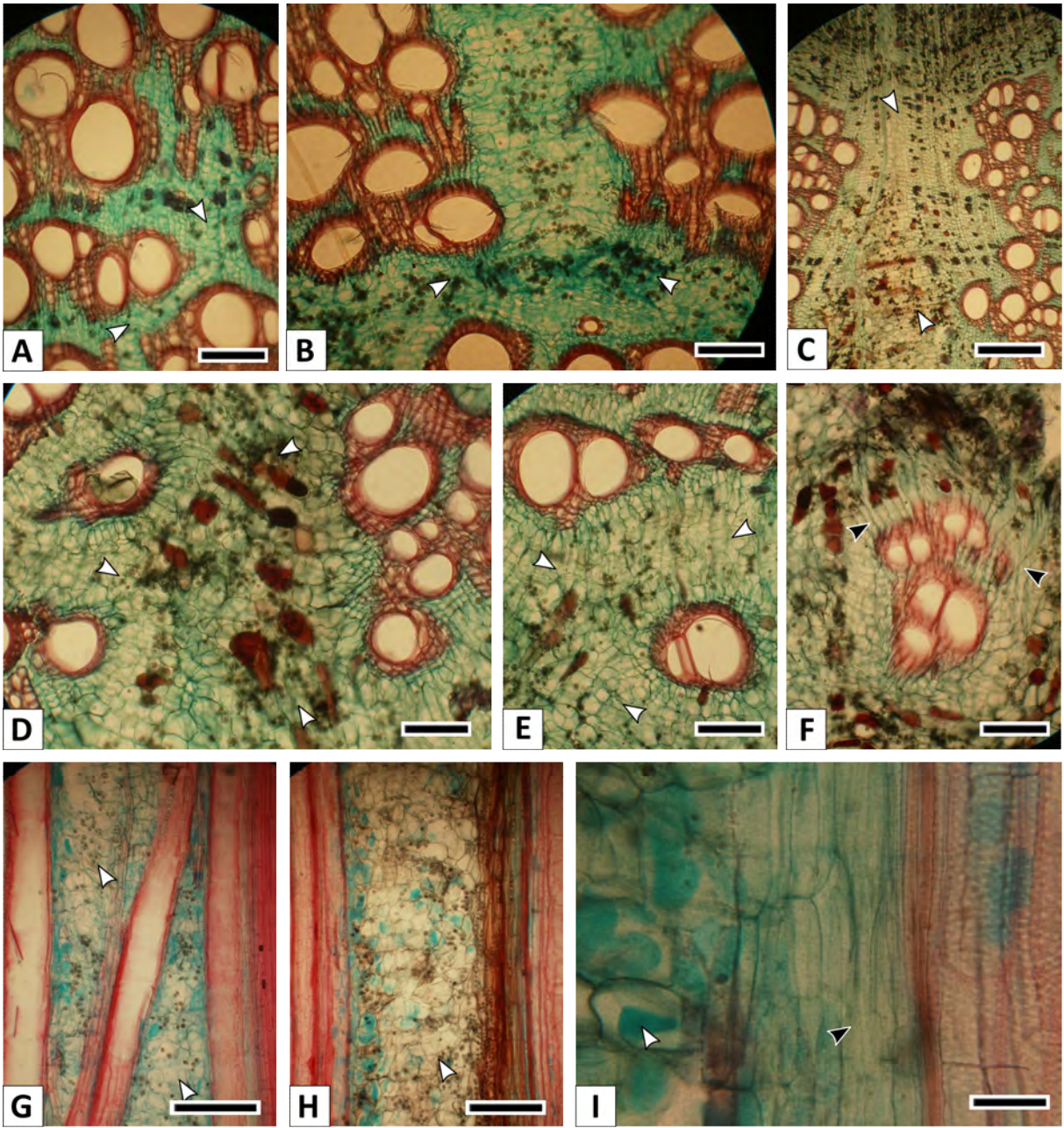
*(Página siguiente) Fig. 10.2. Stigmaphyllon bonariense. Relación entre las variantes cambiales y las ortósticas. A.*

Tallo con cámbium típico. **B, C, D.** Desarrollo de hendiduras en la peridermis, que se corresponden con las zonas de mayor proliferación de parénquima disruptivo. **E.** Relación entre el nudo (punta de flecha gris) y las hendiduras en la peridermis (puntas de flecha blancas). **F.** Tallo con desarrollo de parénquima disruptivo (puntas de flecha negras). **G.** Tallo con desarrollo de parénquima disruptivo (puntas de flecha negras) asociado a las hendiduras de la peridermis (puntas de flecha blancas). **H.** Tallo con desarrollo de neocámbiumes (puntas de flecha grises) a partir del parénquima disruptivo (puntas de flecha negras), nótese las hendiduras de la peridermis (puntas de flecha blancas). A, F: Tallo de 8 mm de diam. B: Tallo de 15 mm de diam. C, G: Tallo de 25 mm de diam. D, H: Tallo de 58 mm de diam. E: Tallo de 58 mm de diam en su sección no ramificada.

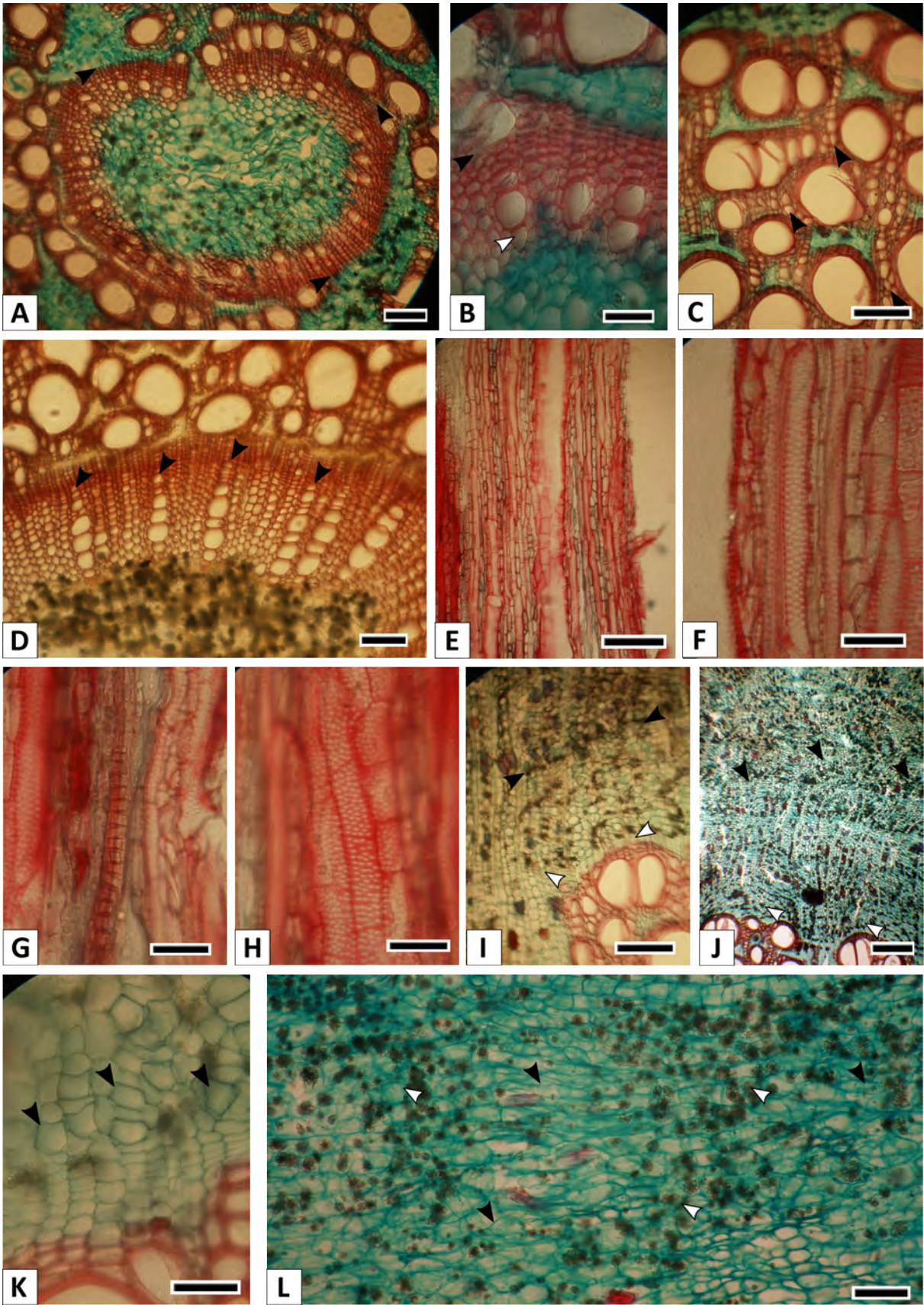




(Página siguiente) **Fig. 10.3.** *Stigmaphyllon bonariense*. Desarrollo de las variantes cambiales. **A.** Parénquima disruptivo rediferenciado a partir del parénquima axial no lignificado (puntas de flecha blancas). **B.** Proliferación del parénquima disruptivo a expensas de los radios y del parénquima axial (puntas de flecha blancas), nótese la coeslección de los parénquimas disruptivos. **C.** Proliferación centrífuga del parénquima disruptivo a expensas de los radios (puntas de flecha blancas); la médula se encuentra hacia la parte inferior de la foto. **D.** El parénquima disruptivo (puntas de flecha blancas) presenta su mayor actividad en el centro del tallo donde, al envejecer acumula depósitos oscuros amorfos. **E.** La proliferación del parénquima disruptivo en numerosos sitios (puntas de flecha blancas) produce la segmentación de los tejidos vasculares, en segmentos o “islas” de muy pocas células. **F.** Rediferenciación de arcos de neocámbiumes en la zona central del tallo (puntas de flecha negras), a partir del parénquima disruptivo. **G, H.** Corte tangencial del xilema adulto donde se observa la proliferación de parénquima disruptivo (puntas de flecha blancas) a expensas de los radios. **I.** Corte radial donde se observa el parénquima axial no lignificado (punta de flecha negra) y el parénquima disruptivo (punta de flecha blanca). Barra: A, B, D, E, F: 250  $\mu\text{m}$ ; C, G, H: 500  $\mu\text{m}$ ; I: 50  $\mu\text{m}$ .



**(Página siguiente) Fig. 10.4.** *Stigmaphyllon bonariense*. Anatomía. **A.** Detalle de la región central del tallo donde se observa el límite entre el xilema secundario juvenil y adulto (puntas de flecha negras), nótese la médula formada por parénquima no lignificado. **B.** Detalle del xilema primario, donde se observa el protoxilema colapsado y el metaxilema (punta de flecha blanca) y el límite entre el xilema secundario juvenil y adulto (puntas de flecha negras). **C.** Xilema secundario adulto, nótese los vasos de gran calibre solitarios y los vasos de pequeño calibre en múltiples radiales (puntas de flecha negras). **D.** Detalle del xilema secundario juvenil donde se observan los vasos en series radiales (puntas de flecha negras) y las abundantes fibras de paredes finas a gruesas. **E.** Corte tangencial del xilema adulto donde se observan los radios uni-biseriados. **F.** Detalle de las punteaduras alternas en un elemento de vaso de pequeño calibre. **G.** Detalle del parénquima cristalífero asociado a un radio. **H.** Parénquima axial en series de 3-4 células de altura. **I.** Vista general del floema secundario donde se observa el límite entre floema conductor y no conductor (puntas de flecha negras) y el cambium vascular (puntas de flecha blancas). **J.** Vista general del floema secundario, nótese la proporción entre el floema conductor (puntas de flecha blancas) y no conductor donde se observan los radios dilatados (puntas de flecha negras). **K.** Detalle del floema conductor donde se observa los tubos cribosos con una célula acompañante (puntas de flecha negras). **L.** Detalle del parénquima dilatado del floema no conductor, nótese la dilatación activa (puntas de flecha negras) y la acumulación de cristales en las zonas donde no hay división activa (puntas de flecha blancas). Barra: A, C, D, I, J: 200  $\mu\text{m}$ ; B, F, G, H, K, L: 50  $\mu\text{m}$ ; E: 75  $\mu\text{m}$ .





## ANGIOSPERMAS: PASSIFLORACEAE: *PASSIFLORA CAERULEA* L.

Tallo primario costulado, cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se produce a través de un cámbium típico que genera desde el principio xilema secundario adulto. Si bien el cámbium conserva su contorno circular, el tallo adquiere de forma superficial unos surcos leves por encima de las ortósticas.

**Procesos ontogenéticos:** Cámbium típico.

**Variantes cambiales:** *-No considerado-* (Crüger, 1850, 1851); 1 Gruppe, (Schenck, 1893); *-No considerado-* (Solereeder, 1908); Normales (Shirley & Lambert, 1918); *-No considerado-* (Obaton, 1960); *-No considerado-* (Metcalf, 1983); “normal” cámbium (=Cámbium “normal”) (Carlquist, 1988); “normal” cámbium (=Cámbium “normal”) (Carlquist, 1991); *-No considerado-* (Caballé, 1993; Bamber & Ter Welle, 1994; Angyalossy et al., 2015).

### **Etapa erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno pentagonal. **Cilindro central** eustélico. **Médula** parenquimática, poco o no lignificada, nunca hueca. **Haces vasculares** colaterales. **Protoxilema** formado por 1-2 vasos con engrosamientos anulares. **Metaxilema** formado por 1-2 vasos con engrosamientos espiralados (Fig. 11.2.B). **Corteza primaria** parenquimática. **Epidermis** uniestratificada.

### **Etapa erecta: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia en tallos de 3-4 mm, con un xilema secundario adulto (externo), caracterizado por el dimorfismo vascular, las fibras de paredes finas a gruesas hasta gruesas a muy gruesas, el escaso parénquima y los radios multiseriados (Fig. 11.2.B y D).

En esta etapa se rediferencia el primer **felógeno** a partir del parénquima cortical exterior. Este felógeno es persistente y tiene muy escasa actividad. Felodermis de 2-3 capas de parénquima no lignificado. Felema formado por 10-12 capas de parénquima esclerosado.

## Anatomía

### Xilema secundario adulto

**Anillos de crecimiento** no siempre bien demarcados, cuando presentes demarcados por la porosidad semicircular y las disminuciones del diámetro de las fibras y la densidad de vasos (Fig. 11.2.C y D). **Porosidad** semicircular (Fig. 11.2.D) a circular (Fig. 11.2.E). **Dimorfismo vascular** presente (Fig. 11.2.D). **Vasos de gran calibre** solitarios de contorno circular a oval. Vasos sin disposición particular; de 341  $\mu\text{m}$  long. y 122,32 (89,05-152,85)  $\mu\text{m}$  diám con paredes de 3,05  $\mu\text{m}$ ; 30,37 vasos/ $\text{mm}^2$ . Punteaduras alternas. Placa de perforación simple, transversal, terminal a subterminal, apéndices vasculares poco desarrollados. Tilosis común (Fig. 11.2.F). **Vasos de pequeño calibre** en múltiples radiales o tangenciales de 4-5 elementos (Fig. 11.2.D y E), más raro agrupados, cuando solitarios de contorno circular a oval; de 376  $\mu\text{m}$  long. y 40,6 (22,7-68,3)  $\mu\text{m}$  diám con paredes de 4  $\mu\text{m}$ ; 141,75 vasos/ $\text{mm}^2$ . Vasos sin distribución particular con tendencia a ordenarse en franjas tangenciales (ulmoide). Punteaduras alternas. Placa de perforación simple, inclinada, subterminal, apéndices vasculares bien desarrollados. **Fibras** libriformes de paredes finas a gruesas, de 536  $\mu\text{m}$  long. y 14,85  $\mu\text{m}$  diám con paredes de 4,7  $\mu\text{m}$ . Punteaduras simples muy elongadas. **Parénquima apotraqueal** difuso, escaso. **Parénquima paratraqueal** escaso. Series parenquimáticas de dos células de altura. **Radios** 4-6 seriados (Fig. 11.2.H), formados por hileras alternas de células erectas y procumbentes (Fig. 11.2.G); 20 a varias decenas de células de altura. **Cristales** prismáticos abundantes en las células de los márgenes, por lo general un cristal por célula. Los radios, excepto aquellos que derivan del cámbium interfascicular, se inician como uniseriados y se vuelven multiseriados gradualmente.

### Floema secundario

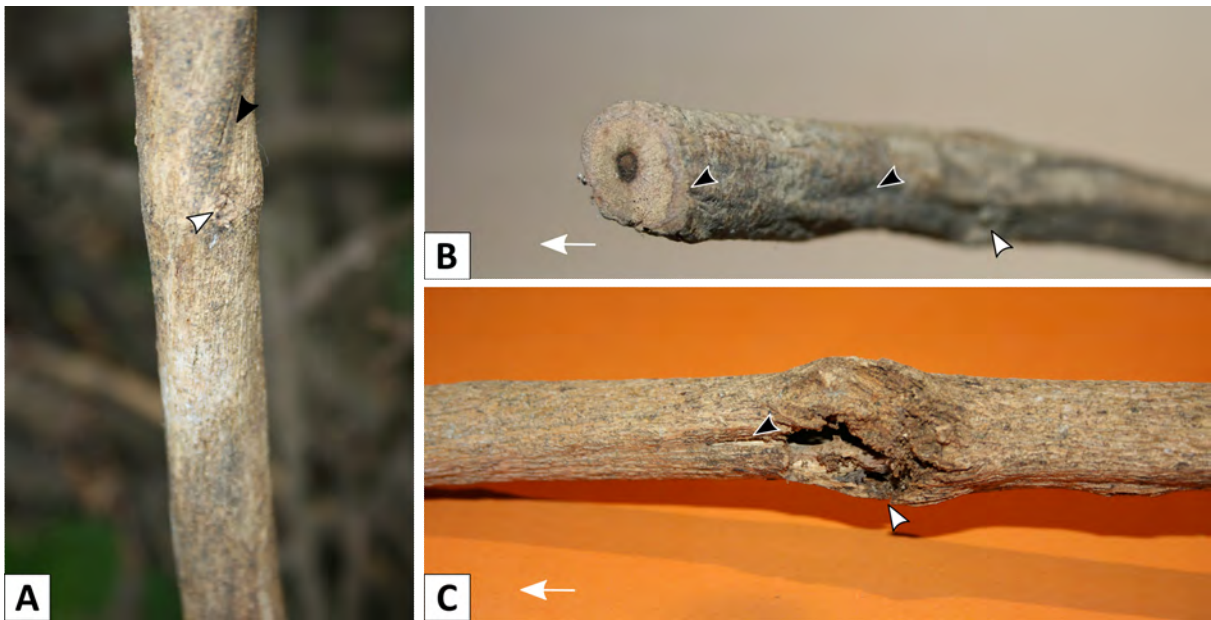
**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados (Fig. 11.3.A). Tubos cribosos en series radiales de 3-5 elementos o solitarios. Tubos cribosos dispuestos en bandas tangenciales (Fig. 11.3.B y D). Por lo general una célula acompañante por elemento de tubo criboso, cuando presentan

dos células por elemento éstas se disponen en lados opuestos. Tejido de fondo formado por parénquima. Esclerénquima ausente. Radios 4-6 seriados, de trayecto rectilíneo, formados por hileras alternas de células erectas y procumbentes (Fig. 11.3.C); 20 a varias decenas de células de altura. Drusas abundantes en las células de los márgenes, por lo general un cristal por célula.

**Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos. Radios fuertemente dilatados (cuneiformes). La dilatación se produce en el centro de los radios, luego se propaga a la corteza primaria y puede llegar a la epidermis en algunos casos (Fig. 11.3.E). Esclerificación presente. Esclereidas de paredes muy gruesas, en grupos (nidos escleróticos) en los radios dilatados. Grupos formados exclusivamente por esclereidas (Fig. 11.3.F). Esclerificación del parénquima axial que toma la forma de fibras gelatinosas.

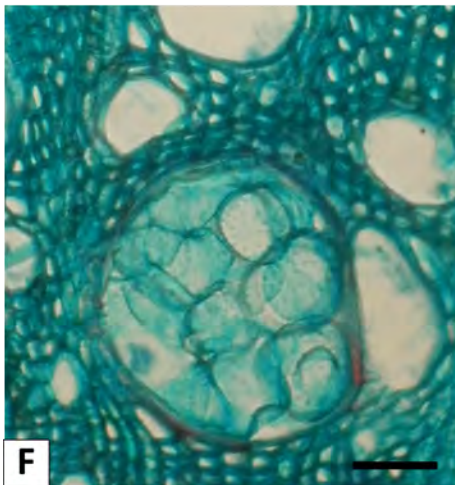
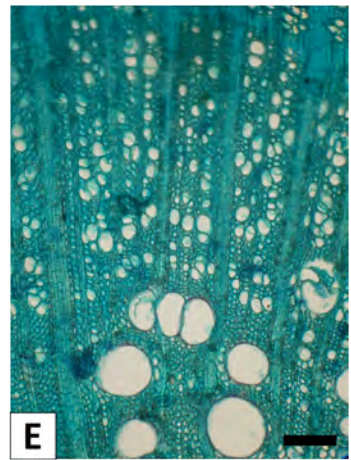
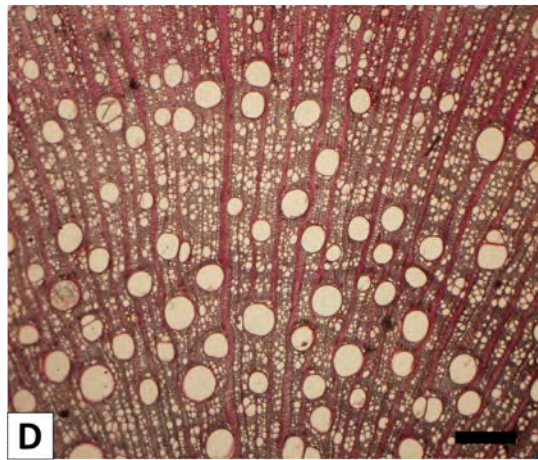
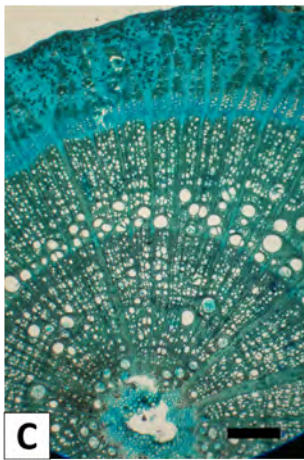
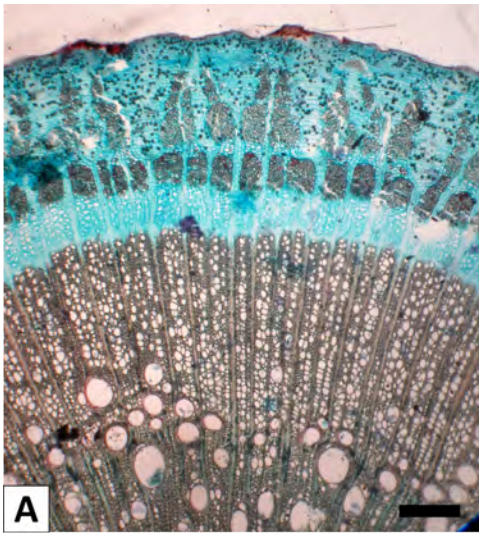




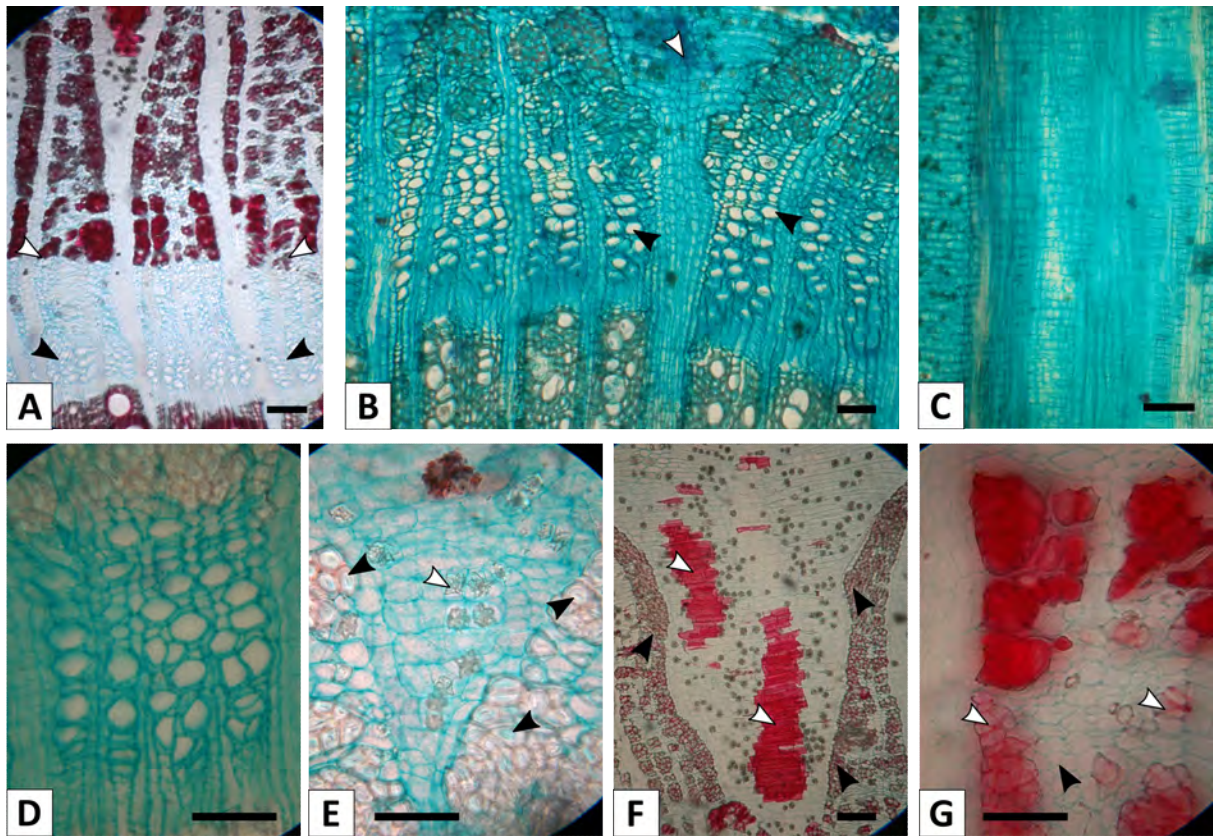


**Fig. 11.1.** *Passiflora caerulea*. Aspecto general del tallo adulto. **A.** Detalle del tallo a la altura del nudo (puntas de flecha blancas), nótese que los surcos leves (puntas de flecha negras) se forman por encima del nudo. **B.** Relacion entre los surcos leves del tallo (puntas de flecha negras) del nudo (puntas de flecha blancas). **C.** Detalle del tallo a la altura del nudo, nótese las hendiduras que se forman a la altura del nudo (punta de flecha gris) a la altura de los surcos. A, B, C: Tallo de 13 mm de diam.

**(Página siguiente) Fig. 11.2.** *Passiflora caerulea*. Anatomía del xilema. **A.** Aspecto general de los tejidos vasculares secundarios **B.** Detalle de la zona central del tallo, nótese la distribución del protoxilema (puntas de flecha negras). **C.** Aspecto general de los tejidos vasculares secundario, nótese los anillos de crecimiento demarcados. **E.** Detalle de la porosidad circular, donde se observan los vasos de gran calibre solitarios del leño temprano; y los vasos de pequeño calibre en bandas tangenciales. **F.** Detalle de tílides. **G.** Corte radial donde se observan los radios formados por hileras alternas de células erectas y procumbentes **H.** Corte tangencial donde se observan los radios 4-6 seriados y de 20 células de altura. Barra: A, C, D: 500  $\mu\text{m}$ ; B, E: 100  $\mu\text{m}$ ; F: 50  $\mu\text{m}$ ; G, H: 200  $\mu\text{m}$ .







**Fig. 11.3.** *Passiflora caerulea*. Anatomía del floema. **A.** Floema secundario conductor (puntas de flecha negras) y no conductor, con radios dilatados y esclerificación del parénquima axial y radial (puntas de flecha blancas). **B.** Detalle del floema secundario conductor con tubos cribosos en bandas tangenciales (puntas de flecha negras) y no conductor, con radios dilatados (puntas de flecha blancas). **C.** Corte radial del floema secundario conductor donde se observan los radios formados por hileras alternas de células erectas y procumbentes. **D.** Detalle de la distribución de los tubos cribosos, con una célula acompañante por tubo. **E.** Detalle del floema no conductor donde se observa la presencia de drusas en los radios dilatados en su región central (puntas de flecha blancas) y la esclerificación del parénquima axial en forma de fibras gelatinosas (puntas de flecha negras). **F.** esclerificación del floema no conductor, en el parénquima radial dilatado (puntas de flecha blancas) y en el parénquima axial (puntas de flecha negras). **G.** Detalle del parénquima axial en el floema no conductor (puntas de flecha negras) que se esclerosa (puntas de flecha blancas), en especial en las adyacencias de los radios, nótese el esclerenquima más desarrollado en la porción superior de la imagen. Barra: A, C: 200  $\mu\text{m}$ ; B, F: 100  $\mu\text{m}$ ; D, E, G: 50  $\mu\text{m}$ .



## ANGIOSPERMAS: POLYGONACEAE: *MUEHLENBECKIA SAGITTIFOLIA* (ORTEGA) MEISN.

Tallo primario de contorno circular. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se produce a través de un cámbium típico. El cámbium interfascicular comienza su actividad con la formación de vasos de gran calibre aislados. Xilema secundario juvenil, de la etapa erecta, ausente.

**Procesos ontogenéticos:** Cámbium típico.

**Variantes cambiales:** -*No considerado*- (Crüger, 1850, 1851); 1 Gruppe, (Schenck, 1893); -*No considerado*- (Solereeder, 1908); Normales (Shirley & Lambert, 1918); -*No considerado*- (Obaton, 1960); -*No considerado*- (Metcalf, 1983); “normal” cambium (=Cámbium “normal”) (Carlquist, 1988); “normal” cambium (=Cámbium “normal”) (Carlquist, 1991); -*No considerado*- (Caballé, 1993; Bamber & Ter Welle, 1994; Angyalossy et al., 2015).

### **Etapas erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro central** eustélico. **Médula** compuesta por células parenquimáticas de sección circular. Las células próximas a los haces vasculares pierden turgencia y se adquieren contornos festoneados cuando se inicia el crecimiento secundario. **Haces vasculares** colaterales (Fig. 12.1.B). **Protoxilema** formado por 1-2 vasos. **Metaxilema** formado por 1-2 vasos de mayor diámetro. **Periciclo** dividido en dos zonas, una parenquimatosa interna y una fibrosa externa. El periciclo prolifera en consonancia con el aumento de diámetro producido por el crecimiento secundario, como resultado el periciclo fibroso se fragmenta y las nuevas células pronto se diferencian en esclerénquima. **Corteza** parenquimática.

### **Etapas epiclina: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia en tallos de 3-4 mm a través de un cámbium típico, que no produce xilema secundario juvenil (Fig. 12.1.B). No se produce distinción alguna en la actividad del cámbium fascicular y del cámbium interfascicular (Fig. 12.1.C). La peridermis se origina de las capas más externas de la corteza.



## Anatomía

### Xilema secundario adulto (etapa epiclina)

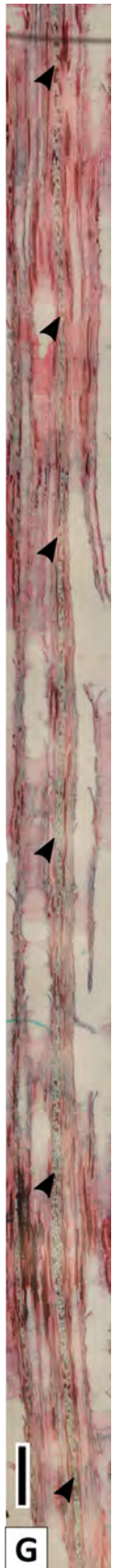
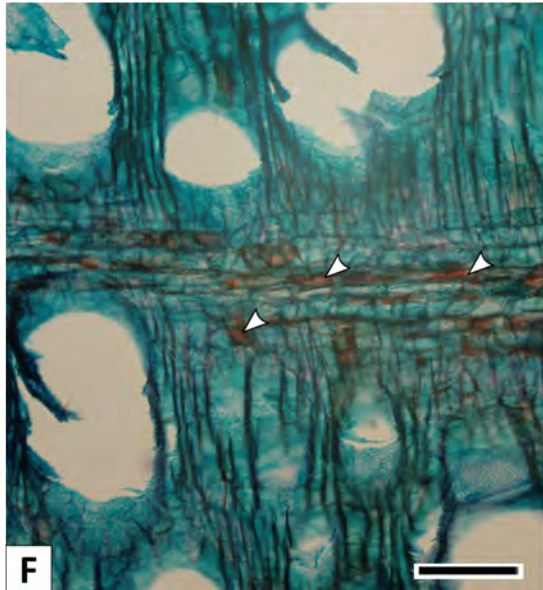
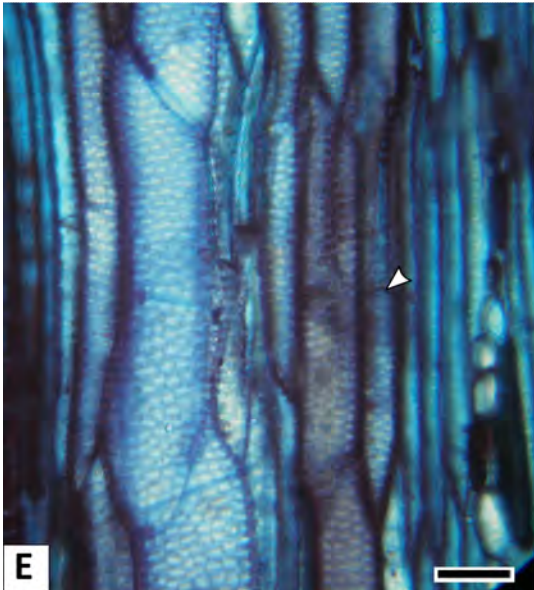
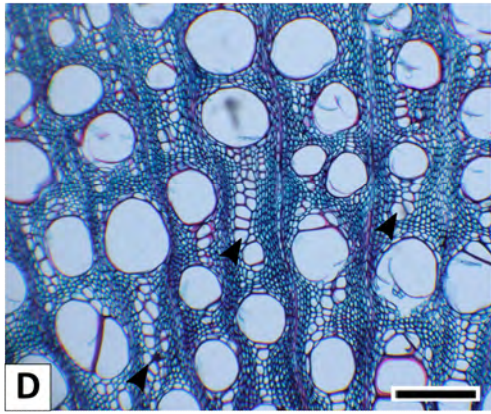
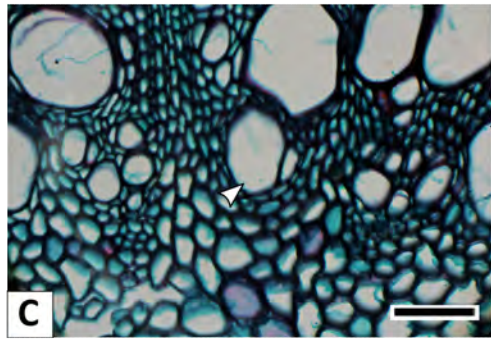
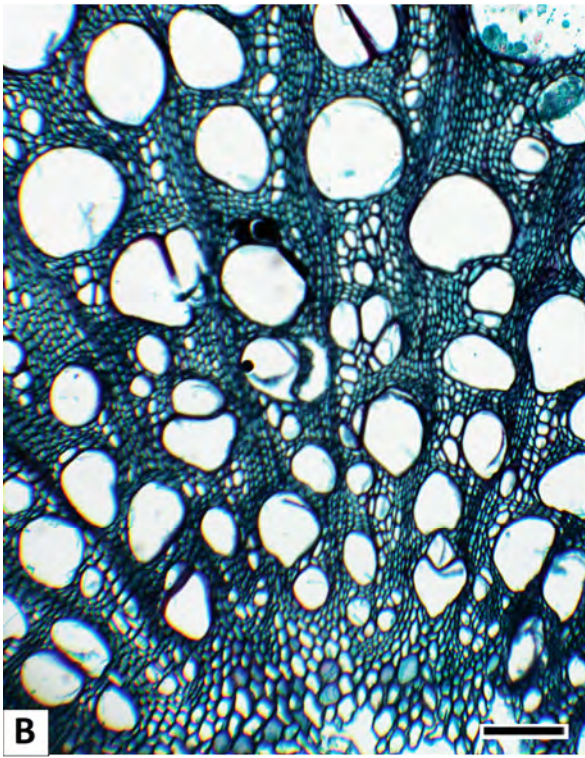
**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Dimorfismo vascular** presente (Fig. 12.1.D): vasos de gran calibre (148,5 - 45,5  $\mu\text{m}$  diam) y de pequeño calibre (28,9 - 8,5  $\mu\text{m}$  diam). Diferenciación en xilema secundario juvenil (interno) y adulto (externo) ausente. **Vasos de gran calibre** de 148,5 (38,5-231) - 45,5  $\mu\text{m}$  diam; solitarios, a veces múltiples radiales de hasta 4 vasos, o en grupos de hasta 4 vasos de gran calibre y numerosos vasos de pequeño calibre. Arreglo de vasos diagonal a radial. Vasos solitarios de contorno circular a oval (Fig. 12.1.D). Placa de perforación simple, transversal, terminal. Punteaduras intervasculares ornadas, alternas, abertura externa de contorno oval, abertura interna elongada a veces coalescente. Punteaduras radio-vasculares con areola reducida a semiareoladas, por lo general opuestas, abertura externa e interna de contorno oval, similares a las intervasculares pero sin ornamentos. **Vasos de pequeño calibre** 28,9 (15,4-46,2) - 8,5  $\mu\text{m}$  diam; múltiples radiales de 4-12 elementos, a veces en grupos, por lo general asociados a vasos de gran calibre, a veces solitarios. Arreglo de vasos radial. Vasos solitarios de contorno circular a oval (Fig. 12.1.D). Placa de perforación simple, inclinada, subterminal. Algunos elementos de vaso presentan un extremo con placa inclinada y subterminal y el extremo opuesto con placa horizontal y terminal. A continuación de este elemento se encuentra otro elemento de vaso de similares características pero invertido. Punteaduras intervasculares areoladas, ornadas, alternas, de contorno oval. No se observaron punteaduras radio-vasculares debido a que los vasos de pequeño calibre muy rara vez colindan con los radios. A veces presentan depósitos amorfos oscuros. **Fibras** de paredes finas, a veces septadas con un único septo en la parte media. Punteaduras solo en la pared tangencial, simples, de aberturas elongadas. Es común que presenten depósitos amorfos oscuros. **Parénquima paratraqueal** escaso a veces unilateral asociado a los vasos de gran calibre, 2-3 células por serie, lignificado. **Parénquima apotraqueal** difuso, muy raro, 2 células por serie, lignificado. **Traqueidas vasicéntricas** asociadas a los vasos de gran

calibre como una vaina en los vasos solitarios o bien como parte de los grupos de vasos. Punteaduras areoladas alternas hasta opuestas, abertura interna circular a oval, abertura externa elongada. Por lo general presentan un extremo elongado pero romo y el otro con una pared transversal. A continuación de ésta, se encuentra otra traqueida con similares características pero invertida. **Radios** 1-3 seriados en tallos jóvenes y 3-6 seriados con secciones uniseriadas en tallos añosos. Sin diferenciación en dos tipos de radios. Radios compuestos por hileras de células procumbentes, con algunas células cuadradas intercaladas, en alternancia con hileras de células cuadradas a erectas (Fig. 12.1.F). Parénquima radial lignificado, con depósitos amorfos oscuros, por lo general en las células procumbentes. Punteaduras entre células radiales con aberturas externa e interna circulares. Radios de más de 1 mm de altura (Fig. 12.1.G). **Estructura estratificada** presente en los elementos de vaso de pequeño calibre, fibras y traqueidas (Fig. 12.1.E).

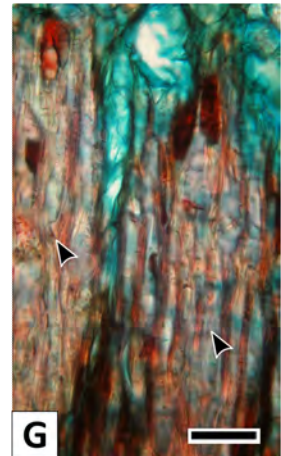
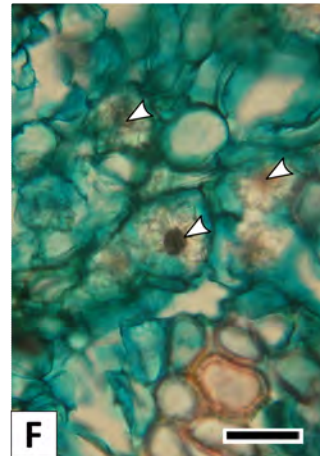
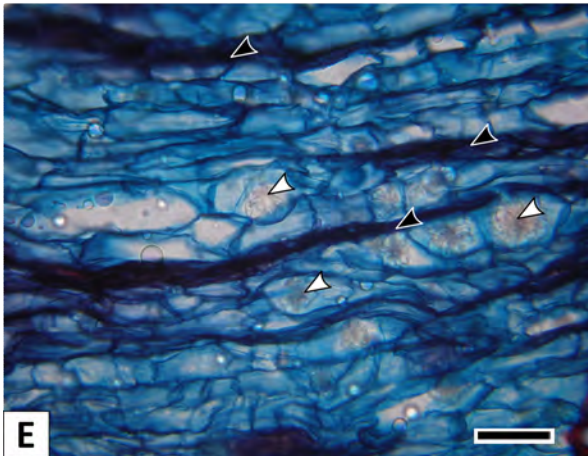
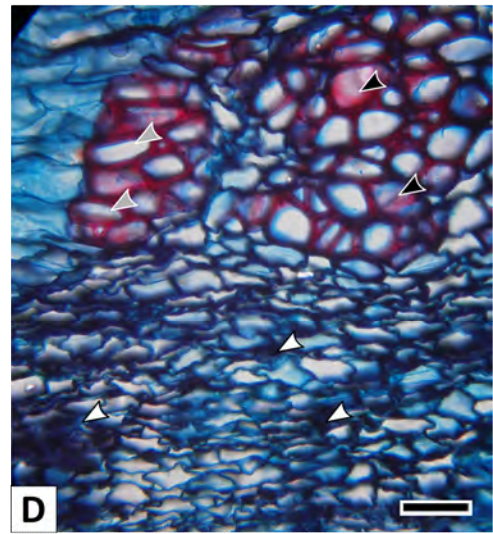
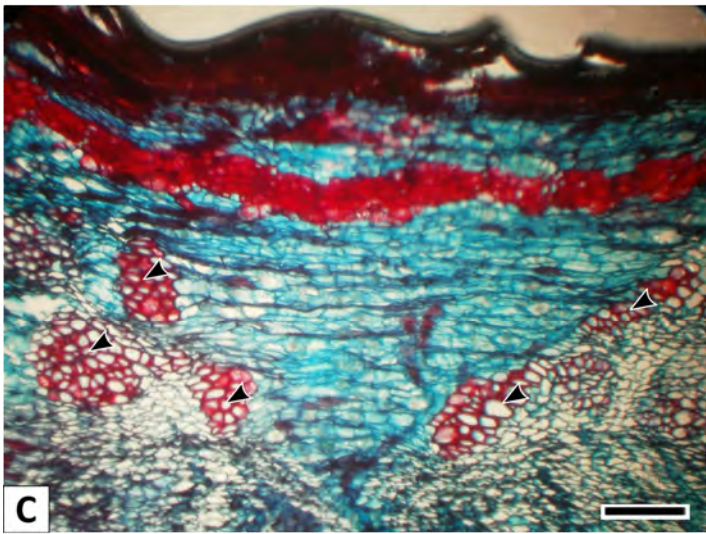
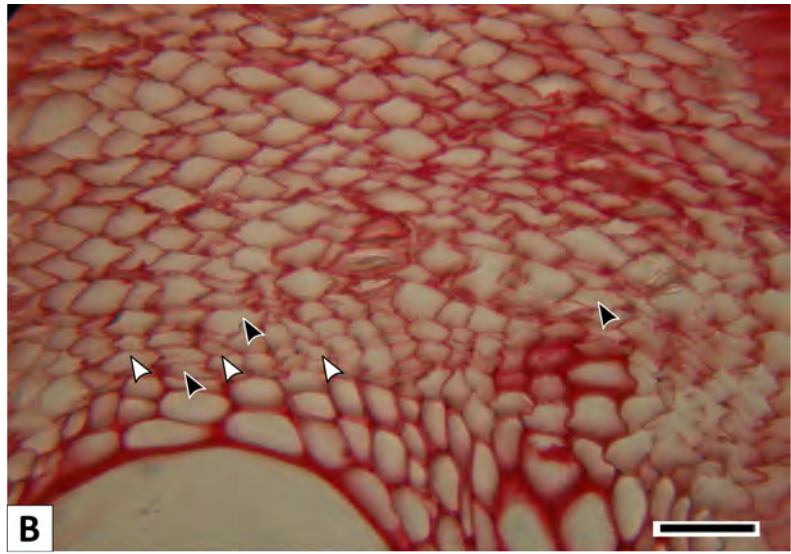
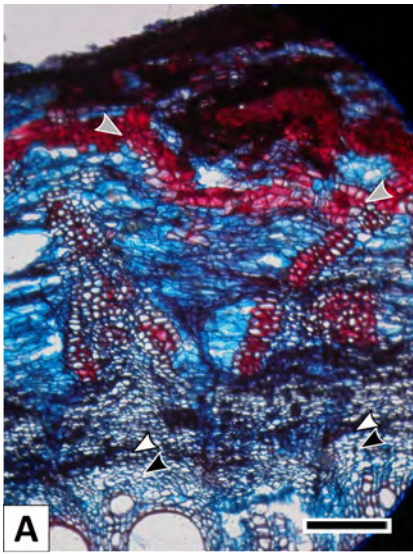
### **Floema secundario**

**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados (Fig. 12.2.A). Tubos cribosos en series radiales, con una célula acompañante por elemento. Parénquima axial en filas radiales asociados a los tubos cribosos. Fibras ausentes (Fig. 12.2.B). **Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos temprana (Fig. 12.2.D). Acumulación de depósitos amorfos oscuros en las células acompañantes. Dilatación de los radios, en su porción central, por aumento del tamaño y división celular; drusas presentes, una por célula (Fig. 12.2.C). Esclerificación presente en forma de fibras de paredes delgadas a medias formando grupos, en especial derivado del parénquima axial y en menor medida del parénquima radial dilatado (Fig. 12.2.E, F y G).

**(Página siguiente). Fig. 12.1. *Muehlenbeckia sagittifolia*. A.** Tallo adulto. **B.** Corte transversal del xilema secundario adulto, nótese la ausencia de xilema secundario juvenil. **C.** Corte transversal de la región central del tallo; nótese los vasos de gran calibre producidos por el cámbium interfascicular de forma temprana (puntas de flecha blancas). **D.** Corte transversal del xilema secundario adulto, nótese los vasos de pequeño calibre en múltiples radiales de 4-12 elementos, asociados a vasos de gran calibre (puntas de flecha negras). **E.** Corte tangencial del xilema secundario adulto donde se observa la estratificación de los elementos axiales, nótese las series parénquimáticas de dos células de altura (punta de flecha blanca). **F.** Corte radial del xilema secundario adulto donde se observan los radios compuestos por hileras de células procumbentes, con algunas células cuadradas intercaladas, en alternancia con hileras de células cuadradas a erectas, nótese los contenidos amorfos en las células radiales (puntas de flecha blancas). **G.** Corte tangencial del xilema secundario adulto donde se observa un único radio de cientos de células de alto, mayor a un centímetro de altura (puntas de flecha negras). Barra: B, D, G: 200  $\mu\text{m}$ ; C: 100  $\mu\text{m}$ ; E: 50  $\mu\text{m}$ ; F: 75  $\mu\text{m}$ . A: Tallo de 27 mm de diam.



**(Página siguiente). Fig. 12.2. *Muehlenbeckia sagittifolia*. A.** Aspecto general del floema secundario donde se observa el floema conductor (puntas de flecha negras) y el inicio del floema no conductor (puntas de flecha blancas), nótese el periciclo fibroso (puntas de flecha gris). **B.** Corte transversal del floema conductor, nótese las hileras radiales de tubos criboso con una célula acompañante por tubo (puntas de flecha negras) y las hileras de parénquima axial (puntas de flecha blancas). **C.** Corte transversal del floema secundario no conductor donde se observa la esclerificación (puntas de flecha negras). **D.** Corte transversal del floema secundario no conductor donde se observa el colapso de los tubos cribosos (puntas de flecha blancas), nótese que la esclerificación implica tanto al parénquima axial (puntas de flecha negras) como al parénquima radial dilatado (puntas de flecha grises). **E.** Corte transversal de los radios dilatados donde se observan las drusas presentes en el parénquima de dilatado (puntas de flecha blancas) y colapso celular (puntas de flecha negras). **F.** Corte radial del floema secundario no conductor donde se observa las drusas (puntas de flecha blancas). **G.** Corte radial del floema secundario no conductor donde se observa el parénquima axial esclerificado en forma de fibras (puntas de flecha negras) Barra: A, C: 200  $\mu\text{m}$ ; B, D, E, F, G: 50  $\mu\text{m}$ .





## ANGIOSPERMAS: RANUNCULACEAE: *CLEMATIS BONARIENSIS* JUSS. EX DC.

El tallo primario es de contorno circular. El cilindro central es eustélico. El crecimiento secundario se produce por un cámbium de configuración típica pero cuya actividad se encuentra sectorizada. Los segmentos de cámbium intrafascicular solo producen sistema axial, en tanto que los segmentos interfasciculares solo producen sistema radial. Estos radios están compuestos por parénquima no lignificado, similar al de los intersticios foliares (radios medulares primarios). A medida que el crecimiento avanza las iniciales axiales que dan origen al parénquima axial asociado a los radios devienen en iniciales radiales. Los nuevos radios que se producen en los segmentos intrafasciculares presentan las mismas características que los radios producidos por el cámbium interfascicular.

**Procesos ontogenéticos:** Cámbium fascicular e interfascicular con diferente actividad.

**Variantes cambiales:** -*No considerado*- (Crüger, 1850, 1851); 6 Gruppe, Aristolochia-Typus (=Grupo 6, Tipo Aristolochia) (Schenck, 1893); -*No considerado*- (Solereider, 1908); Astroxylon (Shirley & Lambert, 1918); -*No considerado*- (Obaton, 1960); -*No considerado*- (Metcalfé, 1983); Xylem in plates (=Xilema en placas) (Carlquist, 1988); Xylem in plates (=Xilema en placas) (Carlquist, 1991); Xylem cylinder in rays (=Cilindro xilemático en radios) (Caballé, 1993); Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays (=Tejido anómalo, parénquima indiferenciado, en radios) (Bamber & Ter Welle, 1994); Axial vascular elements in segments (=Elementos vasculares axiales en segmentos) (Angyalossy et al., 2015).

### **Etapa erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** es de contorno circular. **Cilindro central** eustélico. **Médula** parenquimática compuesta por células cilíndricas, de paredes delgadas bien lignificadas, cuya zona marginal se esclerosa de forma marcada y devienen en esclereidas a medida que el crecimiento secundario progresa. En algunos casos la zona central de la médula se ahueca. **Haces vasculares** colaterales, diez, abiertos. **Protoxilema** formado por 1-2 vasos con engrosamientos anulares. **Metaxilema**



formado por 1-2 vasos muy grandes, de calibre similar a los del xilema secundario (Fig. 13.2.A).

**Corteza** formada por 6-8 capas de células parenquimáticas y una capa externa de fibras esclerenquimáticas. **Epidermis** uniestratificada.

### **Etapa epiclina: Crecimiento secundario**

El crecimiento secundario se inicia en los tallos de 3-3,5 mm a través de la acción de un cámbium de conformación típico pero cuya actividad está sectorizada. Los cámbium fasciculares se mantienen en dicho estado por un periodo prolongado, es decir que solo presentan iniciales axiales, por lo cual solo producen elementos axiales del xilema y floema. En tanto que los cámbium interfasciculares solo producen sistema radial. Ambos cámbium, fascicular e interfascicular, se diferencian de forma casi simultánea (Fig. 13.2.F).

A medida que el crecimiento avanza las iniciales axiales que dan origen al parénquima axial asociado a los radios devienen en iniciales radiales de forma gradual pero sostenida. Estas nuevas células radiales por lo general son procumbentes y pasan a formar parte de las células envolventes del radio. Este proceso se ve reflejado en hileras radiales de células, lo cual implica que todas fueron originadas por la misma inicial en sucesivas divisiones, que transicionan desde células del parénquima axial al radial (Fig. 13.2.G).

Los nuevos radios que se producen en los segmentos fasciculares se inician como uniseriados y aumentan su ancho de forma progresiva hasta adquirir la conformación típica de los radios producidos por los cámbium interfascicular (Fig. 13.1.D y Fig. 13.2.H e I). Si bien no se registraron haces vasculares formados solo por floema, intercalados con los haces vasculares propiamente dichos, es notorio que en casi todas las secciones de cámbium interfascicular se desarrollan secciones de sistema axial.

El **felógeno** se desarrolla a los 10 mm por rediferenciación del parénquima cortical primario. Los siguientes felógenos se originan en el parénquima floemático. Felema formado por células parenquimáticas poco esclerosadas. Felodermis formada por células parenquimáticas no lignificadas

(Fig. 13.1.C).

## **Anatomía**

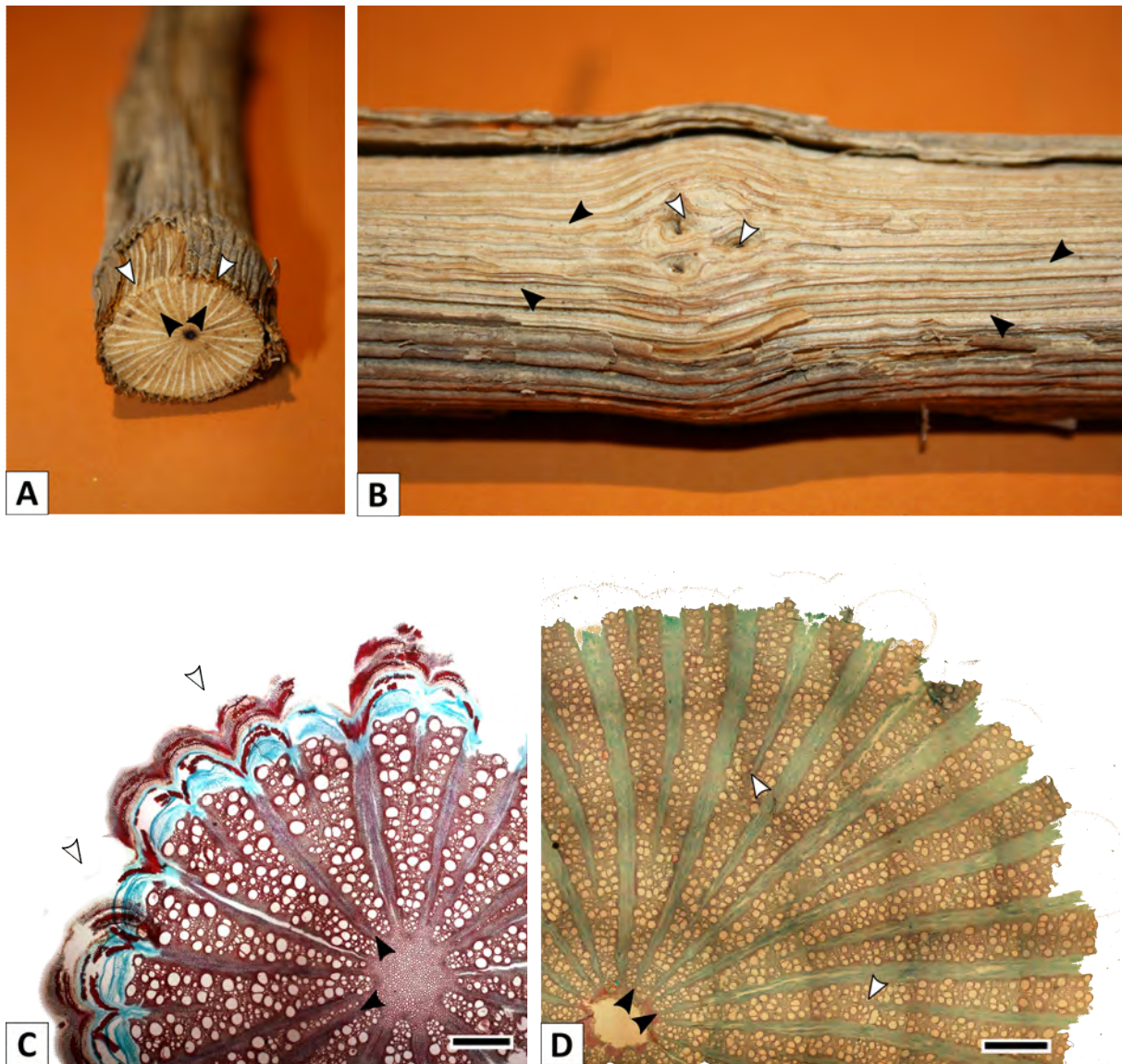
### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin disposición particular. **Dimorfismo vascular** presente (Fig. 13.2.B). **Elementos de vaso de gran calibre** solitarios, de contorno circular a oval; 86,88 (58-130)  $\mu\text{m}$  diám con paredes de 4  $\mu\text{m}$ ; 51,13 vasos/ $\text{mm}^2$ . Elementos de vaso cortos de 104,48  $\mu\text{m}$  long. Placas de perforación terminales simples, transversales a levemente inclinadas. Punteaduras circulares, opuestas a subopuestas, con aberturas coalescentes (Fig. 13.2.J). **Elementos de vaso de pequeño calibre** en múltiples tangenciales, en menor medida solitarios, de contorno circular a oval. y 20 (10-40)  $\mu\text{m}$  diám con paredes de 3,05  $\mu\text{m}$ ; 323, 8 vasos/ $\text{mm}^2$ . Elementos de vaso cortos de 113,19  $\mu\text{m}$  long. Placas de perforación subterminales simples, inclinadas. Punteaduras circulares, opuestas a subopuestas, con aberturas coalescentes. **Parénquima apotraqueal** difuso poco lignificado, en series de dos células de altura, por lo general asociado a los radios. **Parénquima paratraqueal** vasicéntrico a escaso de paredes lignificadas, en series de dos células de altura (Fig. 13.2.C). **Fibras** cortas de paredes finas a gruesas, 8,18  $\mu\text{m}$  diám y 3,05  $\mu\text{m}$  de grosor; cortas, punteaduras simples de contorno elíptico elongado. **Radios** exclusivamente multiseriados, por lo general 10-12 seriados en estados tempranos, hasta 30 células de ancho en estados avanzados del desarrollo; varias decenas de células de alto, de la altura del entrenudo (Fig. 13.2.K y L). Cuerpo compuesto de células procumbentes, rodeadas por una vaina de células cuadradas a erectas (células envolventes de radio) (Fig. 13.2.M). En los estados avanzados del desarrollo se desarrollan en los radios hileras de células diagonales alternando con las hileras de células procumbentes. Punteaduras radio-vasculares ausentes ya que los vasos no están en contacto con los radios. **Leño estratificado** presente, de forma exclusiva en el sistema axial, donde todos los elementos se encuentran estratificados (Fig. 13.2.K).

## **Floema secundario**

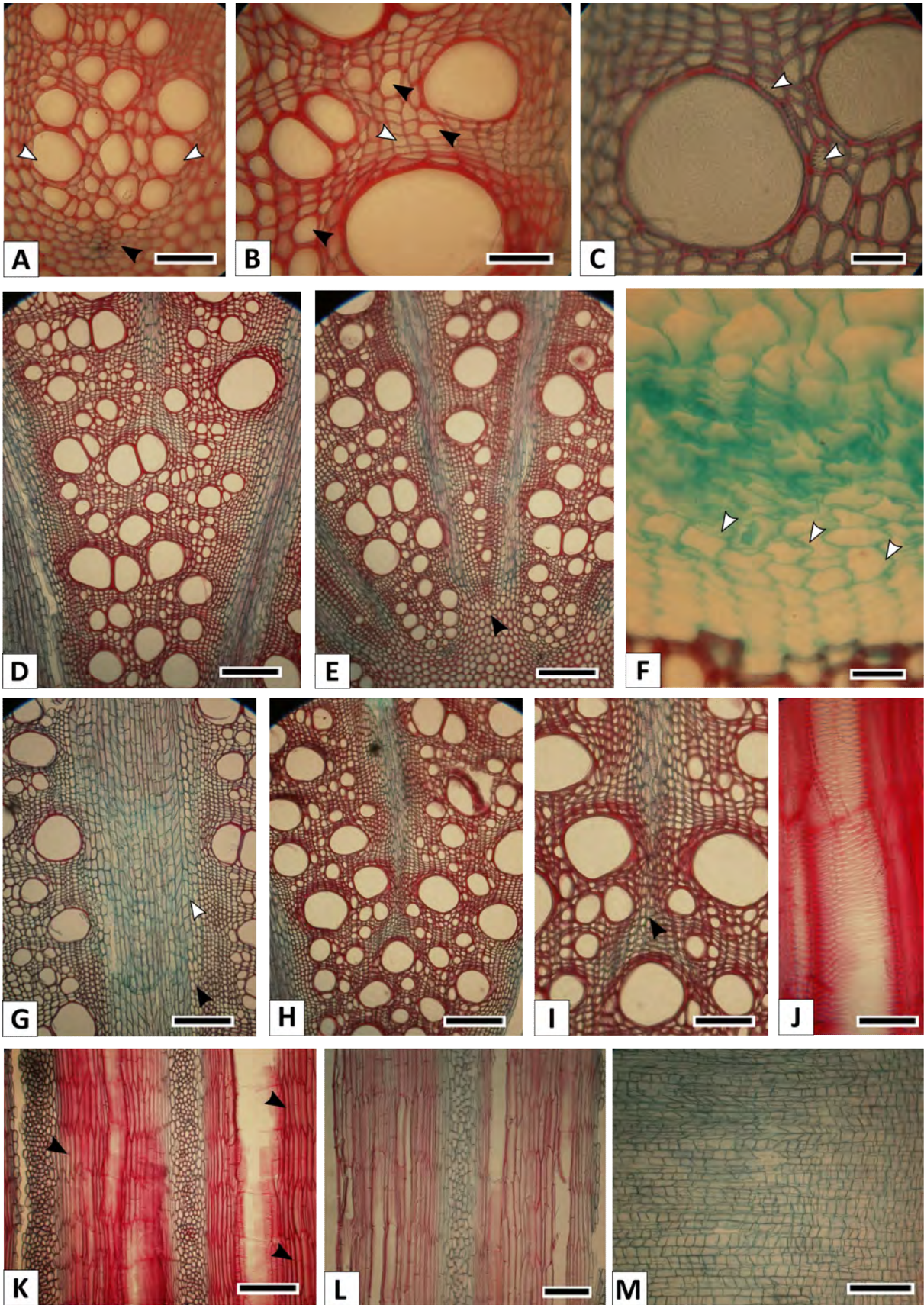
**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados. Tubos cribosos en bandas tangenciales hasta de 4 elementos de grosor. Una célula acompañante por elemento de tubo. Parénquima en bandas tangenciales de 4-5 células de grosor (Fig. 13.2.F). Fibras de paredes gruesas y bien lignificadas en bandas de 2-3 células de grosor. Radios exclusivamente multiseriados, 10-12 seriados, de la altura de entrenudo. Floema estratificado, en el sistema axial de forma exclusiva.

**Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos. Dilatación del parénquima axial ausente. Radios fuertemente dilatados (cuneiformes). Esclerificación escasa.



**Fig. 13.1.** *Clematis bonariensis*. Relación entre las ortósticas y la variante cambial. **A.** Tallo adulto, donde se observa la relación entre las costillas (puntas de flecha blancas) y los radios anchos (puntas de flecha negras). **B.** Relación entre los radios anchos de la altura del entrenudo (puntas de flecha negras) y la salida de la traza rameal (puntas de flecha blancas). **C.** Corte transversal del tallo adulto en una etapa temprana donde se observan los radios anchos formados por el cámbium interfascicular (puntas de flecha negras) y la relación con sus surcos entre las costillas del tallo (puntas de flecha blancas). **D.** Corte transversal del tallo adulto en una etapa tardía donde se observan los radios anchos formados por el cámbium interfascicular (puntas de flecha negras) y los nuevos radios anchos formados por el cámbium fascicular (puntas de flecha blancas). Barra: C: 1 mm; D: 2 mm. A, B: Tallo de 41 mm de diam.

**(Página siguiente). Fig. 13.2.** *Clematis bonariensis*. Anatomía. **A.** Corte transversal de la zona central del tallo, nótese el protoxilema (puntas de flecha negras) y los vasos del metaxilema (puntas de flecha blancas). **B.** Detalle del xilema secundario adulto, nótese los vasos de pequeño calibre solitarios (puntas de flecha negras) y las fibras de paredes finas a muy finas (puntas de flecha blancas). **C.** Detalle del xilema secundario adulto, nótese los vasos de gran calibre solitarios y el parénquima paratraqueal escaso (puntas de flecha blancas). **D.** Aspecto general del xilema secundario adulto formado por el cámbium fascicular. **E.** Aspecto general del xilema secundario adulto formado por el cámbium interfascicular; nótese que el segmento axial no está asociado a un haz vascular primario (punta de flecha negra). **F.** Floema secundario conductor donde se observan los tubos cribosos en bandas tangenciales (puntas de flecha blancas). **G.** Detalle de los radios multiseriados muy anchos donde se observan las hileras de células axiales (punta de flecha negra) adyacentes a los radios que devienen en elementos radiales (punta de flecha blanca). **H, I.** Inicio de un radio multiseriado a partir del cámbium fascicular (punta de flecha negra). **J.** Punteaduras intervasculares opuestas con aberturas coalescentes. **K.** Leño estratificado presente, de forma exclusiva en el sistema axial, donde todos los elementos se encuentran estratificados (puntas de flecha negras). **L.** Radio multiseriado de la altura del entrenudo asociado al parénquima axial no lignificado. **M.** Corte radial donde se observa un radio multiseriado cuyo cuerpo está compuesto de células procumbentes y diagonales, rodeadas por una vaina de células cuadradas a erectas (células envolventes del radio). Barra: A, B, C, F: 50  $\mu\text{m}$ ; I, J, M: 150  $\mu\text{m}$ ; D, E, G, K, L: 200  $\mu\text{m}$ .





## ANGIOSPERMAS: SAPINDACEAE: *SERJANIA MERIDIONALIS* CAMBESS.

Tallo primario costulado. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se inicia con un cámbium típico; sin embargo, con posterioridad, se rediferencian meristemas de engrosamiento secundario supernumerarios. Estos meristemas producen nuevos cilindros vasculares (xilema y floema secundarios) en la periferia del cilindro original. Según un criterio topográfico, el cilindro originado por el cámbium toma el nombre de cilindro vascular central; mientras que los cilindros originados por los meristemas supernumerarios se denominan cilindros vasculares periféricos.

**Procesos ontogenéticos:** Neocámbiumes.

**Variantes cambiales:** Stämme wo die Holzparthieen in radialer Richtung von einander sich trennen (=Tallos donde los trozos de leño se separan entre sí en dirección radial) (Crüger, 1850, 1851); 16 Gruppe, Typus des zusammengesetzten Holzkörpers (=Grupo 16, Tipo de cuerpo leñoso compuesto) (Schenck, 1893); Compound xylem-mass (=Masa xilemática compuesta) (Solleder, 1908); Polycycla (Shirley & Lambert, 1918); Tige a faisceaux périphérique (=Tallo con ejes policíclicos) (Obaton, 1960); Corded xylem mass (=Masa xilemática cordada) (Metcalf, 1983); Compound secondary xylem (=Xilema secundario compuesto) (Carlquist, 1988); Compound secondary xylem (=Xilema secundario compuesto) (Carlquist, 1991); Xylem cylinder entire and single in transverse section, duplicated (=Cilíndro xilemático entero y único en corte transversal, duplicado) (Caballé, 1993); -No considerado- (Bamber & Ter Welle, 1994); External secondary cylinders (=Cilindros secundarios externos) (Angyalossy et al., 2015).

### **Etapa erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** costulado hasta de 2,5 mm diám. 8-10 costillas (Fig. 14.2.A). **Cilindro central** eustélico. **Médula** con dos zonas: una interna compuesta por células isodiamétricas de 21-85,5 µm diám., de paredes delgadas y no lignificadas; y otra externa compuesta por células isodiamétricas de 12,2-26,8 µm diám., de paredes más gruesas y lignificadas. **Haces vasculares** colaterales, 1-3 por costilla. **Protoxilema** formado por 1-2 vasos con engrosamientos anulares. **Metaxilema** formado



por 2-4 vasos grandes. **Periciclo** lobulado dividido en una zona interna parenquimatosa y una externa fibrosa (sensu Tamaio & Somner, 2010). Periciclo parenquimatoso de 6-12 capas de espesor; células no lignificadas, isodiamétricas, a veces alargadas, con canales esquizógenos dispersos entre ellas. Periciclo fibroso de 3-8 capas de espesor en los surcos y 6-15 en los lóbulos; células alargadas, de paredes gruesas y lignificadas. **Corteza** formada por 6-13 capas de células parenquimáticas; la más interna, diferenciada como vaina amilácea (endodermis). En los lóbulos, el parénquima presenta paredes más gruesas que en los surcos y está asociado con canales esquizógenos. **Epidermis** uniestratificada (Fig. 14.2.A).

#### **Etapla erecta: Crecimiento secundario**

A partir de los 2,5 mm se diferencia cámbium típico que inicia su actividad con un xilema juvenil (interno). Este xilema se caracteriza por vasos de pequeño calibre en múltiples radiales de 2-3 y fibras libriformes de paredes finas a gruesas.

#### **Etapla epiclina: Cámbium típico**

A continuación el cámbium en los tallos de 3 mm produce xilema secundario adulto (xilema secundario) caracterizado por el dimorfismo vascular y la alternancia de bandas de fibras libriformes y parenquimatoides (Fig. 14.1.B).

El **felógeno** se desarrolla a los 4,5 mm por rediferenciación del parénquima cortical primario próximo a la endodermis.

A medida que avanza el crecimiento secundario, el periciclo fibroso se fragmenta radialmente y forma islotes conectados por hileras de esclereidas; en el periciclo parenquimatoso y en la zona interna de la médula muchas células se esclerosan (Fig. 14.3.H).

#### **Etapla epiclina: Neocámbiumes**

A partir de los 8-10 mm se rediferencian en el periciclo parenquimatoso 3-8 polos de células

que originan un arco de meristema de engrosamiento secundario (“cámbium” periférico) convexo hacia la periferia (Fig. 14.2.D). Este meristema produce, en primera instancia, xilema secundario hacia adentro; y, más tarde, floema secundario hacia afuera (Fig. 14.2.E). Con posterioridad este meristema prolifera y adquiere contorno circular. Por lo general, produce la misma cantidad de tejidos en toda la circunferencia; sin embargo, en algunos casos, la cara externa genera proporcionalmente más xilema (Fig. 14.1.C).

Los cilindros vasculares periféricos presentan una “médula”, formada por células del periciclo parenquimatoso que quedan encerradas cuando se completa el anillo meristemático (Fig. 14.2.F). La “médula” es alargada en sentido tangencial, y está desplazada hacia la masa central (Fig. 14.1.D).

El xilema secundario de los cilindros vasculares periféricos sólo se diferencia del cilindro central en que los vasos de gran calibre forman parte de las series radiales y las fibras septadas son abundantes. Al igual que el cilindro central, el xilema ocasionalmente presenta una zona interna compuesta por fibras libriformes y escasos vasos de pequeño calibre aislados (xilema secundario juvenil).

Los cilindros vasculares periféricos se anastomosan y dividen a la altura del nudo, de modo que debajo de la salida de una traza rameal se dividen y delimitan una suerte de “surco” en el aspecto externo del tallo (Fig. 14.1.E).

## **Anatomía vascular**

### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin distribución particular. **Vasos de pequeño calibre** en múltiples radiales de 2-3, hasta 9, elementos. **Fibras** libriformes de paredes finas a gruesas.

### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Bandas de fibras libriformes alternantes con**

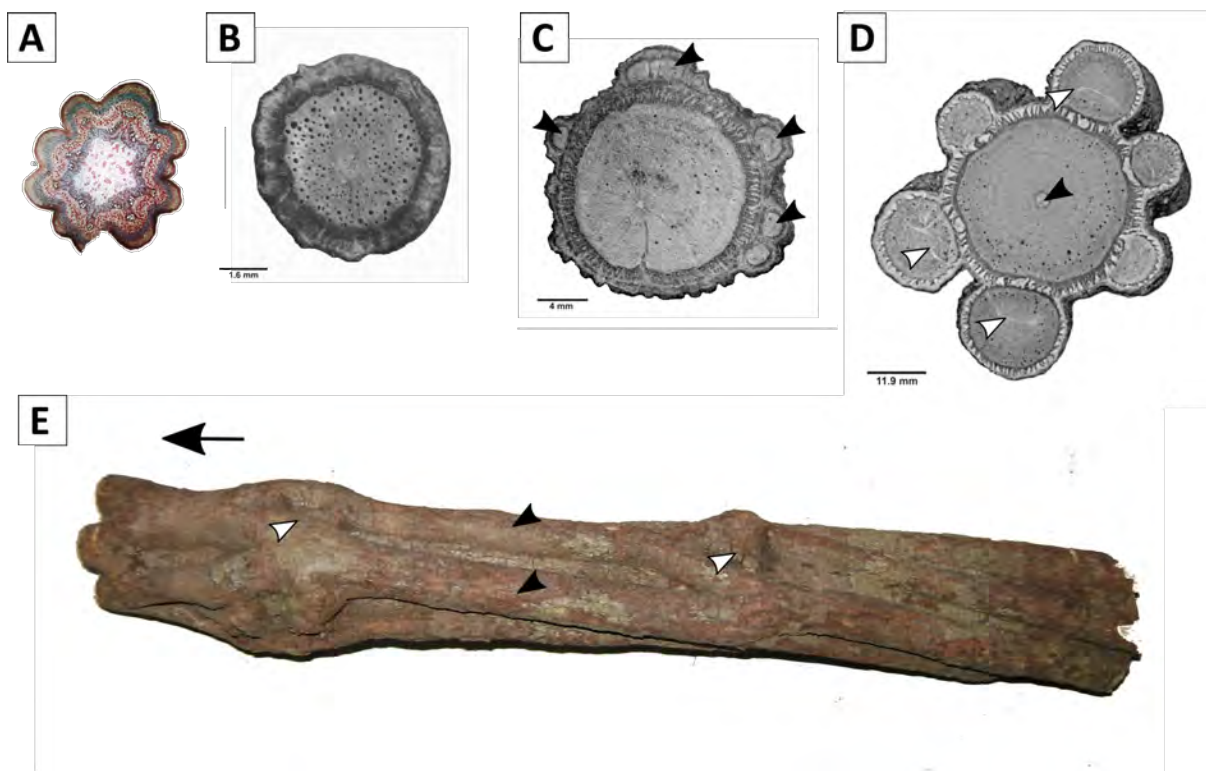
**bandas de fibras parenquimatoides** presentes, de transición gradual, a veces abrupta (Fig. 14.3.A). **Porosidad** difusa. **Dimorfismo vascular** presente (Fig. 14.2.C). **Elementos de vaso de gran calibre** solitarios o en pares tangenciales, esporádicamente radiales. Elementos de contorno circular a oval; cortos, de 220-302  $\mu\text{m}$  long.; y anchos, de 70-300  $\mu\text{m}$  diam. Placas de perforación terminales simples, transversales a levemente inclinadas. Punteaduras areoladas, hexagonales, de bordes suaves, alternas, con aberturas externa e interna elípticas aplanadas; aberturas internas de mayor desarrollo y, por lo común, coalescentes. Los elementos maduros pueden presentar depósitos amorfos oscuros. **Elementos de vaso de pequeño calibre** en series radiales hasta de 46 elementos, rara vez aislados. Elementos de contorno angular a oval; largos, de 275-302,5  $\mu\text{m}$  long.; y angostos, de 27,5-55  $\mu\text{m}$  diam. Placas de perforación subterminales simples y oblicuas, que pueden obliterarse a la madurez por depósitos amorfos oscuros. Punteaduras areoladas, hexagonales, de bordes fuertes, alternas, desordenadas hacia los extremos. Aberturas externa e interna elípticas aplanadas, las internas de mayor desarrollo y usualmente coalescentes. **Parénquima paratraqueal** vasicéntrico en vainas de 1-2 células de espesor, en torno a los vasos de gran calibre. Células aplanadas de paredes lignificadas, en series de 4 células de altura (Fig. 14.2.B). **Fibras** libriformes de paredes gruesas y lignificadas; de 247,5-750  $\mu\text{m}$  long. Fibras parenquimatoides de paredes delgadas y poco lignificadas; de 252,1-740  $\mu\text{m}$  long. Fibras septadas dispersas, algunas con cristales prismáticos (cúbicos), uno por compartimiento; de 346-574,2  $\mu\text{m}$  long. **Radios** multiseriados, hasta 12 células de ancho, de 9,5-25  $\mu\text{m}$ , esporádicamente uniseriados; 7 a varias decenas de células de alto, de 22-50  $\mu\text{m}$  (Fig. 14.2.B). Radios compuestos completamente por células procumbentes; a veces, cuerpo compuesto de células procumbentes e hileras marginales de células erectas o cuadradas. Abundantes cristales prismáticos (cúbicos). Punteaduras radio-vasculares simples y ovaladas de disposición alterna.

### **Floema secundario**

**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados (Fig. 14.3.D). Tubos cribosos

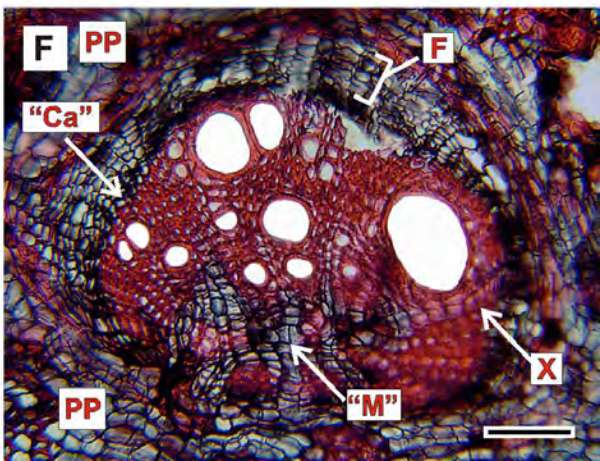
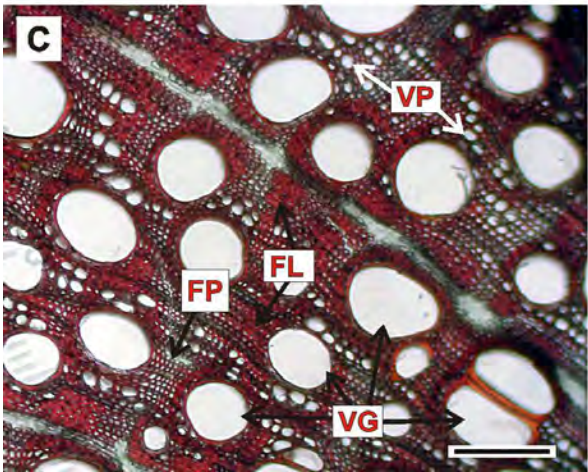
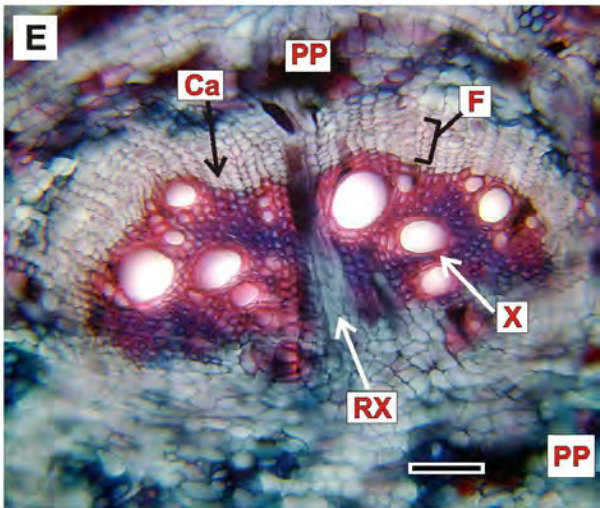
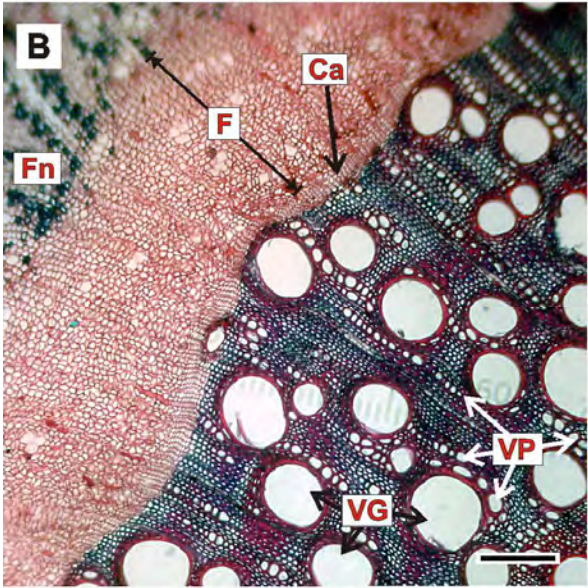
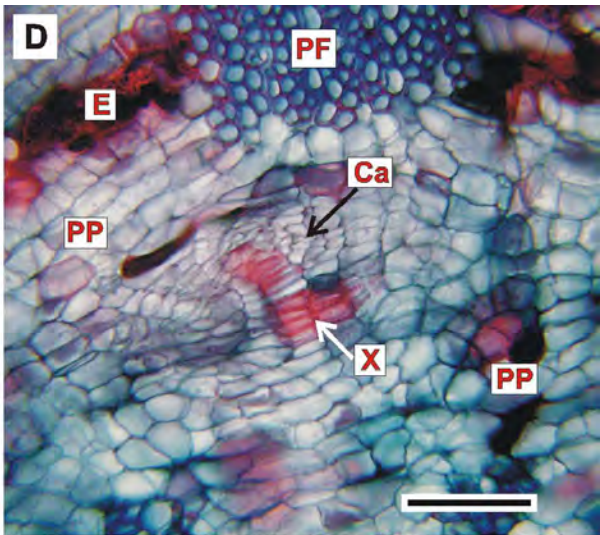
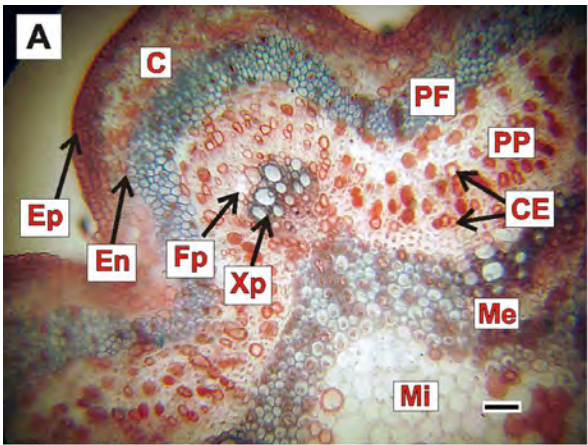
solitarios, en grupos de 3 elementos o, más raro, en series radiales de hasta 5 elementos. Una célula acompañante por elemento (Fig. 14.3.E). Parénquima axial formando el tejido de fondo, por o general con cristales cúbicos, hasta 4 por célula. Fibras ausentes. Radios multiseriados de trayecto rectilíneo (Fig. 14.2.B). **Floema no conductor:** Pérdida de la turgencia y colapso de los tubos cribosos y su subsiguiente esclerificación, de modo que forma fibras de paredes medianas, no siempre lignificadas (Fig. 14.3.F). Parénquima axial por lo general dilatado. Radios fuertemente dilatados (cuneiformes), debido al aumento de tamaño y división celular (Fig. 14.3.G). Cristales prismáticos presentes en los radios dilatados y en el parénquima axial no dilatado (Fig. 14.3.G).





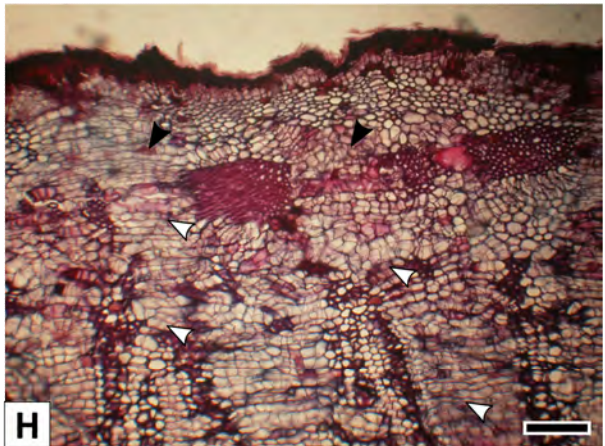
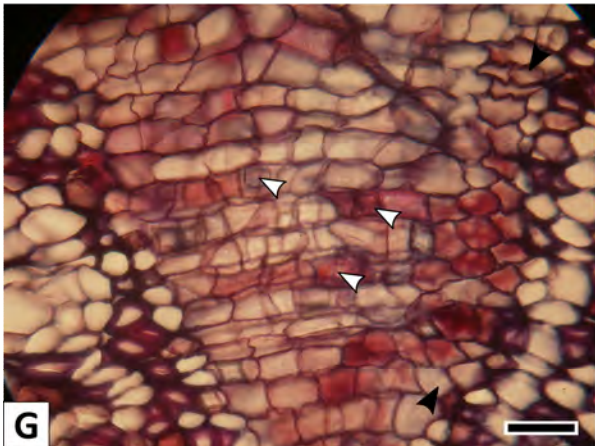
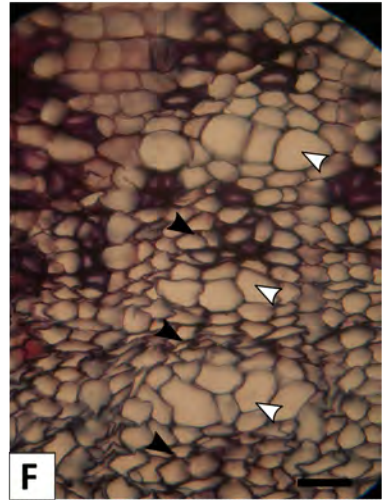
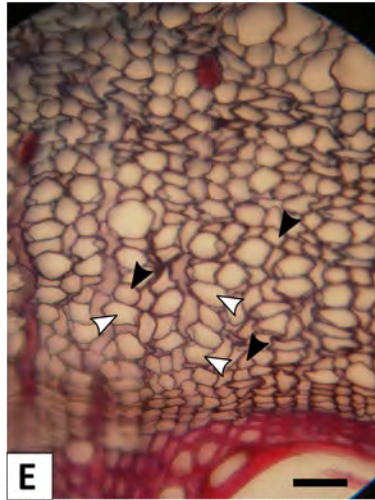
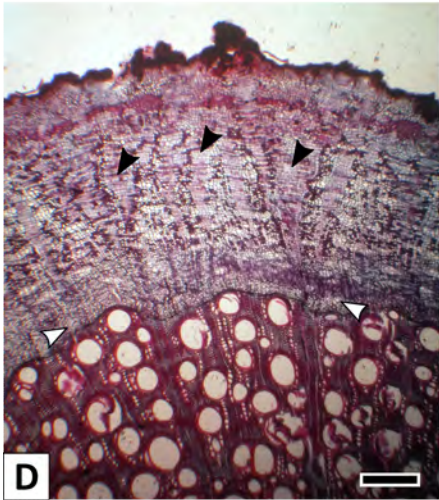
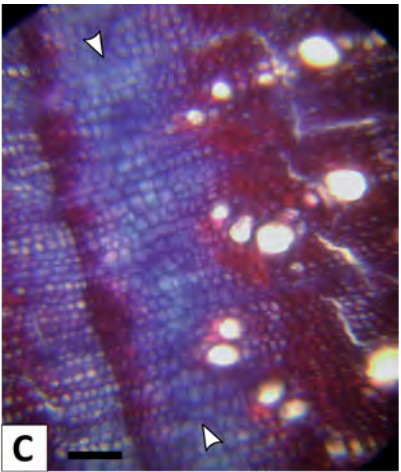
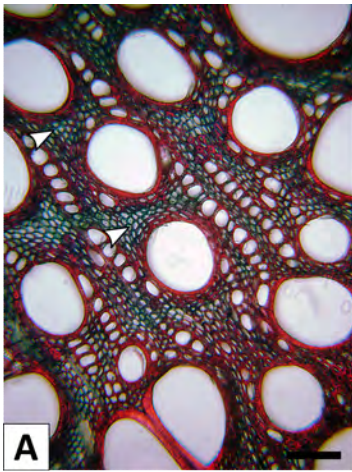
**Fig. 14.1.** *Serjania meridionalis*. Relación entre las ortósticas y la variante cambial. **A.** Tallo primario. **B.** Tallo con crecimiento secundario típico. **C.** Tallo con cilindros vasculares periféricos (puntas de flecha negras). **D.** Tallo añoso con cilindros vasculares periféricos, nótese la médula propiamente dicha (punta de flecha negra) y las “médulas residuales” (puntas de flecha blancas). **E.** Tallo añoso con cilindros vasculares periféricos donde se observa la división de los cilindros vasculares periféricos (puntas de flecha negras) debajo de un nudo (punta de flecha blanca); la flecha negra indica el sentido apical. E: Tallo de 62 mm de diam.

**(Página siguiente) Fig. 14.2.** *Serjania meridionalis*. Desarrollo de la variante cambial. **A.** Tallo primario. **B.** Cilindro vascular central con crecimiento secundario típico. **C.** Detalle del xilema secundario del cilindro vascular central. **D.** Origen de “cámbium periférico” por desdiferenciación de células parenquimáticas del periciclo parenquimatoso. **E.** Los “cámbium periféricos” se inician en forma de arco y producen floema secundario centrifugamente (F) y xilema secundario centripetamente (X). **F.** Los “cámbium periféricos” se vuelven circulares, quedando, en algunos casos, encerrado parte del periciclo parenquimatoso, que constituirá “médula” de los cilindros vasculares periféricos (“M”). Referencias: cámbium (Ca), “cámbium periférico” (“Ca”), canales esquizógenos (CE), corteza (C), endodermis (En), epidermis (Ep), esclereidas (E), fibras libriformes (FL), fibras parenquimatoides (FP), floema primario (Fp), floema secundario (F), floema secundario no conductor (Fn), médula externa (Me), médula interna (Mi), “médula” (“M”), periciclo parenquimatoso (PP), periciclo fibroso (PF), radio xilemático (RX), vasos de gran calibre (VG), vaso de pequeño calibre (VP), xilema primario (Xp), xilema secundario (X). Barra: 100  $\mu\text{m}$ .





**(Página siguiente) Fig. 14.3.** *Serjania meridionalis*. Anatomía. **A.** Corte transversal del xilema secundario adulto, nótese las bandas de fibras parenquimatoides (puntas de flecha blancas). **B.** Corte tangencial del xilema secundario adulto, nótese las fibras parenquimatoides (puntas de flecha negras). **C.** Detalle de la región central del cilindro vascular periférico, nótese la “médula residual” (puntas de flecha blancas). **D.** Vista general de la periferia del tallo donde se observa el floema secundario conductor (puntas de flecha blancas) y el floema no conductor con dilatación de los radios (puntas de flecha negras). **E.** Detalle del floema secundario conductor donde se observa los grupos de tubos cribosos con una célula acompañante por elemento (puntas de flecha blancas) y el parénquima axial como tejido de fondo (puntas de flecha negras). **F.** Detalle del floema secundario no conductor donde se observa los grupos de tubos cribosos que colapsan, nótese la secuencia de colapso de abajo a arriba en la imagen (puntas de flecha negras) y el parénquima axial dilatado (puntas de flecha blancas). **G.** Detalle de la dilatación de los radios por la expansión del parénquima radial de uno de los márgenes (puntas de flecha negras), nótese la presencia de cristales prismáticos (puntas de flecha blancas). **H.** Dilatación de los radios floemáticos (puntas de flecha blancas) que induce y se asocia a la dilatación de la corteza primaria remanente (puntas de flecha negras). Barra: A, C, H: 100  $\mu\text{m}$ ; B, E, F, G: 50  $\mu\text{m}$ ; D: 250  $\mu\text{m}$ .





## ANGIOSPERMAS: SAPINDACEAE: *URVILLEA UNILOBA* RADLK.

El tallo primario es pentalobado y el cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se inicia con un cámbium típico. Luego el cámbium aumenta las tasas de producción del xilema en tres zonas, pero mantiene las tasas de producción de floema constantes. De este modo tanto el tallo como el cámbium adquieren un contorno trilobado. En los tallos más viejos, de alrededor de 3 cm, se produce una hendidura que progresa a lo largo del nudo y divide al tallo en tres segmentos (hemitallos).

**Procesos ontogenéticos:** Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Escisión del tallo.

**Variantes cambiales:** Mehrkantigem Stamme ohne Trennung des Holzes in radialer Richtung (=Tallos poligonales sin separar el leño en dirección radial) (Crüger, 1850, 1851); 2 Gruppe, Gerippte oder gefurchte Stämme (=Grupo 2, Troncos acanalados o estriados) (Schenck, 1893); Unequal thickening of the xylem mass (=Engrosamiento desigual de la masa xilemática) (Solereeder, 1908); -No considerado- (Shirley & Lambert, 1918); Tige lobée (=Tallo lobulado) (Obaton, 1960); Furrowed stem (=Tallo surcado) (Metcalf, 1983); Stem lobed and fragmented (Carlquist, 1988); Stem lobed in transection (=Tallos lobulado en transcorte) (Carlquist, 1991); Lobed xylem cylinder (=Cilindro xilemático lobulado) (Caballé, 1993); -No considerado- (Bamber & Ter Welle, 1994); Stem with irregular conformation (=Tallos de conformación irregular) (Angyalossy et al., 2015).

### **Etapa erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** pentalobado (Fig. 15.1.A). **Cilindro central** eustélico. **Médula** pentalobada, parenquimática, cuya zona externa se vuelve esclerenquimática con forma de corona al poco de iniciado el crecimiento secundario (Fig. 15.2.A). **Haces colaterales**, dispuestos en zigzag. **Protoxilema** formado por 1-2 vasos, colapsados al iniciarse el crecimiento secundario, rodeados de parénquima no lignificado. **Metaxilema** formado por 4-5 vasos rodeados por fibras (Fig. 15.2.B). **Periciclo** dividido en una zona interna parenquimatosa y una externa fibrosa (*sensu* Tamaio &

Sommer, 2010). Periciclo parenquimatoso de 4-6 capas de espesor; células no lignificadas, isodiamétricas, a veces alargadas, con canales esquizógenos dispersos entre ellas. Periciclo fibroso de 4-6 capas de espesor en los surcos y 6-15 en los lóbulos; células alargadas, de paredes finas que se vuelven gruesas y lignificadas al poco de iniciado el crecimiento secundario. **Corteza** formada por 4-6 capas de células parenquimáticas. En los lóbulos, el parénquima presenta paredes más gruesas que en los surcos y está asociado con canales esquizógenos. **Epidermis** uniestratificada.

### **Etapa epiclina: cámbium típico**

El cámbium inicia su actividad de forma típica, en tallos de 2-2,5 mm (Fig. 15.3.A). La actividad cambial se inicia con la producción de un xilema secundario adulto, compuesto por vasos de dos clases diamétricas, fibras de paredes finas a gruesas y escaso parénquima axial, y radios 2-3 seriados (Fig. 15.1.A y B).

La dilatación de los radios del floema se propaga al periciclo y luego al parénquima cortical primario. Las células de periciclo fibroso resultan separadas por la dilatación de parénquima, y las células que se generan en respuesta y ocupan el espacio dejado, son a su vez esclerenquimáticas.

En los tallos de 2,5 mm se origina el **felógeno**, el cual produce una felodermis poco desarrollada y felema continuo y delgado, formado por células muy esclerosadas.

### **Etapa epiclina: cámbium lobulado**

En los tallos de 8-9 mm, el cámbium varía las tasas de producción de xilema a lo largo de su circunferencia de forma gradual (Fig. 15.3.B). En dos zonas opuestas del tallo, el cámbium aumenta las tasas de producción de xilema, en tanto que las tasas de producción de floema permanecen constantes (Fig. 15.1.C). De este modo, el cámbium y el tallo adquieren contorno bilobado. Al poco tiempo, en tallos de 12-13 mm, se genera un tercer lóbulo y esta configuración trilobada se mantendrá con escasa modificación (Fig. 15.1.D). Sin embargo en los valles se acumula gran cantidad de floema no conductor, proveniente de ambas caras de los lóbulos, que contrarresta en

parte la creciente lobulación del tallo. Sin embargo, la disminución en la producción de xilema no es compensada por una mayor producción de floema, si no por la dilatación radial del parénquima floemático no conductor (Fig. 15.3.C) Estos lóbulos se anastomosan y dividen a la altura del nudo, de modo que debajo de la salida de una traza rameal se anastomosan y delimitan un surco en el tallo (Fig. 15.1.A).

Los radios delimitan secciones del sistema axial y acomodan las diferencias en las tasas de producción entre secciones vecinas (Fig. 15.3.E). A medida que las diferencias en las tasas de producción de xilema entre las secciones vecinas se agrandan, se producen células radiales diagonales (Fig. 15.3.F). Los radios multiseriados tienden a ser más abundantes y anchos y devenir agregados en los lóbulos. Los radios se ensanchan hacia la periferia al tiempo que se curvan hacia los valles del tallo. En muchos de estos radios multiseriados las células se hacen más pequeñas hacia el centro (Fig. 15.3.G).

### **Etapa epiclina: Cámbium hendidido**

En etapas avanzadas del crecimiento secundario, en tallos de 36-40 mm, se producen hendiduras en los valles del tallo. Estas hendiduras progresan a lo largo del entrenudo a través de las zonas de debilidad del tallo. De este modo, las hendiduras separan los tres lóbulos del tallo, en ocasiones traspasando de un entrenudo a otro. Estos lóbulos, ahora separados entre si, están compuestos por todos los sistemas preexistentes (Fig. 15.1.E y Fig. 15.3.D). Los tejidos que quedan expuestos, acumulan sustancias oscuras amorfas, en especial los vasos y fibras, al tiempo que la peridermis prolifera a lo largo de la hendidura y obtura la herida (Fig. 15.3.H). En este sentido es lícito considerar que estos segmentos conforman *mericaulis* (del griego *μεριστός* 'divisible'; y latín *caulis* 'tallo'), en referencia a que cada segmento es, desde el punto de vista funcional, un tallo pero no provienen de la ramificación si no de la división de un tallo (Fig. 15.1.F y G).

### **Anatomía**

### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

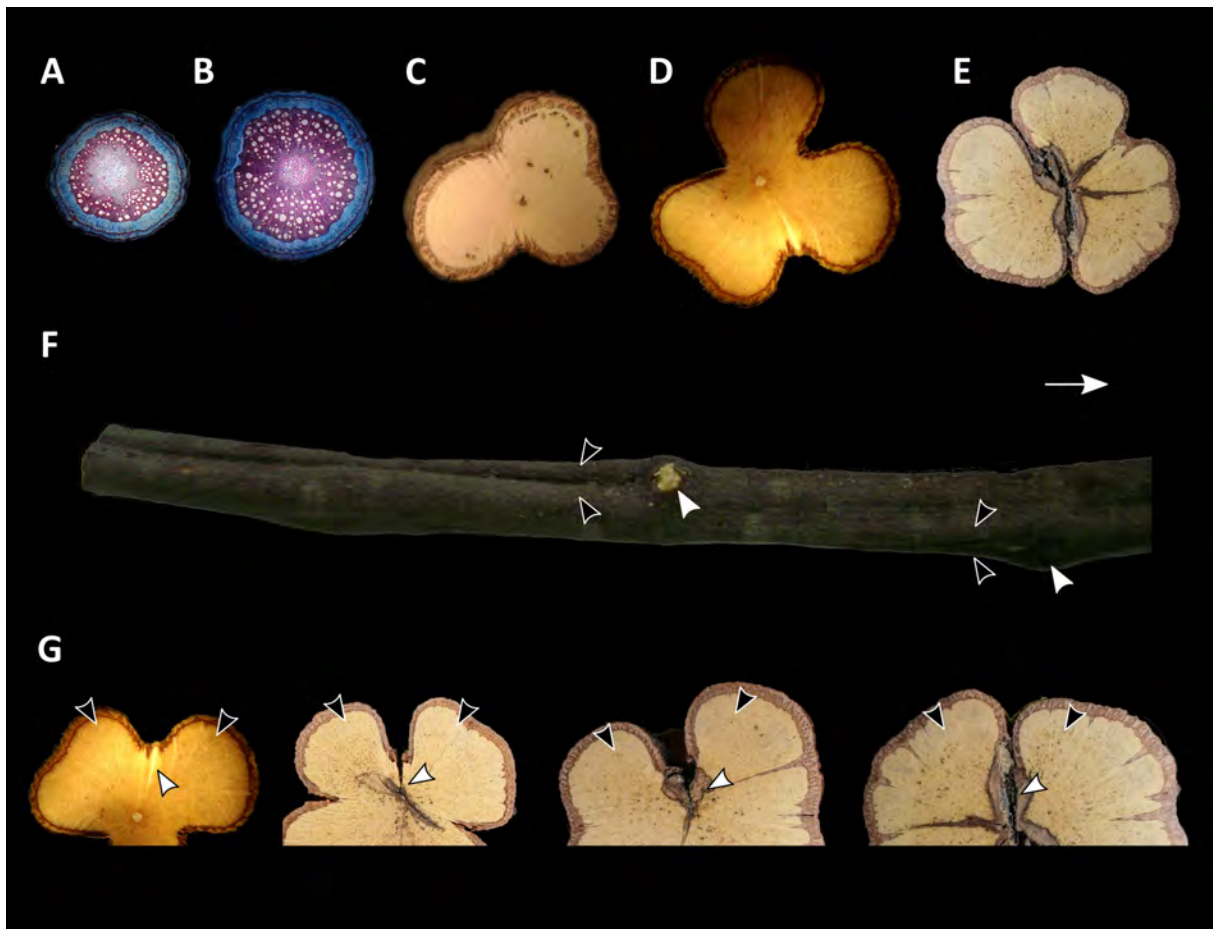
**Anillos de crecimiento** no siempre demarcados; cuando presentes demarcados por la disminución del diámetro radial y el aumento del grosor de sus paredes de las fibras; y el aumento de la cantidad de cristales en los radios. Los anillos de crecimiento muestran una tendencia a aumentar la proporción de parénquima respecto a las fibras desde el centro hacia la periferia (Fig. 15.3.E). **Porosidad** difusa. **Dimorfismo vascular** presente (Fig. 15.1.C y D). **Vasos de gran calibre** generalmente solitarios, de contorno circular a elíptico. Elementos de vaso de 173,84  $\mu\text{m}$  long. y 92,78 (72,1-132,3)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 2,7  $\mu\text{m}$  de ancho; 44,72 vasos por  $\text{mm}^2$ . Placa de perforación simple transversal a levemente oblicua; Apéndices vasculares pequeños; Punteaduras intervasculares alternas a veces confluyentes. **Vasos de pequeño calibre** en múltiples radiales de 6-20 elementos, por lo general 8, más raro solitarios de contorno circular a elíptico. Elementos de vaso de 197,62  $\mu\text{m}$  long. y 17,52 (15,69-19,6)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 2,5  $\mu\text{m}$  de ancho; 116,27 vasos por  $\text{mm}^2$ . Placa de perforación simple oblicua; Apéndices vasculares bien desarrollados de ápice agudo no ramificados; Punteaduras intervasculares alternas a veces confluyentes. **Fibras** de paredes muy delgadas en el leño temprano (parenquimatoides) y de paredes delgadas a gruesas en el leño tardío. El pasaje de las fibras del leño temprano al tardío es gradual, y en ocasiones se producen transiciones entre los dos tipos de fibras dentro del anillo; 173,42  $\mu\text{m}$  long. y 10,4  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 2,3  $\mu\text{m}$  de ancho (Fig. 15.2.E). **Parénquima paratraqueal** escaso. Series parenquimáticas de dos células de altura. **Parénquima apotraqueal** difuso. Series parenquimáticas de dos células de altura. **Radios** multiseriados 8-10 células de ancho y varias decenas de altura. Estos radio se inician como radios uniseriados y, más raramente, con un cuerpo 2-3 seriado tan ancho como el extremo uniseriado (Fig. 15.2.F y G). Cristales prismáticos presentes, por lo general uno por célula, más abundantes en el límite del anillo de crecimiento. Cuerpo formado por células procumbentes rodeado de una hilera de células cuadradas a erectas. Radios agregados presentes en los tallos más anchos.

## **Floema secundario**

**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados (Fig. 15.2.H). Tubos cribosos solitarios o series radiales de 4-5 elementos. Una célula acompañante por elemento. Parénquima axial formando el tejido de fondo, por lo general con un cristal cúbico por célula. Fibras ausentes (Fig. 15.2.I). Radios 2-3 seriados de trayecto rectilíneo, con cristales. **Floema no conductor:** Pérdida de la turgencia y colapso de los tubos cribosos (Fig. 15.2.J). Esclerificación del parénquima axial, de modo que forma fibras de paredes medianas, no siempre lignificadas (Fig. 15.2.M). Radios fuertemente dilatados (cuneiformes), debido al aumento de tamaño y división celular de uno de los márgenes del radio, en ocasiones en varios sitios de forma sucesiva a medida que los radios envejecen (Fig. 15.2.K y L). Radios dilatados completamente esclerificados en los tallos añosos. Esclerificación del parénquima axial presente, formando bandas anchas de fibras bien lignificadas (Fig. 15.2.L y M).

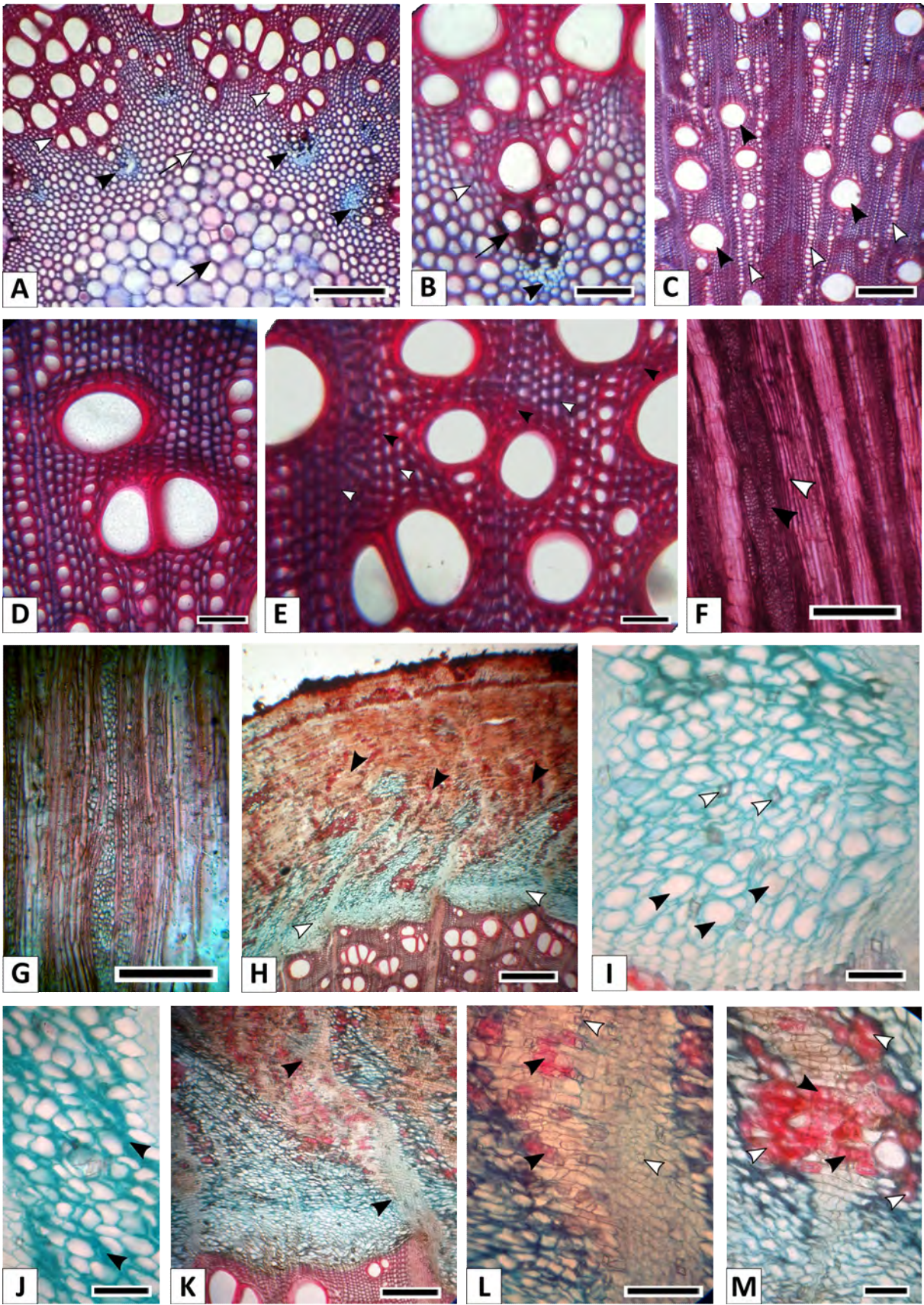




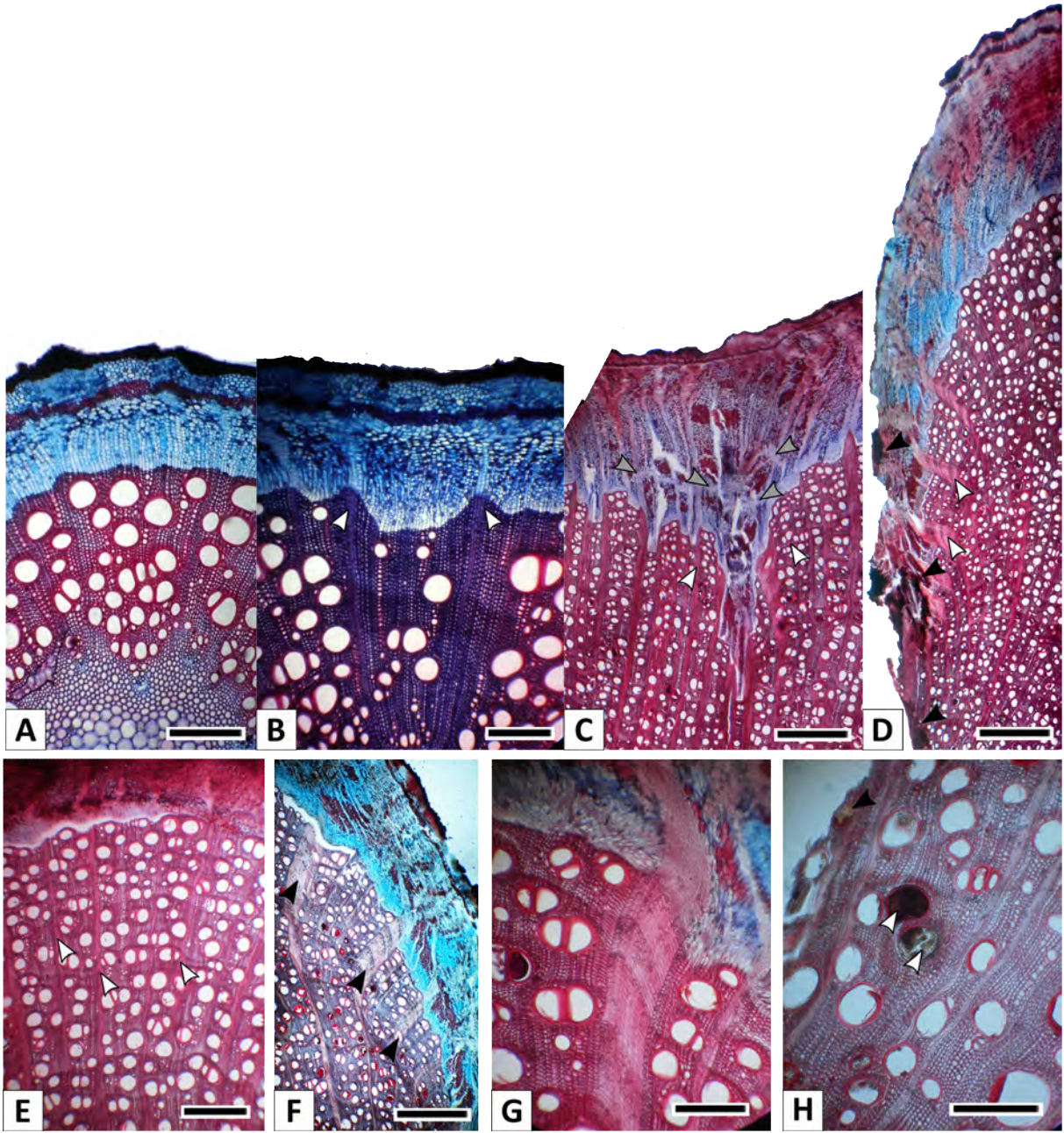


**Fig. 15.1.** *Urvillea uniloba*. Relación entre las ortósticas y la variante cambial. **A.** Tallo con crecimiento secundario típico. **B.** Tallo con crecimiento secundario con dos surcos leves. **C.** Tallo lobulado. **D.** Tallo lobulado añoso. **E.** Tallo hendido. **F.** Tallo añoso lobulado, nótese los lóbulos que se dividen (puntas de flecha negras) debajo de un nudo (punta de flecha blanca); la flecha negra indica el sentido apical. **G.** Los surcos (puntas de flecha blancas) son zonas de debilidad entre los lóbulos del tallo (puntas de flecha negras), a través de los cuales se produce una fractura que progresa, dejando una cicatriz, y acaba escindiendo el tallo. A: Tallo de 2 mm de diam. B: Tallo de 5 mm de diam. C: Tallo de 12 mm de diam. D, F: Tallo de 22 mm de diam. E: Tallo de 45 mm de diam.

**(Página siguiente) Fig. 15.2.** *Urvillea uniloba*. Anatomía. **A.** Corte transversal de la región central del tallo, nótese la médula parenquimática (flecha negra); haces vasculares agrupados, rodeados por parénquima no lignificado (puntas de flecha negras); y el xilema secundario adulto (puntas de flecha blancas). **B.** Detalle de dos haces vasculares rodeados por parénquima no lignificado (puntas de flecha negras), nótese el metaxilema (flecha negra) y el xilema secundario adulto (puntas de flecha blancas). **C, D.** Distribución de los vasos de gran calibre solitarios (puntas de flecha negras) o formando parte de los múltiples radiales de vasos de pequeño calibre (puntas de flecha blancas). **E.** Detalle de las bandas de fibras parenquimatoideas (puntas de flecha blancas), alternantes con bandas de fibras normales (puntas de flecha negras). **F.** Corte tangencial de un tallo adulto, nótese el radio agregado formado por radios multiseriados (puntas de flecha negra) y la banda de fibras parenquimatoideas (punta de flecha blanca). **G.** Corte tangencial de un tallo adulto, nótese el radio agregado formado por radios multiseriados. **H.** Vista general del floema secundario donde se observa el floema conductor (puntas de flecha blancas) y no conductor, nótese los radios dilatados (puntas de flecha negras). **I.** Detalle del floema secundario conductor, nótese tubos cribosos en múltiples radiales (puntas de flecha negras) y los cristales cúbicos en el parénquima axial (puntas de flecha blancas). **J.** Detalle de los tubos cribosos colapsados (puntas de flecha negras) en el floema secundario no conductor. **K.** Vista general de un radio dilatado donde se observan la proliferación del parénquima radial en uno de los márgenes en más de un punto (puntas de flecha negras). **L.** Detalle de un radio dilatado donde se observa proliferación del parénquima radial en uno de los márgenes, nótese la esclerosis del parénquima dilatado (puntas de flecha negras) y los cristales cúbicos tanto en el parénquima radial dilatado y no dilatado (puntas de flecha blancas). **M.** Detalle de la esclerosis en el floema no conductor del parénquima axial (puntas de flecha blancas) y radial (puntas de flecha negras). Barra: A, C, F, G, K, L: 250  $\mu\text{m}$ ; B, D, E, I, J, M: 100  $\mu\text{m}$ ; H: 500  $\mu\text{m}$ .



**(Página siguiente) Fig. 15.3.** *Urvillea uniloba*. Anatomía de las variantes cambiales. **A.** Cámbium típico. **B.** Lobulación temprana del cámbium, nótese los radios multiseriados (puntas de flecha blancas) que delimitan una sección de cámbium con menores tasas de producción de xilema. **C.** Cámbium lobulado, nótese la curvatura de los radios multiseriados (puntas de flecha blancas) con respecto al surco central y la dilatación radial del parénquima del floema no conductor (puntas de flecha grises). **D.** Tallo hendido a lo largo de los surcos, nótese la curvatura de los radios multiseriados (puntas de flecha blancas) con respecto al surco (ahora escisión), donde se necrosan los tejidos vasculares (puntas de flecha negras). **E.** Xilema del lóbulo, nótese los radios multiseriados con trayectos rectilíneos (puntas de flecha blancas). **F.** Xilema del surco, nótese los radios multiseriados curvados hacia el surco (puntas de flecha negras) **G.** Detalle de un radio multiseriado curvado. **H.** Xilema de la escisión, nótese los depósitos oscuros en los vasos (puntas de flecha blancas) y los tejidos necrosados (puntas de flecha negras). Barra: A, B, G, H: 250  $\mu\text{m}$ ; C: 750  $\mu\text{m}$ ; D, F: 1 mm; E: 500  $\mu\text{m}$ .





## ANGIOSPERMAS: VIOLACEAE: *ANCHIETEA PYRIFOLIA* G. DON

Tallo primario de contorno circular. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se produce a través de un cámbium típico que genera desde el principio xilema secundario adulto.

**Procesos ontogenéticos:** Cámbium típico.

**Variantes cambiales:** Ausentes, excepto *sensu* Schenck (1893): 5 Gruppe, Holzkörper normal sich verdickend und von gewöhnlicher Beschaffenheit, bis auf die Markstrahlen, die zum Theil grössere Breite und Länge erreichen (=Grupo 5, Cuerpo leñoso engrosado normalmente y de contextura común, excepto los radios medulares, algunos de los cuales alcanzan mayor anchura y longitud); en referencia a los radios multiseriados que alcanzan la altura del entrenudo.

### **Etapa erecta: crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro central** eustélico. **Médula** parenquimática, por lo general con cristales cúbicos a prismáticos, uno por célula (Fig. 16.3.D). En general sus paredes se lignifican cuando comienza el crecimiento secundario. La médula resulta comprimida durante el desarrollo del cámbium y muchas de células pierden turgencia y adquieren contorno festoneado en corte transversal, en especial aquellas de la periferia de la médula. **Haces de xilema primario** ordenados en dos ciclos. Los haces del ciclo interno presentan un gran desarrollo de metaxilema, en tanto que los del ciclo externo presentan escaso metaxilema (Fig. 16.2.B). **Corteza** primaria parenquimática, que prolifera en compensación del aumento de diámetro durante las primeras etapas del crecimiento secundario. Es común que presente algunas células con depósitos amorfos oscuros.

### **Etapa epiclina: Cámbium típico**

El crecimiento secundario se inicia en los tallos de 2,5-3 mm a través de un cámbium típico que genera desde el principio xilema secundario adulto (Fig. 16.2.B). El felógeno se origina en las capas medias de la corteza primaria.



## **Anatomía**

### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** demarcados por la reducción gradual en el diámetro de las fibras, no siempre bien demarcados (Fig. 16.2.A). **Porosidad** difusa. **Dimorfismo vascular** presente. **Vasos** sin distribución particular. **Vasos de gran calibre** solitarios; de contorno circular a reniforme (Fig. 16.2.C); 497  $\mu\text{m}$  long. y 176,88 (146,3-220,2)  $\mu\text{m}$  diám con paredes de 14  $\mu\text{m}$ . 17, 5 vasos por  $\text{mm}^2$ . **Vasos de pequeño calibre** solitarios, a veces en grupos de 4-6 asociados a los vasos de gran calibre; de contorno circular; de 700,4  $\mu\text{m}$  long. y 26,2 (31, 8-21,3)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 3,5  $\mu\text{m}$  de ancho; 17, 5 vasos por  $\text{mm}^2$ . Ambos presentan placa de perforación simple, transversal a inclinada, punteaduras circulares alternas y tilosis ocasional (Fig. 16.2.D). **Parénquima paratraqueal** vasicéntrico escaso, solo asociado a los vasos de gran calibre, series parenquimáticas de 4-6 células de altura. **Parénquima apotraqueal** difuso rara vez difuso en agregados, series parenquimáticas de 4-6 células de altura. **Fibras** libriformes, de paredes finas, de 3,7  $\mu\text{m}$  de ancho; 719  $\mu\text{m}$  long y 15,7  $\mu\text{m}$  diám. **Radios de dos tipos** presentes (Fig. 16.2.H). **Radios** uni-biseriados, de hasta 20 células de altura, por lo general 6, muy abundantes (cada dos o tres filas radiales de células axiales). **Radios** multiseriados, de hasta 14 células de ancho y centenares de células de alto, de la altura del entrenudo (Fig. 16.2.F). Cuerpo del radio compuesto por células procumbentes, generalmente con una o más líneas marginales de células erectas (Fig. 16.2.E), ocasionalmente rodeado por una vaina de células erectas.

### **Floema secundario**

**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados (Fig. 16.3.A). Tubos cribosos solitarios, con tendencia a ordenarse en bandas radiales. Una célula acompañante por elemento de tubo. Parénquima axial formando el tejido de fondo. Fibras ausentes. Radios multiseriados de trayecto rectilíneo, con abundantes cristales cúbicos, uno por célula (Fig. 16.3.B). **Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos poco evidente. Radios fuertemente

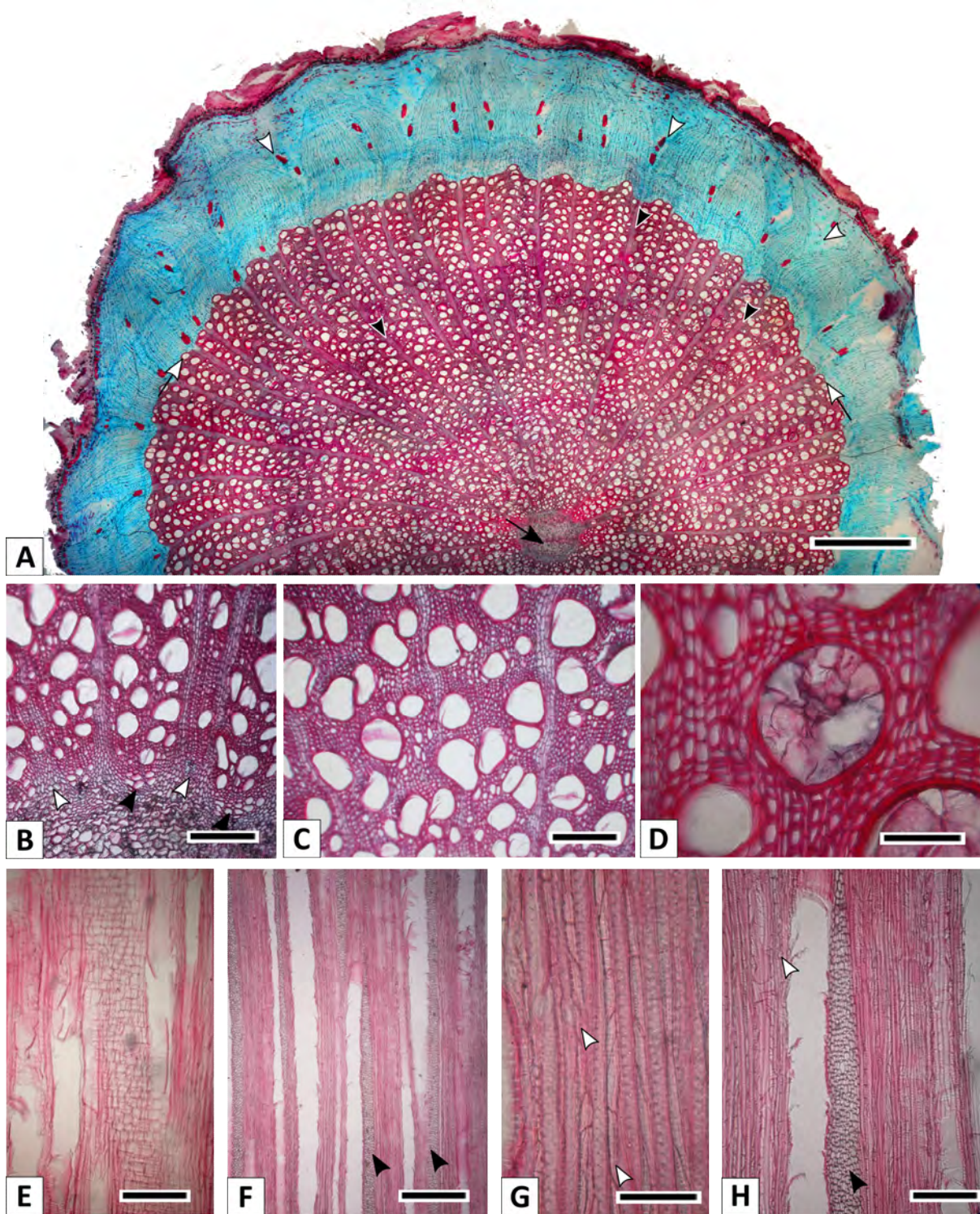
dilatados (cuneiformes), por el aumento de tamaño y, en menor medida, división celular en su sección central (Fig. 16.3.A y C). Esclerificación de los radios escasa, en grupos. Grupos formados exclusivamente por esclereidas de paredes gruesas (nidos escleróticos). Los radios más viejos y dilatados presentan su porción central con esclereidas difusas.



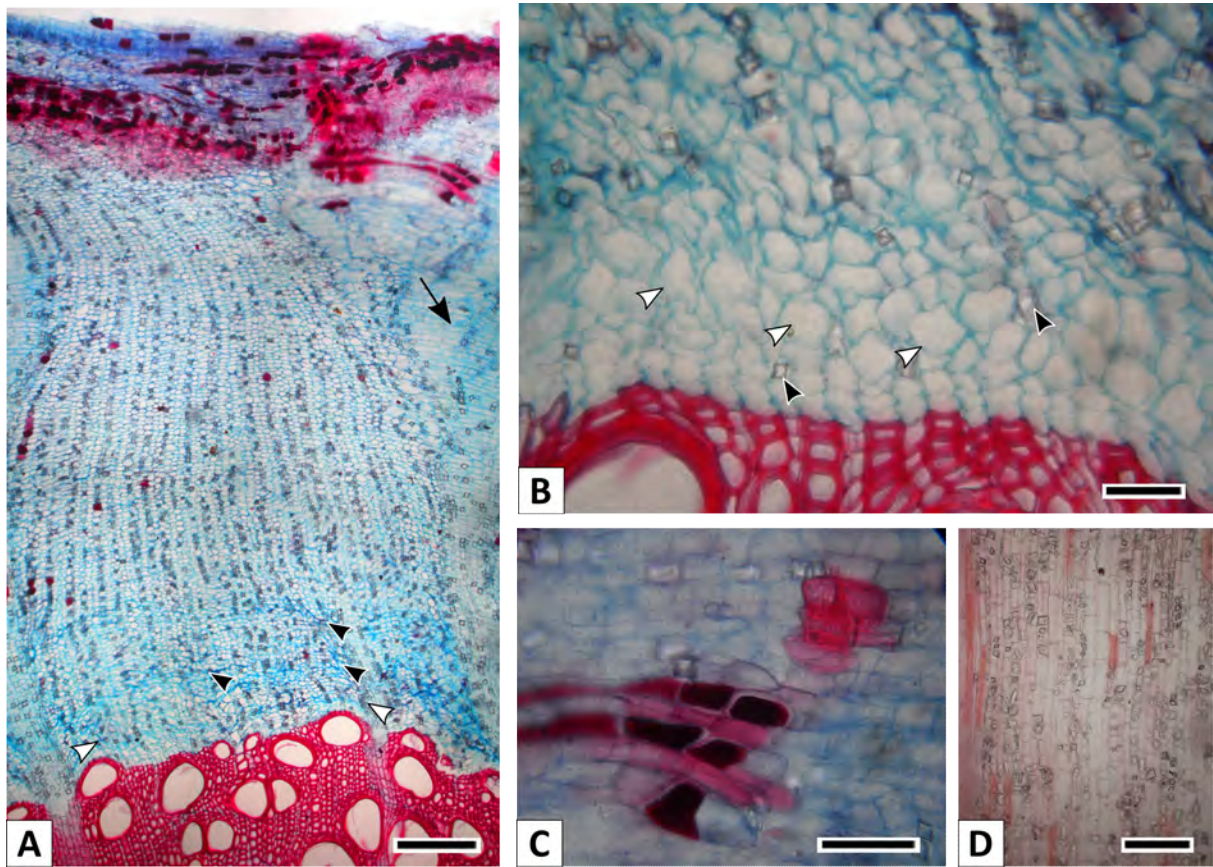


**Fig. 16.1.** *Anchieta pyrifolia*. Aspecto general del tallo. **A.** Aspecto general del tallo con crecimiento típico. **B.** Corte transversal de tres tallos adultos volubles, nótese la posición excéntrica de la médula. A, B: Tallos de 4, 6 y 10 mm de diam.

**(Página siguiente) Fig. 16.2.** *Anchietea pyrifolia*. Anatomía. **A.** Corte transversal del tallo adulto con cámbium típico (flechas blancas); Nótese la médula (flecha negra) y los radios multiseriados xilemáticos (puntas de flecha negras) que se vuelven dilatados en el floema no conductor (puntas de flecha blancas). **B.** Detalle del centro del tallo, nótese el xilema primario y el xilema secundario producido por el cámbium fascicular (puntas de flecha negras) y el xilema secundario producido por el cámbium interfascicular (puntas de flecha blancas). **C.** Detalle del xilema secundario adulto, nótese los vasos de gran y pequeño calibre solitarios. **D.** Detalle de las tálides esclerosadas. **E.** Corte radial de un radio multiseriado formado por por células procumbentes, generalmente con una o más líneas marginales de células erectas. **F.** Corte tangencial donde se observan los radios multiseriados de varios centenares de células de altura (puntas de flecha negras). **G.** Corte tangencial donde se observan las series parenquimáticas de 4-6 células de altura (puntas de flecha blancas). **H.** Corte tangencial donde se observan los radios multiseriados (puntas de flecha negras) y los radios uniseriados (puntas de flecha blancas). Barra: A, B, C, F: 250  $\mu\text{m}$ ; D, G: 100  $\mu\text{m}$ ; E, H: 200  $\mu\text{m}$ .







**Fig. 16.3.** *Anchietea pyrifolia*. Anatomía. **A.** Corte transversal del floema secundario, donde se observa el cámbium típico (flechas blancas), el floema secundario conductor (puntas de flecha blancas), El floema no conductor con los tubos cribosos colapsados (puntas de flecha negras) y los radios dilatados (flecha negra). **B.** Detalle del del floema secundario conductor, con tubos cribosos en series radiales (puntas de flecha blanca) y radios uniseriados con cristales prismáticos (puntas de flecha negras). **C.** Detalle del parénquima de dilatación del radio, nótese los depósitos oscuros y la esclerificación de sus células. **D.** Corte longitudinal de la médula primaria donde se observa la gran cantidad de cristales prismáticos presentes. Barra: A: 300  $\mu\text{m}$ ; B, C, D: 50  $\mu\text{m}$ .





## ANGIOSPERMAS: VITACEAE: *CISSUS STRIATA* RUIZ & PAV.

Tallo primario de contorno circular. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se inicia con un cámbium típico, que produce en primera instancia xilema secundario juvenil (interno) no siempre bien demarcado, y luego xilema adulto (externo). Durante los estadios tempranos el cámbium permanece con una configuración circular. Sin embargo, al poco tiempo dos zonas opuestas del cámbium producen más xilema que en las zonas opuestas, si bien las tasas de producción de floema permanecen constantes a lo largo de todo el cámbium. Como consecuencia el cámbium y el tallo, adquieren un contorno bilobado.

**Procesos ontogenéticos:** Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado).

**Variantes cambiales:** Bandförmigem Stamme ohne Trennung des Holzes in radialer Richtung (=Tallos en forma de cinta sin separación del leño en dirección radial) (Crüger, 1850, 1851); 2 Gruppe, Gerippte oder gefurchte Stämme (=Grupo 2, Troncos acanalados o estriados) (Schenck, 1893); Unequal thickening of the xylem mass (=Engrosamiento desigual de la masa xilemática) (Solereder, 1908); -No considerado- (Shirley & Lambert, 1918); Tige aplatie (=Tallo aplanado) (Obaton, 1960); Flattened stem (=Tallo aplanado) (Metcalf, 1983); Stem flattened in transection (=Tallo aplanado en sección transversal) (Carlquist, 1988); Stem markedly flattened in transection (=Tallo marcadamente aplanado en sección transversal) (Carlquist, 1991); Sinuate-plane xylem cylinder (=Cilindro xilemático plano-sinuado) (Caballé, 1993); -No considerado- (Bamber & Ter Welle, 1994); Stem with irregular conformation (=Tallos de conformación irregular) (Angyalossy et al., 2015).

### **Etapa erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro vascular** eustélico. **Haces vasculares** colaterales. **Protoxilema** formado por 1-2 vasos, colapsados al iniciarse el crecimiento secundario,

rodeados de parénquima no lignificado. **Metaxilema** formado por 4-5 vasos rodeados por fibras. (Fig. 17.2.B). **Médula** parenquimática (Fig. 17.2.A). **Corteza** parenquimática.

### **Etapa erecta: Crecimiento secundario**

El cámbium se origina en tallos de 2,1-2,4 mm de forma típica. El crecimiento secundario se inicia con la producción de un xilema juvenil (interno), por lo general poco desarrollado, formado por escasos vasos de pequeño calibre solitarios, en especial en las zonas del cámbium fascicular, y numerosas fibras de paredes finas a gruesas (Fig. 17.2.C).

### **Etapa epiclina: Cámbium típico**

En esta instancia, en tallos de 2,5 mm, el cámbium produce xilema secundario adulto (externo), caracterizado por los vasos de gran calibre, el parénquima no lignificado y los radios multiseriados (Fig. 17.1.A, B y E y Fig. 17.2.B).

### **Etapa epiclina: Cámbium lobulado**

En etapas sucesivas, en los tallos a partir de 14-15 mm, dos zonas opuestas del cámbium producen mucho más xilema pero las tasas de producción de floema permanecen constantes a lo largo de todo el cámbium. De este modo el cámbium y el tallo, adquieren un contorno bilobado (Fig. 17.1.C, D y F).

## **Anatomía**

### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos** sin distribución particular. **Vasos de pequeño calibre** solitarios, más comunes en las zonas del cámbium fascicular. **Fibras** libriformes de paredes finas a gruesas (Fig. 17.2.C).

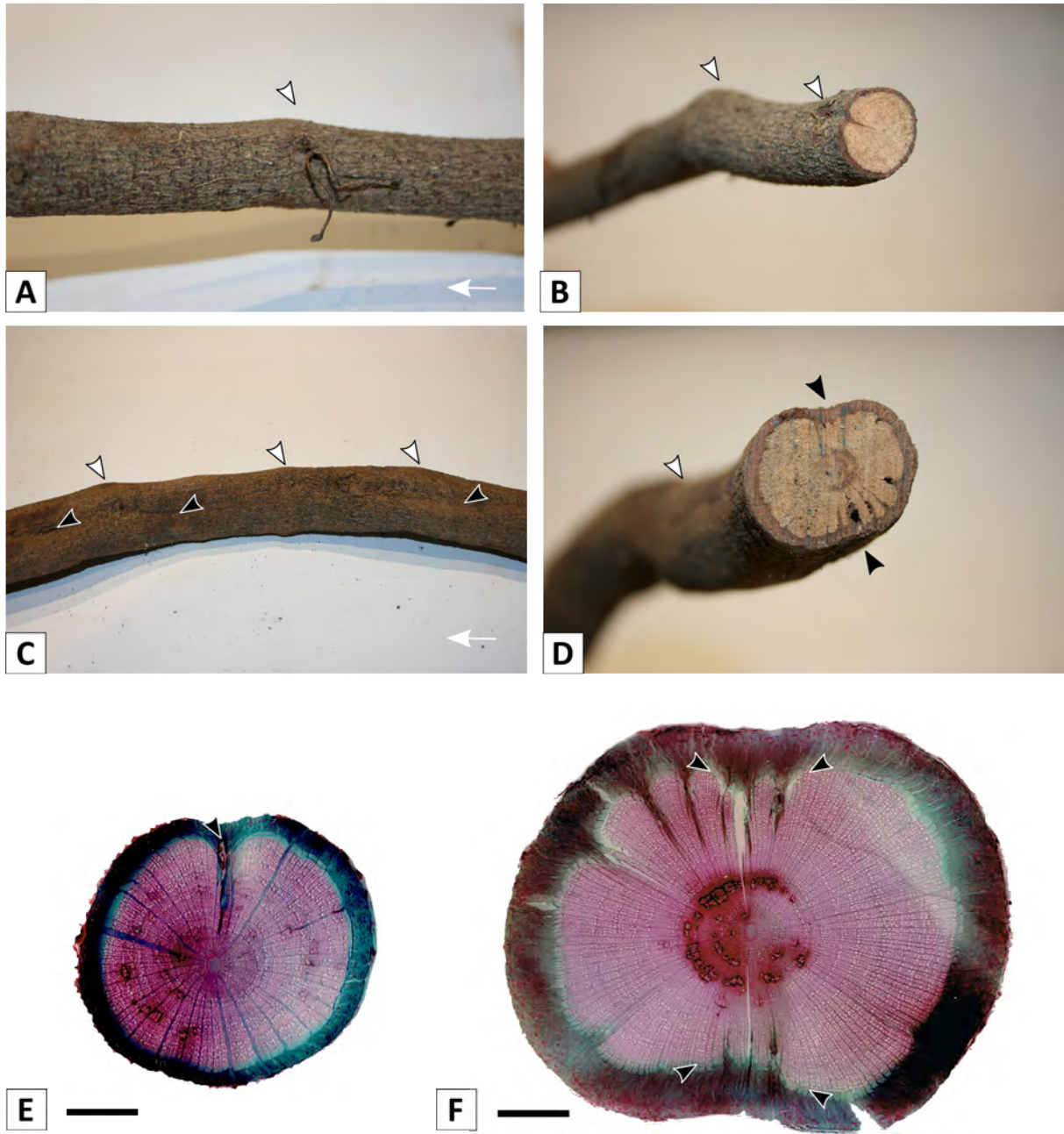
## **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** demarcados por la porosidad circular, la disminución del diámetro tangencial de las fibras, parénquima marginal no lignificado y radios ensanchados. **Porosidad** circular (Fig. 17.2.D). **Dimorfismo vascular** presente, poco notable debido a la porosidad circular. **Vasos de gran calibre** en grupos de 4-6 elementos, en ocasiones múltiples radiales de 4-6 elementos; de contorno circular a elíptico. Vasos sin distribución particular hasta en bandas radiales (Fig. 17.2.E). Elementos de vaso de 350  $\mu\text{m}$  long. y 153 (120-201)  $\mu\text{m}$  diám con paredes de 4  $\mu\text{m}$ . Placa de perforación simple, terminal, transversal. Punteaduras intervasculares escalariformes (Fig. 17.2.H). **Vasos de pequeño calibre**, poco abundantes, solitarios, de contorno circular a elíptico (Fig. 17.2.F). Elementos de vaso de 350  $\mu\text{m}$  long. y 40,6 (26-58)  $\mu\text{m}$  diám con paredes de 4  $\mu\text{m}$ . Vasos sin distribución particular. Placa de perforación simple, subterminal, inclinada. **Tilosis** poco lignificadas presentes. **Fibras** libriformes de paredes finas a gruesas, (600  $\mu\text{m}$  long. en promedio), de 13,9 (13,5-24,3)  $\mu\text{m}$  diám, con paredes de 3  $\mu\text{m}$ . **Parénquima paratraqueal** escaso, a veces vasicéntrico lignificado. Series parenquimáticas de 6-8 células de alto. Punteaduras vaso-parénquima grandes, dos o tres por célula, que ocupan casi toda la pared. **Parénquima apotraqueal** difuso en agregados, escaso. **Parénquima en bandas** marginal no lignificado; bandas angostas, de 2-3 células a ancho (Fig. 17.2.F). **Radios** multiseriados, 3-4 seriados hasta de 12 células de ancho y decenas de células de altura (Fig. 17.2.G). Cuerpo del radio formado por hileras alternadas de células procumbentes y cuadradas a erectas en la misma hilera (Fig. 17.2.I). Los márgenes de los radios están formados por células erectas, cada una con varias drusas. Radios agregados, no siempre bien delimitados. A los lados de los radios, las células parenquimáticas axiales no lignificadas se presentan en series de 8-9 células de altura cada una con una drusa, en vez de las típicas series de cuatro.

## **Floema secundario**

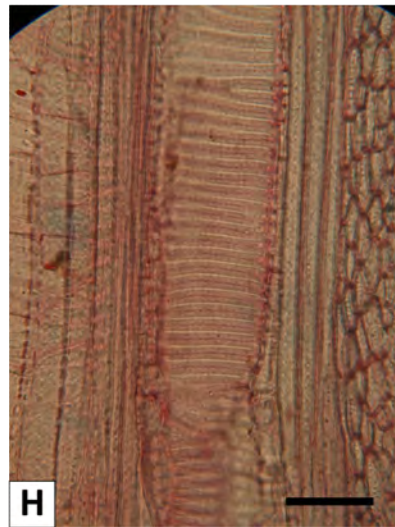
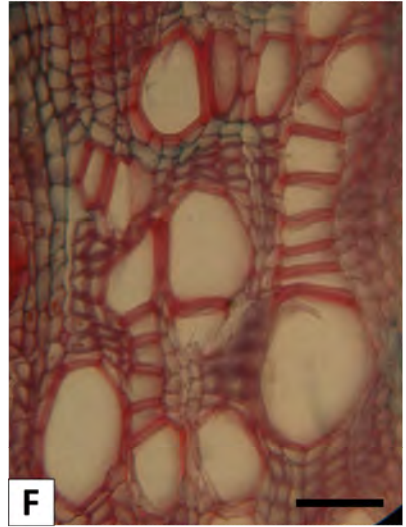
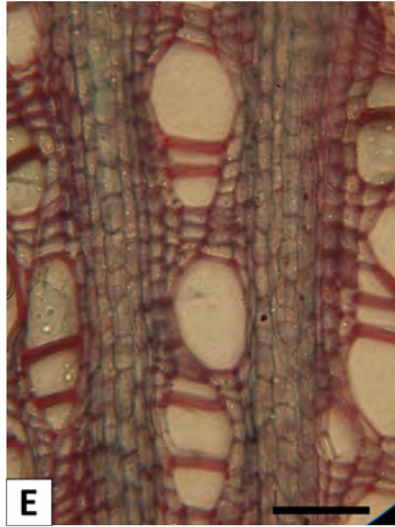
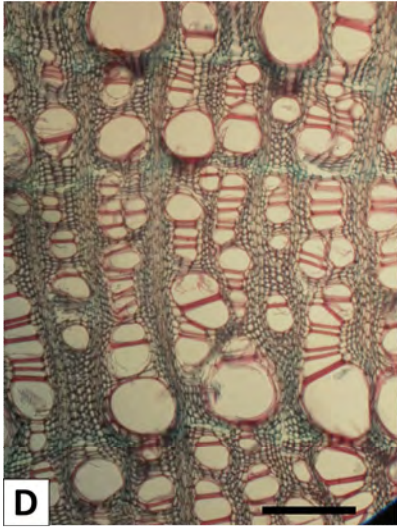
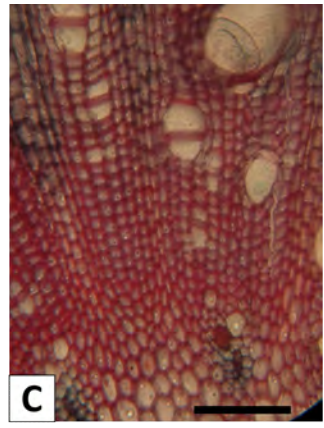
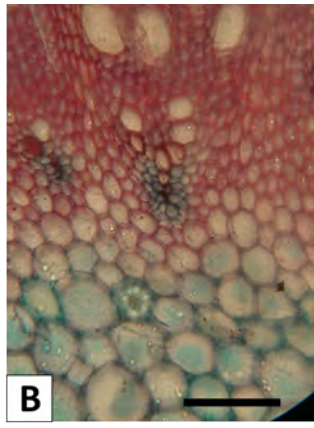
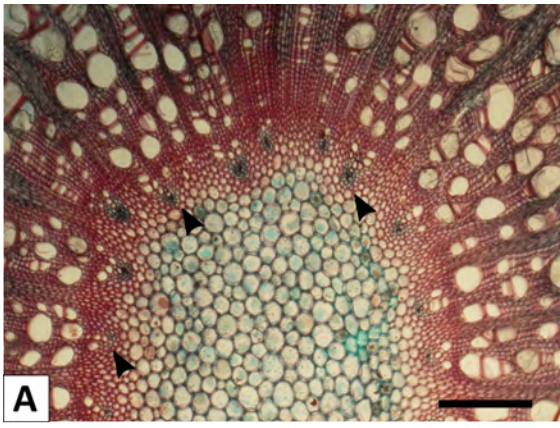
**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados (Fig. 17.3.A y B). Tubos

cribosos en series radiales de 10-12 elementos. Una célula acompañante por elemento criboso (Fig. 17.3.C y D). Parénquima formando el tejido de fondo. Fibras ausentes. Radios exclusivamente multiseriados, de trayecto sinuoso. **Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos poco evidente. Formación de depósitos amorfos oscuros en las células acompañantes (posiblemente taninos). Radios fuertemente dilatados (cuneiformes), por el aumento de tamaño y, en menor medida, división celular en uno de los márgenes del radio (Fig. 17.2.A y F). Esclerificación de los radios escasa, en grupos. Grupos formados exclusivamente por esclereidas de paredes gruesas (nidos escleróticos). Esclerificación del parénquima axial presente, formación de fibras o fibroesclereidas abundantes, por lo general de paredes medias a finas y escasamente lignificadas (Fig. 17.2.E).



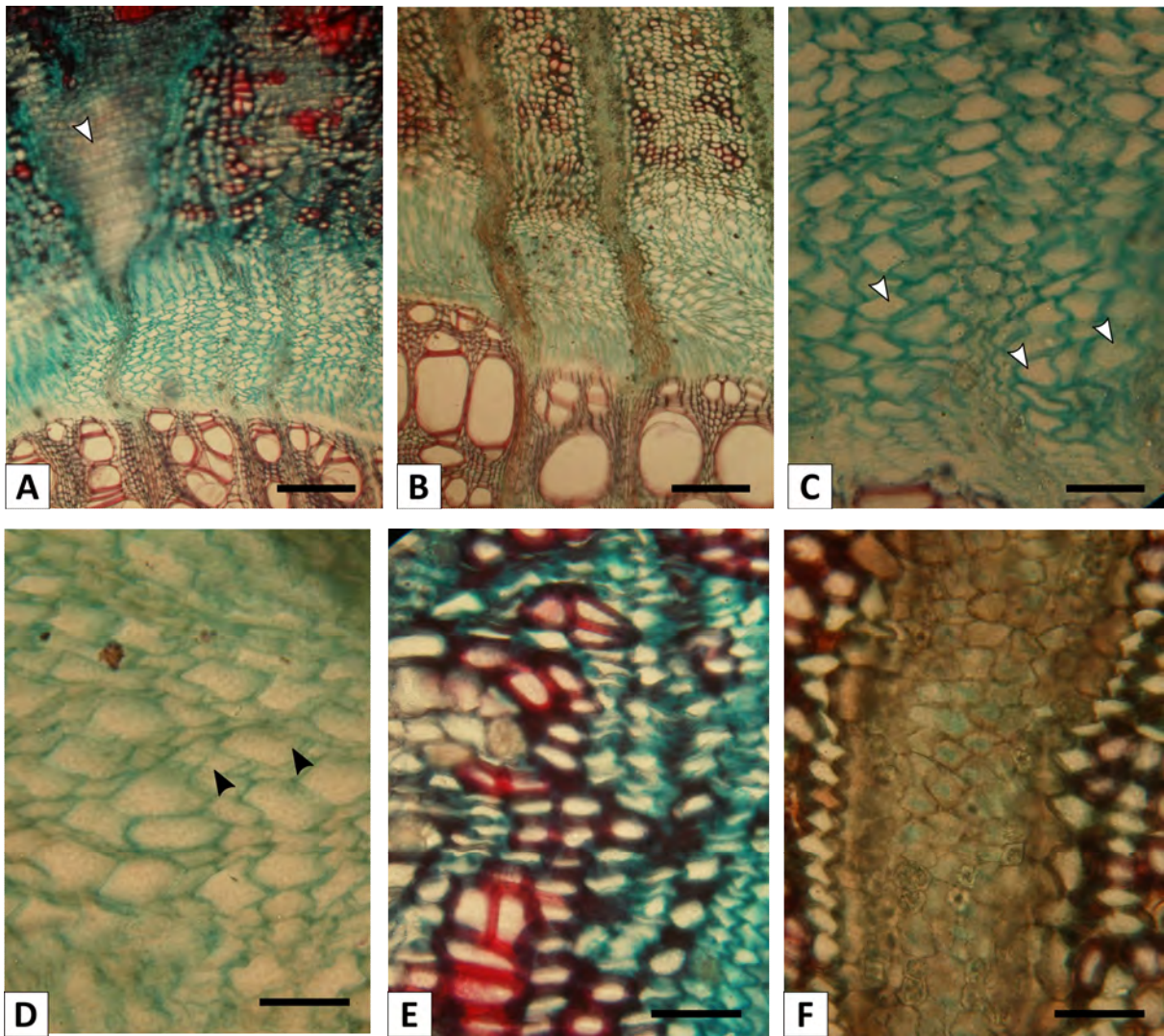
**Fig. 17.1.** *Cissus striata*. Relación de la variante cambial y las ortósticas. **A, B.** Tallo joven de contorno circular, nótese la posición del nudo (punta de flecha blanca) (la flecha indica el sentido apical). **C, D.** Tallo añoso bilobado, nótese la posición del surco (puntas de flecha negras) con respecto a los nudos (puntas de flecha blancas) (la flecha indica el sentido apical). **E.** Tallo joven de contorno circular, nótese la salida de una traza rameal (punta de flecha negra). **F.** Tallo añoso bilobado, nótese la posición del surco (puntas de flecha negras). A, B: Tallo de 10 mm de diam. C, D: Tallo de 35 mm de diam. Barra E, F: 10 mm.

**(Página siguiente) Fig. 17.2.** *Cissus striata*. Anatomía del xilema. **A.** Corte transversal de la región central del tallo donde se observan los haces vasculares. **B.** Detalle de A, donde se observa el protoxilema formado por dos o tres vasos colapsados y parénquima no lignificado. **C.** Detalle del xilema secundario juvenil formado por el cámbium interfascicular, formado en su mayor parte por fibras. **D.** Xilema secundario adulto donde se observan los vasos de gran calibre en múltiples radiales de 4-6 elementos y el parénquima marginal. **E.** Vaso de gran calibre solitario de contorno elíptico, nótese los radios multiseriados abundantes. **F.** Detalle de vasos de gran calibre en grupos, nótese el parénquima apotraqueal difuso en agregados. **G.** Corte tangencial donde se observan los radios multiseriados abundantes y muy altos. **H.** Detalle de G donde se observan las punteaduras escalariformes de los vasos de gran calibre. **I.** Corte radial donde se observa un radio formado por hileras alternadas de células procumbentes y cuadradas a erectas en la misma hilera. Barra: A, C: 300  $\mu\text{m}$ ; B, D, H: 100  $\mu\text{m}$ . E, F, G, I: 200  $\mu\text{m}$ .









**Fig. 17.3.** *Cissus striata*. Anatomía del floema. **A, B.** Vista general del floema secundario, nótese los radios dilatados (punta de flecha blanca). **C.** Detalle del del floema secundario conductor de los lóbulos, con tubos cribosos en series radiales (puntas de flecha blancas). **D.** Detalle del del floema secundario conductor de los surcos, con tubos cribosos en series radiales (puntas de flecha negras). **E.** Detalle de los elementos axiales del floema no conductor con paredes engrosadas. **F.** Detalle del radio no dilatado del floema no conductor. Barra: A: 300  $\mu\text{m}$ ; B: 200  $\mu\text{m}$ .; C, D, E, F: 100  $\mu\text{m}$ .



**ANGIOSPERMAS: VITACEAE: *CISSUS VERTICILLATA* (L.) NICOLSON & C.E. JARVIS.**

Tallo primario de contorno circular. Cilindro central eustélico. El crecimiento secundario se inicia con un cámbium típico, que produce en primera instancia xilema secundario juvenil (interno), y luego xilema secundario adulto (externo). Durante los estadios tempranos el cámbium permanece con una configuración circular. Sin embargo, al poco tiempo dos zonas opuestas del cámbium producen mucho más xilema que en las zonas opuestas, si bien las tasas de producción de floema permanecen constantes a lo largo de todo el cámbium. Como consecuencia el cámbium y el tallo, adquieren un contorno bilobado. La presión ejercida por la acumulación de xilema sobre la médula, asociado a la pérdida de turgencia, produce su colapso. A continuación se produce la proliferación del parénquima axial, en primer lugar, y luego del parénquima radial, lo cual da lugar a un nuevo parénquima no lignificado (parénquima disruptivo). El cámbium conserva su contorno continuo debido a que nuevas células cambiales radiales se diferencian en las zonas donde el parénquima de dilatación alcanza la zona cambial a través de los radios.

**Procesos ontogenéticos:** Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Parénquima disruptivo.

**Variantes cambiales:** Bandförmigem Stamme ohne Trennung des Holzes in radialer Richtung (=Tallos en forma de cinta sin separación del leño en dirección radial) (Crüger, 1850, 1851); 2 Gruppe, Gerippte oder gefurchte Stämme (=Grupo 2, Troncos acanalados o estriados) + 15 Gruppe, Stigmaphyllon-Typus (=Grupo 15, Tipo Stigmaphyllon) (Schenck, 1893); Unequal thickening of the xylem mass (=Engrosamiento desigual de la masa xilemática) + *-solo de forma parcial-* Cleavage of the xylem-mass (=Escisión de la masa del xilema) (Solereeder, 1908); *-No considerado-* (Shirley & Lambert, 1918); Tige a bois déchiré (=Tallo con leño desgarrado) (Obaton, 1960); Flattened stem (=Tallo aplanado) (Metcalf, 1983); Stem flattened (=Tallo aplanado) + *-solo de forma parcial-* Wood portions dispersed or separated by divisions in parenchyma and parenchyma expansion (=Porciones leñosas dispersas o separadas por divisiones en el parénquima y expansión del parénquima) (Carlquist, 1988); Stem markedly flattened in transection (=Tallo marcadamente

aplanado en sección transversal) + *-solo de forma parcial-* Wood parts ('fibrous' woody parts) dispersed by parenchyma proliferation (=Partes leñosas, partes leñosas 'fibrosas', dispersas por la proliferación de parénquima) (Carlquist, 1991); Sinuate-plane xylem cylinder (=Cilindro xilemático plano-sinuado) (Caballé, 1993); Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays (=Tejido anómalo, parénquima indiferenciado, en radios) (Bamber & Ter Welle, 1994); Stem with irregular conformation (=Tallos de conformación irregular)+ *-solo de forma parcial-* Xylem dispersed by parenchyma divisions (=Xilema disperso por las divisiones del parénquima) (Angyalossy et al., 2015).

### **Etapla erecta: Crecimiento primario**

**Tallo primario** de contorno circular. **Cilindro vascular** eustélico. **Protoxilema** formado por 1-2 vasos, colapsados al iniciarse el crecimiento secundario, rodeados de parénquima no lignificado. **Metaxilema** formado por 3-4 vasos rodeados por fibras (Fig. 18.2.B). **Haces vasculares** colaterales. **Médula** parenquimática. **Corteza** parenquimática.

### **Etapla erecta: Crecimiento secundario**

El cámbium se origina de forma típica en los tallos de 3-4 mm. El crecimiento secundario se inicia con la producción de un xilema juvenil (interno), formado por escasos vasos de pequeño calibre solitarios, en especial en las zonas del cámbium fascicular, y numerosas fibras de paredes finas a gruesas.

### **Etapla epiclina: Cámbium típico**

En esta instancia, en tallos de 4-4,3 mm, el cámbium produce xilema secundario adulto (externo), caracterizado por los vasos de gran calibre, el parénquima no lignificado y los radios multiseriados.

**Peridermis** delgada, formada a partir del parénquima cortica primario.

### **Etapa epiclina: Cámbium lobulado**

En etapas sucesivas, en tallos de 8-9 mm, dos zonas opuestas del cámbium producen mucho más xilema pero las tasas de producción de floema permanecen constantes a lo largo de todo el cambium. De este modo el cámbium y el tallo, adquieren un contorno bilobado (Fig. 18.1.C). Estos lóbulos delimitan dos surcos que se mantienen constantes a lo largo de todo el desarrollo ubicados de forma constantes paralelos las ortósticas, de modo que la inserción de hojas y ramas se encuentra siempre en los surcos (Fig. 18.1.A y B). La presión ejercida por la acumulación de xilema sobre la médula produce su colapso (Fig. 18.2.D).

### **Etapa epiclina: Parénquima disruptivo**

De forma casi simultánea, en tallos de 10 mm, se inicia la proliferación del parénquima no lignificado lo cual da lugar a un nuevo tejido: el parénquima disruptivo. La proliferación se inicia en el parénquima axial de los surcos, próximo a la médula, y continua a expensas de los radios (Fig. 18.1.E y Fig. 18.3.A, B y C). El parénquima disruptivo es no lignificado, sin embargo puede esclerosarse localmente de forma temprana. Este nuevo parénquima prolifera de modo tal que separa a los tejidos vasculares, así como los tejidos primarios en segmentos (Fig. 18.3.D, E y F). El cámbium sufre divisiones proliferativas en las zonas donde el parénquima de dilatación alcanza la zona cambial a través de los radios. Tanto la proliferación del cámbium como del parénquima de dilatación presentan su menor actividad en los lóbulos del tallo, en tanto que su mayor actividad se presenta en los surcos entre los lóbulos. De este modo el cámbium conserva su contorno continuo pero su contorno bilobado se vuelve menos acentuado (Fig. 18.1.E).

## **Anatomía**

### **Xilema secundario juvenil (etapa erecta)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Vasos de pequeño calibre** solitarios, en general presentes en las zonas del cámbium fascicular. **Fibras** de paredes finas a gruesas (Fig. 18.2.A).

### **Xilema secundario adulto (etapa epiclina)**

**Anillos de crecimiento** no demarcados. **Porosidad** difusa. **Dimorfismo vascular** presente, aunque los vasos de pequeño calibre son escasos (Fig. 18.2.C). **Vasos de gran calibre** en grupos de 4-6 elementos, en ocasiones múltiples radiales de 3-4 elementos; de contorno poligonal. Vasos sin distribución particular. Placa de perforación simple, terminal, transversal. Punteaduras opuestas, a veces alternas. Elementos de vaso de 375  $\mu\text{m}$  long. y 208 (112-264)  $\mu\text{m}$  diám tangencial con paredes de 6  $\mu\text{m}$ ; 20,82 vasos/ $\text{mm}^2$  en promedio. **Vasos de pequeño calibre**, poco abundantes, solitarios, de contorno poligonal. Vasos sin distribución particular. Placa de perforación simple, subterminal, inclinada. Tilosis no lignificadas presentes. **Parénquima apotraqueal** difuso en agregados, no lignificado. Series parenquimáticas de cuatro células de alto (Fig. 18.2.L).

**Parénquima paratraqueal** vasicéntrico lignificado. Series parenquimáticas de seis a ocho células de alto (Fig. 18.2.N). Punteaduras vaso-parénquima grandes, dos o tres por célula, que ocupan casi toda la pared. **Fibras** libriformes de paredes finas a gruesas; 630  $\mu\text{m}$  long en promedio, de 14,2  $\mu\text{m}$  diám con paredes de 3  $\mu\text{m}$  en promedio. **Radios** multiseriados de 8-16 células de ancho y cientos de células de altura, de varias centímetros de altura (Fig. 18.2.E, F y M). Cuerpo del radio formado por células procumbentes y varias hileras marginales de células erectas, cada una con varias drusas (Fig. 18.2.K). Parénquima radial no lignificado. A los lados de los radios, las células parenquimáticas axiales no lignificadas se presentan en series de 8-9 células de altura cada una con una drusa, en vez de las típicas series de cuatro (series cristalíferas). **Leño estratificado** presente, estratificación de todos los elementos axiales (Fig. 18.2.M).

## **Floema secundario**

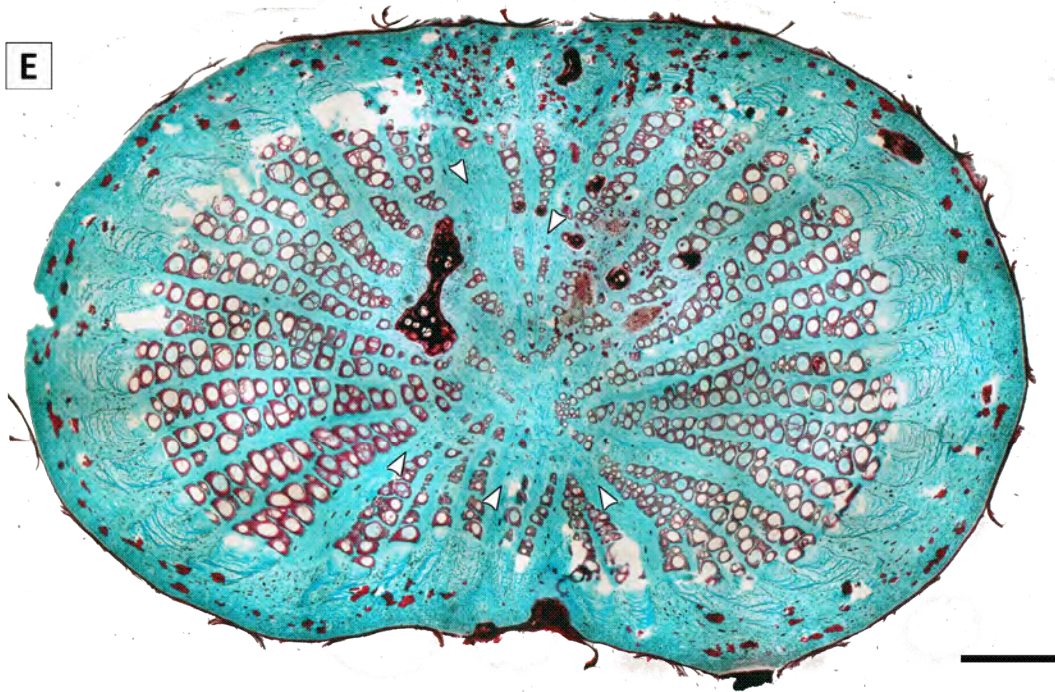
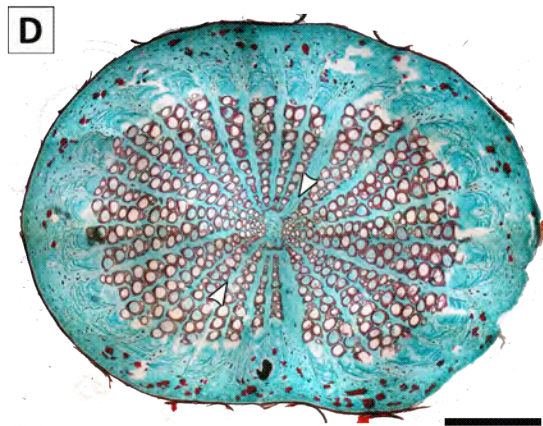
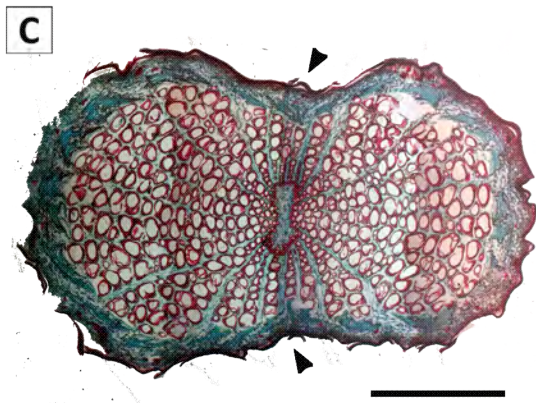
**Floema conductor:** Anillos de crecimiento no demarcados. Tubos cribosos en grupos de 10-12 elementos. Una célula acompañante por elemento criboso. Parénquima en bandas angostas de 1-2 células de grosor a veces formando el tejido de fondo. Fibras ausentes. Radios exclusivamente multiseriados, de trayecto sinuoso, por lo general con abundantes drusas, una por célula (Fig. 18.2.H). **Floema no conductor:** Pérdida de turgencia y colapso de los tubos cribosos poco evidente (Fig. 18.2.I). Formación de depósitos amorfos oscuros en las células acompañantes (posiblemente taninos). Radios fuertemente dilatados (cuneiformes), por el aumento de tamaño y división celular en uno de los márgenes del radio (Fig. 18.2.J). Dilatación del parénquima axial por el aumento de tamaño y división celular. Esclerificación de los radios abundantes, en grupos. Grupos formados exclusivamente por esclereidas de paredes gruesas (nidos escleróticos).

## **Parénquima disruptivo**

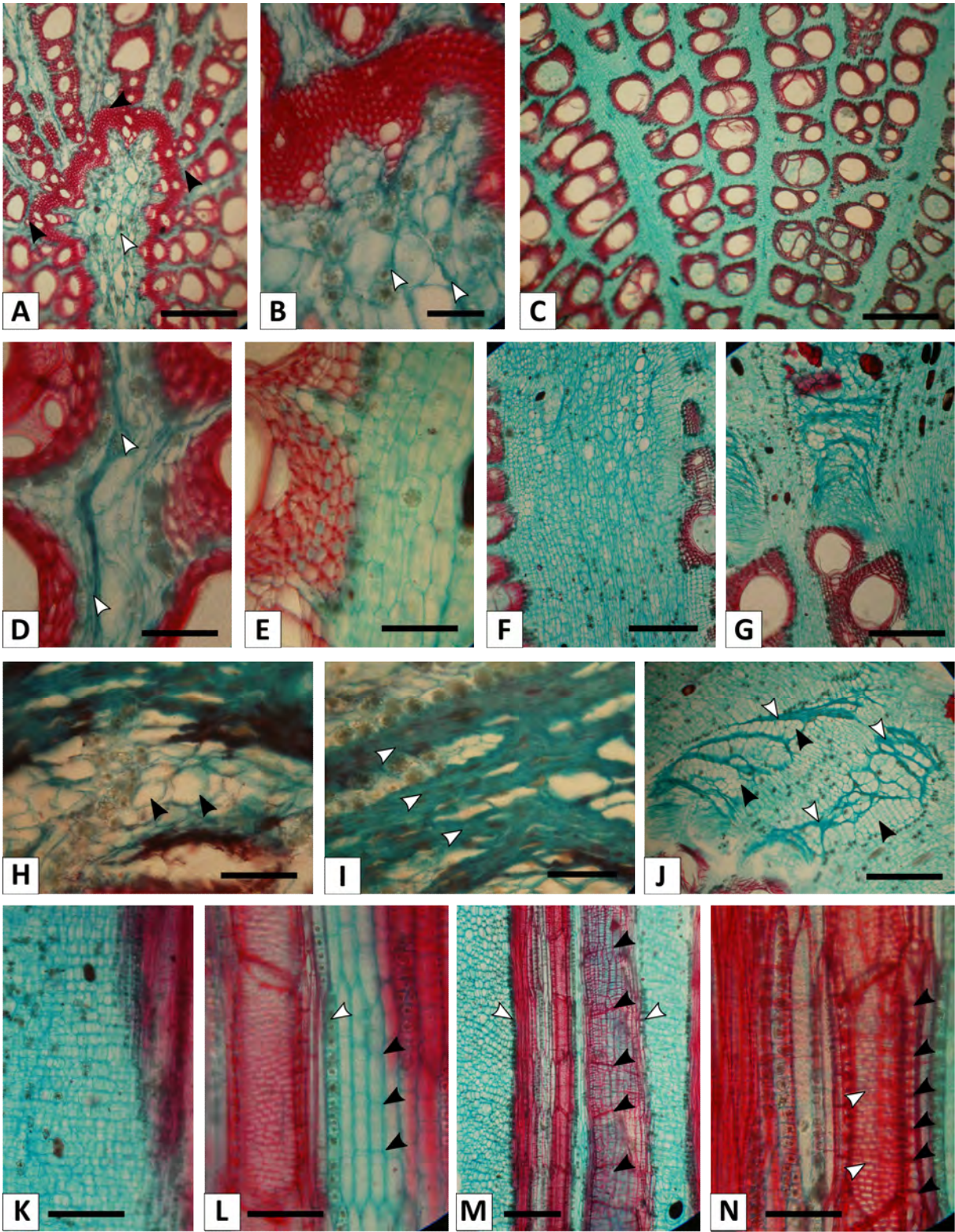
Células no lignificadas, isodiamétricas o bien elongadas en el sentido de la dilatación. Espacios intercelulares presentes en las esquinas. Cristales (drusas) presentes, dispersas en las células jóvenes, por lo general un cristal por células. Idioblastos cristalinos presentes, dispersos entre las células parenquimáticas, con paquetes de numerosas ráfides, en ocasiones cubiertos de material amorfo oscuro. Pérdida de turgencia y colapso de células común en las zonas más viejas (Fig. 18.3.A y D).



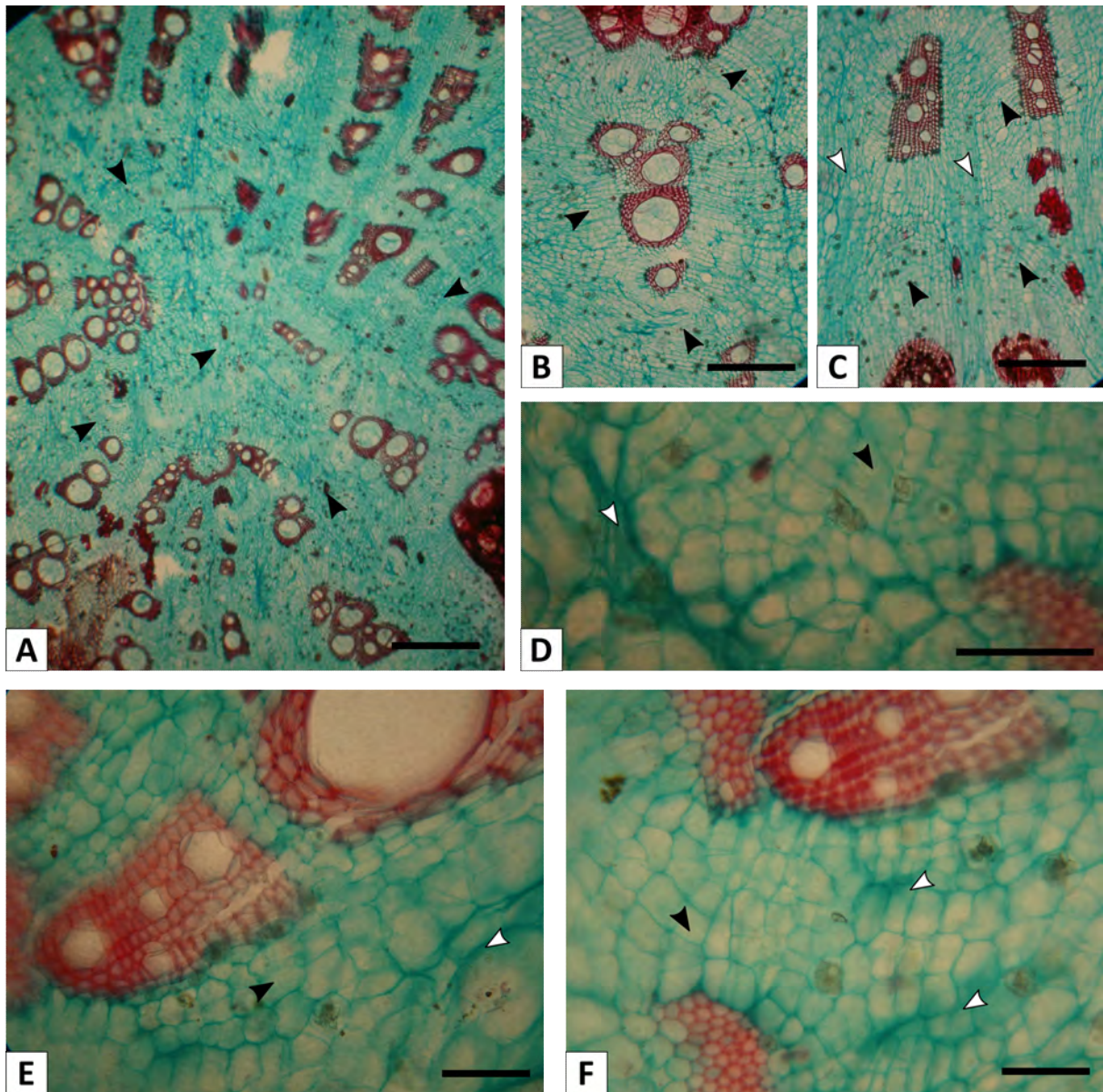
**(Página siguiente) Fig. 18.1.** *Cissus verticillata*. Relación de la variante cambial y las ortósticas. **A.** Tallo joven de contorno circular, nótese la posición del nudo (punta de flecha blanca) (la flecha indica el sentido apical). **B.** Tallo añoso bilobado, nótese la posición del surco (puntas de flecha negras) con respecto a los nudos (puntas de flecha blancas) (la flecha indica el sentido apical). **C.** Tallo joven bilobado, nótese las ortósticas que coinciden con los surcos (punta de flecha negra). **D.** Tallo añoso bilobado donde se observa el inicio de la proliferación del parénquima disruptivo (puntas de flecha blancas) en los surcos. **E.** Tallo añoso bilobado donde se observa la proliferación avanzada del parénquima disruptivo (puntas de flecha blancas) en especial en los surcos del tallo. Barra: 2 mm. A: Tallo de 10 mm de diam. B: Tallo de 30 mm de diam.



**(Página siguiente) Fig. 18.2.** *Cissus verticillata*. Anatomía. **A.** Corte transversal de la región central del tallo donde se observan la médula comprimida (punta de flecha blanca) y el límite entre el xilema secundario juvenil y adulto. **B.** Detalle de A, donde se observa la médula no lignificada comprimida (punta de flecha blanca). **C.** Detalle del xilema secundario adulto, nótese los vasos de gran calibre soilitarios o en grupos. **D.** Detalle del radio multiseriado donde se observa un sector central colapsado. **E.** Detalle del radio multiseriado. **F.** Detalle de un radio multiseriado muy ancho del surco. **G.** Vista general del floema secundario. **H.** Floema secundario conductor donde se observa los tubos cribosos solitarios (puntas de flecha negras). **I.** Floema secundario no conductor donde se observa los tubos cribosos solitarios colapsados (puntas de flecha blancas). **J.** Floema secundario conductor donde se observan los tubos cribosos solitarios colapsados (puntas de flecha blancas) y la dilatación de parénquima axial (puntas de flecha negras). **K.** Corte longitudinal radial del xilema donde se formados por células cuadradas a erectas no lignificadas. **L.** Corte longitudinal tangencial donde se observa el parénquima apotraqueal en series de cuatro células de alto (puntas de flecha negras) y una serie critalífera (punta de flecha blanca), que por lo general limitan con los radios. **M.** Corte longitudinal tangencial donde se observa la estratificación de los elementos axiales (puntas de flecha negras) y las serie critalífera (punta de flecha blanca), colindantes con los radios. **N.** Corte longitudinal tangencial donde se observa el parénquima paratraqueal en series de seis a ocho células de alto (puntas de flecha negras) y las punteaduras vasculares mayormente opuestas (puntas de flecha blancas), nótese la disposición de las punteaduras vasculares. Barra: A, C: 500  $\mu\text{m}$ ; B, D, E, H, I, L, N: 100  $\mu\text{m}$ ; F, G, J: 300  $\mu\text{m}$ ; K, M: 200  $\mu\text{m}$ .







**Fig. 18.3.** *Cissus verticillata*. Desarrollo de las variantes cambiales. **A.** Vista general de la región central del tallo, nótese la proliferación de parénquima disruptivo (puntas de flecha negras) que separa a los tejidos preexistentes. **B.** Detalle de A donde se observa un fragmento de tejidos vasculares inmersos en el parénquima disruptivo (puntas de flecha negras). **C.** Detalle de A donde se observan varios fragmentos de tejidos vasculares inmersos en el parénquima disruptivo (puntas de flecha negras), el cual comprime otras zonas del mismo parénquima (puntas de flecha blancas). **D, E, F.** Detalles de varios fragmentos de tejidos vasculares inmersos en el parénquima disruptivo (puntas de flecha negras), y de las zonas de parénquima disruptivo colapsado (puntas de flecha blancas). Barra: A: 500  $\mu\text{m}$ ; B, C: 300  $\mu\text{m}$ ; D, E, F: 100  $\mu\text{m}$ .



## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### *Novedades anatómicas y ontogenéticas*

Solo dos de las especies estudiadas contaban con una descripción anatómica y ontogenética completa de forma previa al desarrollo de esta tesis: *Dolichandra unguis-cati* (Araque et al., 2007; Pace et al., 2011, 2015) y *Clematis bonariensis* (Philip Smith, 1925). En ambos casos las observaciones aquí realizadas son coincidentes con aquellas registradas en la bibliografía citada.

Otras cinco especies solo contaban con descripciones parciales, en especial de los estadios primarios, pero no de las variantes cambiales: *Ipomoea cairica* (Delbón et al., 2016), *Araujia hortorum* (Bucciarelli et al., 2008), *Canavalia bonariensis* (Cozzo & Cristiani, 1950), *Cissus striata* (Argüeso, 1982) y *C. verticillata* (Argüeso, 1982; Wheeler & LaPasha, 1994). *Passiflora caerulea* es citada entre los materiales estudiados como parte de una revisión anatómica del género por Ayensu y Stern (1964) pero no se presenta ninguna mención particular a la especie ni se la describe de forma individual como se hace con el resto de las especies citadas.

En las especies con cámbium típico, es decir, sin variantes cambiales, solo se contaba con descripciones anatómicas de otras especies del género: *Ipomoea indica* (Carlquist & Hanson, 1991), *Muehlenbeckia sagittifolia* (Carlquist, 2010) y *Anchietea pyrifolia* (Taylor, 1972). Las observaciones aquí realizadas son coherentes con aquellas planteadas en la bibliografía. Para el resto de las especies, la descripción anatómica es novedad.

La anatomía y el desarrollo de *Ephedra tweediana* (Cabanillas et al., 2014), *Serjania meridionalis* (Borniego & Cabanillas, 2014), *Callaeum psillophyllum* (Cabanillas et al., 2017) fueron publicadas en aportes puntuales del autor, en tanto que el resto de las novedades permanecen inéditas. En el caso de *Ephedra tweediana* la variante cambial descrita (Cabanillas et al., 2014) es nueva para el género y la familia pero es una de las variantes más extendida (Carlquist, 1988; Carlquist, 1990). En *Serjania meridionalis* la variante cambial descrita es nueva para la especie (Borniego & Cabanillas, 2014) pero es conocida en otras especies del género (como *Serjania subdentata* Juss. ex Poir.) y de la familia (*Thouinia* y *Paullinia*) y es muy poco común fuera de ésta



(Radlkofer, 1875; Schenck, 1893; Obaton, 1960; Carlquist, 1988; Klaassen, 1999). Si bien Dobbins y Fisher (1986) reportaron previamente la presencia de cámbium lobulado en *Callaeum psillophyllum*, en el marco de la presente tesis se describió una nueva variante cambial para la especie (Cabanillas et al., 2017). Sin embargo, esta variante cambial es común en la familia Malpighiaceae (Schenck, 1893; Carlquist, 1988).

Según estudios previos (Schenk, 1893; Pace et al, 2018) *Stigmaphyllon bonariense* presentaba una variante cambial peculiar de su género que consiste en una fuerte proliferación de neocámbiumes originados del parénquima xilemático axial. Los ejemplares aquí estudiados presentaron gran predominancia de parénquima disruptivo, en el cual se rediferencian arcos de neocámbium pero con escasa producción de tejidos. Si bien los procesos del desarrollo son los mismos en ambos casos, las diferentes incidencias de cada uno y origen de los neocámbiumes, da lugar a diferentes variantes cambiales. La variante cambial aquí descrita es nueva para la especie y posiblemente para el género.

En *Poikilacanthus glandulosus* el cámbium lobulado es novedad para la familia, en tanto que la ausencia de iniciales radiales es nueva para el género, pero se ha registrado en otras especies de la familia como *Justicia magnifica* Pohl ex Nees o *Dicliptera sexangularis* (L.) Juss. (Carlquist, 1988, 2001; Carlquist & Zona, 1988). Asimismo, el rol de la dilatación en la formación de las cuñas de floema que compensan la lobulación del cámbium es una vía ontogenética desconocida hasta el momento para esta variante cambial.

En otros cinco casos la variante cambial es nueva para la especie, pero se conocía para el género o la familia. La variante cambial de *Aristolochia triangularis* es nueva para la especie pero es común en el género y se la considera característica de la familia (Carlquist 1993). Casos similares, en que la variante es nueva para la especie pero relativamente común en el género y la familia se registraron en *Ipomoea cairica* (Carlquist, 1988; Carlquist & Hanson, 1991), *Urvillea uniloba* (Schenck, 1893; Carlquist, 1988; Klaassen, 1999), *Cissus striata* y *C. verticillata* (Schenck, 1893; Argüeso, 1982; Carlquist, 1988; Wheeler & LaPasha, 1994). En *Canavalia bonariensis* la

variante es nueva para el género (Cozzo & Cristiani, 1950) pero entre las fabáceas existen numerosos registros similares (Carlquist 1988, 2001). Estas novedades permanecen inéditas.

### ***Síndrome vascular lianescente en trepadoras templadas***

Las trepadoras presentan un conjunto de rasgos anatómicos comunes, aunque ninguno es exclusivo de este tipo biológico, conocido como *síndrome vascular lianescente*. Como ya se señaló en el Capítulo 4, los rasgos que han sido citados como parte de este síndrome son (Westermeyer & Ambrohn, 1881; Schenck, 1893; Haberlandt, 1914; Obaton, 1960; Metcalfe, 1983; Carlquist, 1988, 1991, 2007; Caballé, 1993; Bamber & ter Welle, 1994; Isnard & Silk, 2009; Angyalossy, 2012; Martins et al., 2013; Wyka et al., 2013; Angyalossy et al., 2015; Hesse et al., 2016):

- Anillo o bandas discontinuas de colénquima o esclerénquima (que puede incluir fibras gelatinosas) en torno a la estela o en la corteza (primaria o secundaria).
- Xilema secundario diferenciado en dos zonas: *interna* (producido en la etapa juvenil erecta, caracterizado por la gran cantidad de fibras, vasos de pequeño calibre en anillos o franjas radiales, y la ausencia de parénquima axial) y *externa* (producido en la etapa adulta, de rasgos variados según el grupo, en general presentan dimorfismo vascular marcado, abundante parénquima y fibras más delgadas que en la etapa anterior).
- Radios anchos y/o agregados (conjunto de radios multiseriados estrechamente asociados) que pueden ser tan anchos que conforman la variante cambial xilema en placas.
- Parénquima radial de paredes delgadas.
- Gran cantidad de parénquima axial.
- Traqueidas de gran calibre en especies homoxiladas (valor máximo: 200  $\mu\text{m}$ ).
- Gran cantidad de traqueidas en especies heteroxiladas ya sea asociadas a los vasos (vasicéntricas) o no (tejido de fondo).
- Poca cantidad de elementos de vaso de gran calibre en el xilema secundario (por lo general mayores a 100  $\mu\text{m}$ ; valores máximos confirmados: 500  $\mu\text{m}$ ) o en el metaxilema en las plantas

que no desarrollan tejidos secundarios de conducción (de diámetros comparables a los vasos del xilema secundario).

- Gran cantidad de elementos de vaso de pequeño calibre, algunos incluso de diámetros comparables a traqueidas o fibras (valor mínimo: 6,3  $\mu\text{m}$ ).

- Dimorfismo vascular: coexistencia de elementos de vaso de dos clases diamétricas en leños de porosidad difusa, que no está necesariamente asociada a una distribución bimodal de los diámetros.

- Traqueidas largas en especies sin vasos (valor máximo: 4 cm).

- Vasos largos (valor promedio: 0,38 m; valor máximo: 7,73 m).

- Zona central del tallo con una densa concentración de haces vasculares con vainas muy lignificadas; zona periférica con escasos haces poco lignificados en monocotiledóneas.

- Xilema secundario de contorno aplanado, lobulado o surcado.

- Floema secundario con tubos cribosos de gran calibre y placas cribosas simples.

- Redundancia de tejidos de conducción (*variantes cambiales*, también llamado *crecimiento secundario atípico o anómalo*):

  - Floema intraxilemático (el cámbium produce floema centripeto).

  - Múltiples ciclos de tejidos vasculares (producto de la actividad de cámbiumes sucesivos o supernumerarios, o de la proliferación y división de un cámbium).

  - Tejidos vasculares dispersos por parénquima de dilatación (producto de la proliferación de células nucleadas en diversos tejidos primarios y secundarios, y la subsiguiente diferenciación de un nuevo parénquima).

- Tallos de sección aplanada, lobulada, costillada o irregular.

Todas las especies estudiadas presentaron alguno de los rasgos señalados como parte del síndrome vascular lianescente, pero ninguna los presentó todos, y solo unas pocas especies presentaron una alta concurrencia de estos rasgos (Tabla 2).

De los 12 rasgos propuestos, la mitad de las especies presentaron menos de 6, sin embargo, la mayoría (16 de 18) presentaron al menos 4 de estos rasgos. Los rasgos más comunes fueron: dimorfismo vascular (88,88%), xilema secundario diferenciado en juvenil (interno) y adulto (externo) (83,33%), poca cantidad de vasos de gran calibre (82,35%) y parénquima radial de paredes delgadas (66,67%). Estos rasgos, dimorfismo vascular, xilema secundario diferenciado en juvenil (interno) y adulto (externo), poca cantidad de vasos de gran calibre y parénquima de paredes delgadas son, a su vez, los rasgos más comunes entre las trepadoras tropicales, donde los autores los consideran rasgos ubicuos y rara vez ausentes entre estas trepadoras (Schenk, 1893; Carlquist, 1991). En este sentido, estos son los rasgos que mayor nivel de validez deberían otorgar a una reconstrucción fósil. El parénquima de paredes delgadas tiene bajas probabilidades de preservarse, si bien puede dejar señales de su presencia a través de la descomposición selectiva y la consecuente preservación diferencial (Ferguson, 2005).

Otros rasgos se presentaron en cerca de la mitad de las especies estudiadas: gran cantidad de elementos de vaso de pequeño calibre (58,82%), xilema secundario de contorno aplanado, lobulado o surcado (55,56%), radios anchos y/o agregados (50%), redundancia de tejidos de conducción (44,44%) y tallos de sección aplanada, lobulada, costillada o irregular (44,44%). Estos rasgos representan de forma individual bajos niveles de validez, aunque, en conjunto pueden llegar a brindar una validez relativamente alta. Los radios anchos o agregados tienen bajas probabilidades de preservarse, si bien puede dejar señales de su presencia a través de la descomposición selectiva y la consecuente preservación diferencial. Asimismo, la redundancia de tejidos vasculares, según la variante cambial que implique, puede dejar señales de su presencia, incluso en tallos que sufran altas tasas de descomposición, o bien dejar una configuración que sea indistinguible de la presencia de gran cantidad de parénquima axial no lignificado (Ferguson, 2005).

Los rasgos con menor incidencia entre las especies estudiadas fueron: gran cantidad de parénquima axial (33,33%), anillo o banda discontinua de tejidos mecánicos primarios periféricos (31,25%) y gran cantidad de traqueidas en especies heteroxiladas (17,65%).

Las abundancias de parénquima axial y de traqueidas son rasgos muy presentes entre las trepadoras tropicales (Schenk, 1893; Carlquist, 1991). La abundancia de parénquima axial y radial no lignificado se ha registrado en muchas especies de lianas en comparación con árboles y arbustos estrechamente relacionados. Incluso, individuos de una misma especie que crecen con diferentes tipos biológicos muestran estas diferencias (como *Machaerium floribundum* y *Dalbergia frutescens*) (Angyalossy et al., 2015).

Carlquist (1991) considera que el parénquima *conjuntivo*, un tejido remanente entre los sucesivos ciclos de tejidos vasculares en las especies con cámbiumes sucesivos, puede cumplir funciones similares al parénquima axial asociado a los vasos y, por lo tanto, debería ser tenido en cuenta a la hora de considerar si una especie trepadora presenta abundante parénquima o no. Dobbins y Fisher (1986) demostraron que todos los parénquimas, sin importar su origen ontogenético, participan en la reparación del daño en los tallos de trepadoras tanto si presentaban variantes cambiales como si presentaban un crecimiento “típico” o “normal”. En este mismo sentido sería lícito considerar al parénquima *disruptivo*, en tanto es un tejido que se produce por la proliferación de parénquima preexistente y que se interpone entre los tejidos vasculares, de forma tal que los separa en islas.

Si consideramos la abundancia de parénquima en sentido amplio, de modo que incluya tanto al parénquima axial como al radial (radios anchos) y a los parénquimas conjuntivo y disruptivo, 66,67% (12 de 18) de las especies estudiadas en este capítulo presentarían este rasgo. Este valor es más cercano a la consideración general del síndrome vascular lianescente, por ejemplo, Angyalossy y colaboradores (2015).

Asimismo, la presencia de traqueidas en especies heteroxiladas es común entre las trepadoras leñosas. Las especies trepadoras de al menos 28 familias presentan traqueidas vasculares (es decir como tejido de fondo), en tanto que solo 23 de ellas presenta también traqueidas vasicéntricas Carlquist (1985, 1991).

Por su parte, la presencia de un anillo o de bandas discontinuas de tejidos mecánicos periféricos, no es considerada como parte del síndrome vascular lianescente por muchos autores ya que no hace referencia a los tejidos vasculares. Su presencia se considera que colabora en el sostén mecánico de los ejes juveniles y durante la transición entre la etapa autosoportada y epiclina (Carlquist, 1991). Los estudios de anatomía de trepadoras se enfocan en los estados de crecimiento secundario, con escasas excepciones como Obaton (1960) o Schenk (1893), por lo que es difícil evaluar su incidencia de modo general.

Estos tres rasgos (abundancia de traqueidas y de parénquima axial y anillo o banda discontinua de tejidos mecánicos periféricos) que presentan diferente incidencia según la latitud, deberían ser considerados con cautela y considerar que otorgan moderada validez a las reconstrucciones fósiles, al menos hasta que nuevos estudios de revisión se realicen.

Por su parte, la presencia de traqueidas de gran calibre en especies homoxiladas no fue tenido en cuenta ya que *Ephedra tweediana* presenta un leño heteroxilado. Asimismo, tampoco le aplica el carácter “Gran cantidad de traqueidas en especies heteroxiladas” ya que todas las especies del género presentan traqueidas como tejido de fondo, es decir que el rasgo no es informativo del tipo biológico.

La diferenciación de un xilema secundario juvenil, característico de las etapas erectas, es común entre las plantas trepadoras. Este xilema puede ser difícil de diferenciar del metaxilema en aquellas especies donde está organizado en series radiales y, por lo común, forman un anillo en torno a la médula (por ejemplo *Ipomoea indica*). Este estado del metaxilema presenta vasos de proporciones similares al xilema producido por el cámbium fascicular y las primeras etapas del cámbium vascular propiamente dicho. Por lo que es un carácter difícil de interpretar en plantas fósiles.

Como ya se ha mencionado (ver Capítulo 4), no existe una relación unívoca entre rasgo anatómico y tipo biológico; por lo tanto, la mera presencia de uno de los rasgos del síndrome vascular lianescente no debería considerarse un indicador (criterio de reconstrucción) robusto de

este modo de vida. Sin embargo, la concurrencia de varios de estos caracteres es un buen indicio de del modo de vida trepador.

La baja incidencia de los rasgos del síndrome vascular lianescente en las trepadoras estudiadas es notable en comparación con las trepadoras tropicales y subtropicales, en especial de ambientes húmedos (Netto, 1866; Schenck, 1893; Shirley & Lambert, 1918; Obaton, 1960; Ravololomaniraka & Koechlin 1970; Caballé, 1993; Bamber & ter Welle, 1994). Si bien no existen estudios estadísticos sobre la incidencia de los rasgos del síndrome vascular lianescente en las especies trepadoras, la opinión más extendida (Schenck, 1893; Obaton, 1960; Ravololomaniraka & Koechlin 1970; Carlquist, 1985; Caballé, 1993; Angyalossy et al., 2015) es que estos rasgos son ubicuos y constantes entre las trepadoras tropicales. El síndrome vascular lianescente fue definido en base a las plantas tropicales y, en menor medida, subtropicales (Netto, 1866; Schenk, 1893; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Carlquist, 1991; Angyalossy et al., 2015), en tanto que las trepadoras de las zonas templadas se encuentran subrepresentadas en esta clase de estudios. Este sesgo en los estudios se explica, al menos en parte, por la abundancia de trepadoras en las zonas tropicales y subtropicales. Si bien no todas las trepadoras tropicales responden al síndrome vascular lianescente, esta tendencia sería más acentuada en las trepadoras templadas como se desprende del presente análisis. En el futuro, será necesario realizar análisis estadísticos de la ocurrencia de estos rasgos teniendo en cuenta la latitud en la que crecían los ejemplares descriptos, a fin de establecer si el síndrome vascular lianescente tiene mayor incidencia en las trepadoras tropicales que las de clima templado.

Al comparar la anatomía de las trepadoras templadas con las tropicales, es importante destacar que se están comparando muestras de muy diferentes tamaños (Schenk, 1893; Gentry, 1991). En los ecosistemas tropicales húmedos las trepadoras alcanzan las 176 especies en promedio a nivel mundial, en tanto que en los ecosistemas tropicales secos alcanzan las 185 especies en promedio (Gentry, 1991). En tanto que en los ecosistemas templados de la Ribera Rioplatense se registran 96 especies de trepadoras, de las cuales 23 son lianas (Hurrell 2000; Guerrero et al., 2018). Por lo tanto

la dispersión de los caracteres puede estar acentuada por la dispersión taxonómica y, de este modo, puede ser difícil, y arriesgado, intentar establecer un patrón inequívoco.

Las trepadoras tropicales presentan una diversidad taxonómica mayor que las de zonas templadas (Schenk, 1893; Gentry, 1991), entre ellas el área de estudio (Dosil Hiriart et al., 2018; Guerrero et al., 2018). En este sentido, el sesgo taxonómico que presentan las plantas de zonas templadas, en comparación a las tropicales y subtropicales, favorece la dispersión de los caracteres anatómicos asociados al tipo biológico trepador.

En los ecosistemas templados uno de los principales limitantes para los linajes tropicales es la alta incidencia de heladas. Las trepadoras, cuyos vasos anchos son muy vulnerables a la formación de embolias, son más susceptibles a estas limitantes. La alta incidencia de heladas en las zonas templadas, como la Región Rioplatense, actúa como un filtro para la diversidad específica, en especial en los linajes de origen tropical-subtropical (Schnitzer, 2005; Hurrell, 2008).

Por otro lado, las plantas trepadoras de climas templados presentan condiciones tafonómicas que favorecen su preservación. De este modo, es probable que el registro fósil esté enriquecido en trepadoras templadas, las cuales son más difíciles de distinguir de las plantas erectas y rastreras que las trepadoras tropicales. Asimismo, por razones históricas, las trepadoras tropicales han sido mucho más estudiadas que las templadas, de modo que existe un sesgo interpretativo en contra de trepadoras templadas.

### ***Variantes cambiales***

Los patrones anatómicos que se escapan a lo común, a lo típico, han sido objeto de gran interés por parte de los botánicos desde los primeros estudios. Si bien la primer variante cambial fue descrita en un arbusto (Mirbel, 1828), muchos grupos taxonómicos (como Fabaceae, Sapindaceae o Bignoniaceae) y funcionales (como las plantas trepadoras, halófitas o plantas en cojin) presentan gran cantidad y variedad de estos patrones atípicos (Carlquist, 1988).



La idea de la existencia de un patrón típico de las plantas leñosas (Lignofitas) se apoya en dos pilares. Por un lado, se corresponde con el estado primitivo en las lignofitas y, por otro, es el patrón más extendido. En grupos como Isoetales, el estado primitivo corresponde a un cámbium unifacial. En este sentido, lo que es típico en un grupo, no necesariamente lo es en otros.

Todo patrón que no se ajusta a este modelo típico es considerado una variante, una excepción a la norma. Es posible observar un sesgo en cuanto a cómo interpretar un mismo patrón dependiendo de la especie o tipo biológico en que se observe. Por ejemplo, los tallos lobulados en *Ephedra* (Carlquist, 1990) y *Urvillea* (Schenk, 1893) son considerados una variante cambial (Metcalf, 1983); sin embargo, ese mismo patrón observado en la base de los árboles o incluso a lo largo del tronco principal [como en *Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels, Myrtaceae] no es considerado un alejamiento del crecimiento “típico” por algunos autores (por ej. Carlquist, 1988), en tanto que otros si lo consideran (por ej. Solereder, 1908). En ambos casos los patrones anatómicos observados son análogos, aunque en el primer caso, al tratarse de una liana algunos autores tienden a aceptar que se trata de una variante cambial y, en el segundo caso, al tratarse de un árbol, no. De este modo se evidencia un sesgo en el que, ante una misma configuración, en un caso es considerado una variante cambial y en el otro una condición normal del tallo (Fig. 19).

Por otro lado, las múltiples clasificaciones de variantes cambiales están basadas, en su mayoría, en conjuntos florísticos específicos, como las selvas tropicales de Brasil (Schenk, 1893), o los bosques tropicales de Gabon (Obaton, 1960); o en tipos biológicos particulares, como las plantas trepadoras (Shirley & Lambert, 1918; Carlquist, 1991) o plantas halófitas (Grigore et al., 2014). Este sesgo favorece de forma notable a las plantas trepadoras, ya que gran parte de los trabajos sobre variantes cambiales se realizaron enfocados en este tipo biológico, a pesar de que el primer patrón atípico fue descrito en ejemplares añosos del arbusto erecto *Calycanthus floridus* L. (Calycanthaceae) (Mirbel, 1828). Debido a esto, muchas de las clasificaciones aplican criterios diferentes, en algunos casos contradictorios. Por ejemplo, *Anchietea piryfolia* presenta radios medulares más anchos y largos que el resto de los radios secundarios, es decir que existe una

diferencia entre la actividad del cámbium inter- e intrafascicular. Este patrón anatómico es considerado típico o normal en todas las clasificaciones propuestas excepto por Schenk (1893), quien le asigna un grupo separado (5 gruppe). Un caso similar se plantea con *Aristolochia triangularis* y *Clematis bonariensis*, donde el cámbium fascicular e interfascicular presentan actividad marcadamente diferente. Estos casos son considerados en una categoría aparte en varias clasificaciones (Schenk, 1893; Shirley & Lambert, 1908; Carlquist, 1988) pero en otras no son considerados siquiera variantes cambiales (Cruger 1850, 1851; Solreder, 1908; Obaton 1960; Metcalfe, 1983). La diferencia entre el caso de *Anchietea piryfolia* y de *Aristolochia triangularis/Clematis bonariensis* es solo de magnitud en los procesos. En este sentido, es evidente que diferentes autores tienen un concepto diferente del límite entre los patrones típicos y atípicos.

Por su parte, la ausencia de células iniciales radiales en el cámbium, si bien es una alteración sustancial con respecto al patrón típico, no es considerada en ninguno de los esquemas clasificatorios como una variante cambial. Sin embargo, la sectorización de la actividad del cámbium, donde el cámbium interfascicular produce de forma exclusiva radios, es decir que carece de iniciales axiales, en tanto que el cámbium intrafascicular produce sistema axial en su mayoría, es considerada una variante en muchas de las clasificaciones (Schenk, 1893; Shirley & Lambert, 1908; Carlquist, 1988). De lo antedicho, se desprende que no todas las alteraciones son consideradas variantes y que el límite de lo que se considera típico varía en los diferentes trabajos. En este punto se hace patente la necesidad de un futuro ajuste terminológico y conceptual respecto a la delimitación de las *variantes cambiales* y sus tipos.

Las clasificaciones de variantes cambiales se basan en su mayoría en los patrones producidos, es decir en estado final del desarrollo del tallo. Cruger (1850) propone la primer clasificación de las variantes cambiales basándose en el contorno de los tejidos vasculares y en la presencia/ausencia de separación entre las partes leñosas, por acción de diferentes procesos pero que, por lo general, implica la dilatación de parénquima. Solreder (1908), basado en Schenk (1893) pero con nombres más simples y por lo tanto más práctica, utiliza una clasificación que se basa en la posición y

geometría de los tejidos atípicos (por ejemplo, ejes con estructura poliestélica, floema interxilemático, masas xilemáticas compuestas). Bamber y Ter Welle (1994) clasifican las anomalías según la presencia y distribución de los tejidos atípicos. Por su parte, Caballé (1993) utiliza el mismo criterio y además utiliza el contorno del xilema secundario como criterio de clasificación. En este mismo sentido, Angyalossy y colaboradores (2015) utilizan una clasificación que incluye tanto la presencia y distribución de los tejidos atípicos como el contorno del tallo en su conjunto.

Algunas clasificaciones utilizan como criterio tanto a los patrones generados como a los procesos que los generaron. Por ejemplo, Schenk (1893) utiliza como primer criterio para clasificar las variantes al proceso general que actúa, en tanto que las subcategorías están definidas por patrones (por ejemplo, Troncos con masas xilemáticas surcadas o lobuladas) o bien como tipos asociados a taxones (por ejemplo, Tipo Menispermaceae o Tipo Stigmaphyllon) o bien como un proceso puntual (por ejemplo, Formación de haces vasculares pericíclicos).

De forma independiente, Shirley y Lambert (1918) proponen una clasificación con escaso o nulo impacto en la bibliografía posterior, basada en los procesos del desarrollo ligados a la formación del patrón anómalo. Los autores designan a cada categoría con un nombre de origen latino que hace referencia al patrón formado (por ejemplo, Astroxylon, Endophloia o Polycycla).

Carlquist (1988) acuña el término *variante cambial* y critica a las clasificaciones previas ya que la mayoría se basan en los patrones observados en un estado puntual, sin embargo un mismo patrón puede formarse por diferentes vías de desarrollo. Por lo tanto, Carlquist (1988, 1991) realiza una clasificación basada en primera instancia en los procesos (por ejemplo, Cábium normal en sus productos pero anormal en su conformación o dispersión, Expansión del parénquima), aunque muchas de las subcategorías corresponden a patrones concretos (por ejemplo Xilema en placas, Tallos lobulados y fragmentados) o tipos asociados a un taxón (Floema interxilemática tipo *Stilidium*, Cábium sucesivo tipo *Atriplex*). Cada una de estas subcategorías están definidas por el patrón geométrico de distribución de tejidos pero el autor consigna los procesos que los formaron.

Asimismo, la propuesta de Carlquist (1988) se destaca porque es la única que considera que estas categorías son procesos del desarrollo y que por lo tanto pueden superponerse en una especie. Sin embargo, las considera los tipos primarios y construye una subcategoría particular para los casos donde se presentan más dos o más de estos procesos en una misma especie: *Combinación de variantes cambiales*.

Como se señaló previamente, en esta tesis se optó por un doble criterio. Por un lado se consignan los procesos del desarrollo presentes en cada especie con independencia del patrón generado y por otro se cataloga el patrón según las diferentes clasificaciones propuestas (Tabla 3). De este modo, los resultados son comparables con estudios previos que utilizan diferentes clasificaciones. Asimismo, es de destacar que los procesos implicados en las variantes cambiales estudiadas en el presente capítulo son pocos (Parénquima disruptivo; Neocámbiumes; Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cambium; Cámbium sin iniciales radiales; Cámbium fascicular e interfascicular con diferente actividad) y, sin embargo, los patrones formados pueden ser muy diferentes (Tabla 3) según la posición y magnitud de dichos procesos.

Si bien en el presente capítulo se describen el desarrollo de numerosas variantes cambiales nuevas para las diferentes especies, es posible que en tallos aún más gruesos, las mismas especies presenten nuevas variantes como fue el caso en *Ephedra tweediana* (Cabanillas et al., 2014) y *Serjania meridionalis* (Borniego & Cabanillas, 2014). Ambas especies habían sido estudiadas previamente a partir de ejemplares de herbario, donde no presentaban variantes cambiales y a través del estudio de campo se hallaron ejemplares de gran diámetro que presentaban variantes cambiales.

Las características histológicas del parénquima disruptivo de una especie suelen ser muy similares a las de los radios dilatados del floema secundario no conductor: células parenquimáticas, de paredes delgadas con escasa o nula lignificación, con el mismo tipo de cristales, por lo general drusas y, en ocasiones, depósitos amorfos oscuros. Es notable que, por lo general, la proliferación del parénquima disruptivo se inicie en zonas próximas a los radios y en algunos casos en su mismo

seno. La proliferación de los radios floemáticos y del parénquima disruptivo en las especies estudiadas, se produce mayormente por la elongación de las células en el sentido de la dilatación y en menor medida por la división celular. En ambas las células en proliferación inducen una nueva identidad, la suya propia, en las células vecinas. En este sentido, es lícito suponer que ambos procesos comparten vías ontogenéticas, vías de señalización o genes homeóticos comunes.

Según Dobbins y Fisher (1986), la ontogenia normal de *Callaeum psillophyllum* implica un cambium lobulado, que delimita las cuñas del floema y los lóbulos del xilema (intercuñas). En respuesta a un trauma mecánico, esta especie desarrolla una extensa proliferación de parénquima, que los autores denominaron "callo". En el caso de trauma moderado, la proliferación de parénquima solo se observó en las cuñas del floema. Sin embargo, si el trauma era masivo, la proliferación de parénquima también involucraba al xilema. En ambos casos, la proliferación del parénquima promovió la separación de los tejidos vasculares, que se fragmentaron en islas inmersas en el nuevo parénquima disruptivo (Dobbins y Fisher 1986).

A diferencia de los resultados obtenidos aquí, Dobbins y Fisher (1986) no observaron proliferación de parénquima en la médula, que permaneció sin cambios. Aquí se documenta el mismo proceso como parte de la ontogenia regular de la especie. Dobbins y Fisher (1986) estudiaron tallos de *C. psillophyllum* en una etapa de cuñas de floema, que en el presente capítulo se muestra como una etapa temprana en el desarrollo de la variante cambial. Es posible que la herida infligida en los estudios de Dobbins y Fisher (1986) sobre individuos jóvenes haya disparado el inicio de una etapa posterior de desarrollo típica del género (Cabanillas et al., 2017).

Asimismo, el parénquima disruptivo de las especies estudiadas (*Dolichandra unguis-cati*, *Ipomoea cairica*, *Canavalia bonariensis*, *Callaeum psillophyllum*, *Stigmaphyllon bonariense* y *Cissus verticillata*) se inicia como un conjunto muy pequeño de células que ocupan un espacio entre dos grupos de células preexistentes. No está claro si el parénquima rellena un espacio que se formó antes, por ejemplo, por estrés mecánico asociado a las tensiones a las que están sometidos los tallos de trepadoras. O bien el espacio es formado por alguna forma de crecimiento intrusivo por parte del

parénquima que forma el espacio al tiempo que lo ocupa. Este último caso parece menos verosímil debido a que las paredes delgadas y festoneadas/onduladas de las primeras células del parénquima disruptivo no serían compatibles con la capacidad de ejercer la presión necesaria para separar grupos de fibras xilemáticas. Asimismo, el primer estado del parénquima disruptivo es muy similar al primer estado del proceso de reparación de un daño mecánico que produjo un espacio intercelular y un nuevo parénquima ocupa ese espacio (parénquima de relleno) en tallos de *Aristolochia macrophylla* Lam. y *A. rigens* Vahl. (Aristolochiaceae) (Busch et al., 2010) (comparar Fig. 9.3. A, B y C con Fig. 3 de Busch et al., 2010). Con independencia de su origen, se considera que, una vez iniciada, la proliferación de este parénquima separa a esos grupos de células, por lo general, segmentos de xilema y floema secundarios (Obaton, 1960; Carlquist, 1988). La explicación más verosímil según el estado del conocimiento actual es que la diferenciación y consiguiente proliferación del parénquima disruptivo es disparada por la formación de un pequeño espacio intercelular cerca del centro del tallo, asociado a los radios, donde las tensiones de crecimiento tienden a acumularse (Niklas, 1992; Speck & Rowe, 1994); y luego progresa a través de las zonas de debilidad, como los radios o el parénquima axial no lignificado.

Serán necesarios estudios fisiológicos y moleculares para establecer la naturaleza de la similitud entre los parénquimas de dilatación, disruptivo y de relleno.

### ***Variantes cambiales y mecanismos de ascenso***

Los mecanismos de ascenso están distribuidos de forma taxonómica, de modo tal que cada familia de plantas trepadoras presenta un mecanismo de ascenso especializado, por ejemplo, Sapindaceae con zarcillos derivados de la inflorescencia, o Cucurbitaceae con zarcillos foliares; con escasas excepciones, como Fabaceae (tallos volubles y zarcillos), Bignoniaceae (zarcillos foliares y raíces adventicias de fijación) o Solanaceae (tallos volubles y pecíolos prensiles) (Gentry, 1991). Una situación similar se registra con respecto a las variantes cambiales, donde algunas variantes son características de algunas familias, como los cilindros vasculares cordados de Sapindaceae, o las

cuñas de floema en Bignoniaceae; en tanto, otras variantes están presentes en muchas familias, como los tallos lobulados o los cámbiomes sucesivos (Carlquist, 1988). Lehnebach (2012) intentó establecer una correlación entre la distribución taxonómica de las variantes cambiales y los mecanismos de ascenso de una especie a partir de un caso de estudio en la Provincia de Yunnan, China. No obstante, sus resultados mostraron que, si bien tanto las variantes cambiales como los mecanismos de ascenso presentan un patrón de distribución taxonómico bien marcado, no había correlación entre ambos patrones. Un resultado similar encontró Hérial (1885) en las plantas de Europa, Schenk (1893) en las lianas de Brasil y Obaton (1960) en las trepadoras de Gabón.

En la Tabla 4 se comparan las distribuciones taxonómicas de los mecanismos de ascenso especializados y de las variantes cambiales. A fin de facilitar las comparaciones, las variantes cambiales fueron consignadas según la clasificación de Carlquist (1988), ya que permite diferenciar la mayoría de los patrones registrados al tiempo que hace referencia a los procesos del desarrollo responsables. En el presente capítulo se observa que las 10 plantas volubles presentaron 5 patrones anatómicos diferentes, en tanto que las 5 plantas con zarcillos enroscantes presentaron un patrón diferente cada una. En contrapartida, las variantes cambiales que se repitieron (tallos lobulados o porciones leñosas separadas por la proliferación de parénquima) representan las variantes más extendidas entre todas las familias (Tabla 4). Los resultados presentados en este capítulo apoyan los resultados de Lehnebach (2012).

### ***Variantes cambiales, ortósticas y control hormonal***

En las especies con variantes cambiales se registró una relación constante entre la posición de los procesos anatómicos atípicos o variantes (diferenciación de neocámbiomes, diferenciación de parénquima disruptivo, fragmentación de los tejidos vasculares, variación en la producción de tejidos a lo largo de los meristemas vasculares, reorganización de las variantes a la altura del nudo) y la posición de las hojas y ramas a lo largo del tallo. La distribución de las hojas y las ramas con sus respectivos ápices, principales productores de hormonas reguladoras de la actividad cambial,

condiciona el desarrollo y actividad de los meristemas vasculares. En este sentido, las especies con variantes cambiales mostraron una clara relación entre el desarrollo de las variantes y las ortósticas. En *Dolichandra unguis-cati* las cuñas de floema se alternan con la salida de las hojas. En tanto que en *Canavalia bonariensis* y las especies con cámbium lobulado (*Ephedra tweediana*, *Callaeum psillophyllum*, *Stigmaphyllon bonariense*, *Poikilacanthus glandulosus* y *Urvillea uniloba*) la cuña de floema se formó debajo de la salida de la hojas o de las ramas. En la zona del surco el cámbium presentó tasa reducidas de producción de xilema y donde, cuando presente, se inicia el desarrollo del parénquima disruptivo. Cuando presente en estas mismas especies, los neocámbiumes se forman a los lados y por debajo de las salidas de hojas y ramas. Un patrón similar se registró en *Serjania meridionalis*, donde los cilindros vasculares periféricos (neocámbiumes) se forman a los lados y por debajo de la salida de hojas y ramas, de modo que estos cilindros se anastomosan justo encima del nudo y se dividen en éste.

Por el contrario, en *Ipomoea cairica* los surcos no se forman por debajo de la salida de la hoja sino por encima. De este modo la mayor acumulación de parénquima disruptivo se produce justo por encima de las hojas, mientras los neocámbiumes se forman a los lados de las hojas.

En *Cissus verticillata* los surcos siguen las ortósticas, donde el parénquima disruptivo es más activo, pero son indiferentes a los nudos de modo que los lóbulos no se dividen ni anastomosan a la altura del nudo. En *C. striata* se observa el mismo patrón pero sin la formación de parénquima disruptivo.

En *Aristolochia triangularis* el surco se forma debajo de la hoja y allí mismo se genera un radio ancho, ya sea derivado del cámbium interfascicular o bien del cámbium fascicular. En tanto que *Clematis bonariensis* con una organización vascular similar no se observó ninguna relación entre el desarrollo de la variante cambial y la posición de las hojas.

Fisher y Ewers (1992) estudiaron la vascularización de los tallos de 15 especies de trepadoras con diferentes organizaciones anatómicas, desde cámbium “normal” hasta variantes cambiales complejas (como cámbiumes sucesivos, cuñas de floema o múltiples cilindros vasculares). Los



tejidos vasculares, incluso en los tallos más complejos, presenta interconexiones tridimensionales entre regiones del xilema que pueden parecer aisladas en sección transversal del entrenudo (Johnson & Truscott, 1956; Obaton, 1960; Fisher y Ewers, 1992), como los diferentes cilindros vasculares en *Serjania meridionalis* o las islas de xilema y floema en *Callaeum psilophyllum*. Si bien las conexiones estaban presentes en los entrenudos, son más comunes en los nudos donde muchas de las variantes cambiales estudiadas por Fisher y Ewers (1992) se reorganizan, por lo general, se anastomosan y vuelven a dividir los cilindros vasculares o los lóbulos. Resultados similares fueron obtenidos en aportes puntuales sobre *Serjania subdentata* (Johnson & Truscott, 1956) y *Paullinia pinnata* (Obaton, 1960) (Sapindaceae) y en este capítulo donde se observó el mismo patrón de reorganización de las variantes cambiales a la altura del nudo en consonancia con la posición de las hojas y ramas en las especies con variantes cambiales aquí estudiadas, a excepción de las especies de *Cissus*.

Las hojas son productoras de auxinas y otras hormonas que influyen profundamente en el desarrollo del cámbium. A la altura del nudo se producen diversas reorganizaciones de los tejidos caulinares a causa de la entrada de estas hormonas. Sin embargo, estas relaciones no son claras hasta la fecha y, por ejemplo, algunas variantes cambiales como los tallos lobulados presentan diferentes relaciones opuestas en diferentes especies. En tanto en *Ephedra tweediana* los lóbulos se forman separados debajo del nudo, en *Urvillea uniloba* los lóbulos se dividen bajo los nudos y en *Cissus verticillata* los lóbulos no se modifican a la altura del nudo. Así, es posible que un mismo patrón a la altura del entrenudo corresponda a varios procesos ontogenéticos diferentes. Asimismo, es necesario realizar estudios fisiológicos y moleculares complementarios a fin de esclarecer la naturaleza de esta relación.

Es necesario que los estudios del desarrollo de las variantes cambiales retomem el análisis de la estructura nodal ya que, en términos estrictos, el sistema vascular se organiza a partir del nudo donde la formación de la hoja promueve el desarrollo de los meristemas vasculares. Este tipo de esfuerzos se observa en los trabajos pioneros (Schenk, 1893; Philip Smith, 1925; Johnson &

Truscott, 1956; Obaton, 1960). El método de muestreo actual, que por lo general abarca pocos estados representados por cortos segmentos, y la estandarización de la descripción a la anatomía del entrenudo, así como la necesidad de mantener colecciones de tamaños moderados en los repositorios atenta contra el estudio de amplias series ontogenéticas y de los entrenudos.

El patrón de crecimiento de la variante típica del cámbium se produce bajo una compleja regulación genética, molecular y hormonal. Las variantes cambiales representan un alejamiento de ese patrón anatómico y, por lo tanto, de ese sistema de regulación (Spicer & Groover, 2010). En el presente capítulo se muestra la relación entre la geometría de una determinada variante cambial y las ortósticas. Es decir, la posición de las hojas influyen en el desarrollo de las variantes cambiales en tanto son productoras de hormonas que regulan la ontogenia del cámbium (Dobbins, 1981; Dobbins & Fisher, 1986).

Groover (2020) señala que las lianas son buenos modelos para entender el desarrollo de los tejidos vasculares. Las lianas, en especial aquellas donde especies cercanas presentan crecimiento “normal” y variantes cambiales, son buenas candidatas a ser organismos modelo para estudiar la acción de los diferentes disparadores, reguladores y mediadores de la diferenciación de tejidos vasculares. A continuación se desarrollan hipótesis sobre estos reguladores en las especies con variantes cambiales estudiadas en este capítulo.

La identidad vascular está fuertemente asociada al factor de transcripción MP/ARF5 (Monopteros/Auxin Response Factor 5), el cual juega un rol primordial en la traducción de la acumulación de auxina en una identidad procambial. Asimismo, se produce la expresión del gen homeótico ATHB8 que se asocia a la expresión polar de la proteína integral de membrana PIN1 (Pin Formed 1), el cual participa del transporte polar de auxinas. Esta etapa caracterizada por su bioquímica, llamada *preprocámbium*, marca el inicio del meristema vascular (Esau, 1993; Furuta et al., 2014; Jouannet et al., 2015). Es de esperar que estos mismos disparadores se encuentren en las células precursoras de los neocámbiumes (como *Callaeum psilophyllum* o *Stigmaphyllon bonariense*) y de los cámbiumes supernumerarios (como *Serjania meridionalis* o *Ipomoea cairica*).

La interacción entre citocinina y auxinas condiciona en buena medida el tipo celular en que se diferenciará cada célula del procámbium, por ejemplo, las auxinas producidas por los cotiledones se acumulan en las zonas del procámbium que se diferencian en xilema (Jouannet et al., 2015). Los factores de transcripción VND6 y VND7 (Vascular-related Nac Domain 6 y 7) se expresan en las células que se diferencian como elementos traqueales y si se sobre-expresan pueden dar lugar a la formación de elementos traqueales en posiciones atípicas (Furuta et al., 2014). Es posible que esa vía de señalización este sobreexpresado en la aparición de meristemas vasculares supernumerarios pero que a su vez estén inhibidos en el inicio de la actividad de los cámbiumes supernumerarios de *Ipomoea cairica*, ya que los primeros tejidos formados carecen de elementos conductores; o bien en los segmentos de las cuñas de floema de esta misma especie, donde el cámbium produce un tejido parenquimático centrípeto que, de no ser por la posición, no podría ser indentificado como parpenquima xilemático.

La actividad del cámbium está controlada por una compleja red de información capaz de autorregularse. Esta información, por lo general en forma de hormonas y factores de transcripción, incluye señales de los ápices, del entorno, de las otras células meristemáticas y de la posición de las células. La transmisión de señales morfogenéticas dentro del cámbium está fuertemente condicionada por la distribución y el estado de los plasmodesmos. Las iniciales axiales presentan campos de plasmodesmos de forma preferencial en las caras anticlinales, en tanto que las iniciales radiales los presentan en todas sus caras. De modo que el cámbium se comporta, en cuanto a la transmisión de información, como capas concéntricas de iniciales axiales conectadas entre sí por las iniciales radiales (Sevilem et al., 2013; Tilsner et al., 2016; Stankovic & Davies, 2018). Este comportamiento se evidencia en la influencia de la proximidad de los radios, que funcionaria como vía de transmisión de las señales de rediferenciación, en el inicio del parénquima disruptivo, por ejemplo en *Callaeum psilophyllum*, *Stigmaphyllon bonariense*, *Canavalia bonariensis* o *Cissus verticillata*.

La sensibilidad de las células a las señales morfogénicas juega un papel, al menos, igual de importante que las señales mismas. En este sentido, los procesos morfogénicos pueden ser disparados por el cambio de sensibilidad a ciertas señales antes que por la presencia o ausencia de las sustancias mismas que funcionan como señales (Trewavas, 1983; Lachaud et al., 1999; Smetana et al., 2019). Desde el punto de vista de la información, solo podemos considerar que una sustancia es una *señal* cuando la célula reacciona ante ellas, de lo contrario, no representa un estímulo para dicha célula. Si la célula no reacciona o no percibe una determinada sustancia no forma parte de su entorno, en tanto no interactúa con ella.

Las auxinas, entre ellas su forma más abundante el ácido indolacético, son consideradas las hormonas más importante en la regulación de la actividad cambial, en diferentes escalas. Las auxinas son responsables del mantenimiento de la identidad cambial, de su proliferación a través del factor de transcripción INOX4, de estimular las divisiones mitóticas y de la diferenciación del cámbium interfascicular. Además, actúan como promotores autónomos de los haces vasculares primarios y favorecen la diferenciación del xilema secundario y la proliferación de células iniciales fusiformes y de elementos traqueales y cribados en los radios (Wareing et al, 1964; Lev-Yadún & Aloni, 1995; Lachaud et al., 1999; Finet & Jaillais, 2012; Ragni & Greb, 2018). Las auxinas son uno de los principales candidatos a ser reguladores de variantes cambiales debido a que una variación en la recepción de auxinas puede condicionar por completo el patrón vascular (Dobbins, 1981; Lev-Yadún, 1994). En este sentido, las lianas serían un excelente modelo para el análisis de la acción de las auxinas en la regulación de los tejidos vasculares, en especial por la presencia de elementos perforados y cribados en los radios (Angyalossy et al., 2015).

La posición relativa de una célula respecto a las otras es un factor relevante en su diferenciación, incluso más que su origen meristemático. La información posicional es transmitida en forma de señales regulatorias a través de los plasmodesmos, en particular, las auxinas proveen información posicional dentro del cámbium de modo tal que condicionan cuál célula meristemática adquiere una nueva identidad, es decir, se diferencia, y cuánto dura la expansión de dicha célula.

Por ejemplo, las células cambiales donde se acumulan grandes cantidades de auxinas tienden a diferenciarse como elementos de vaso (Wareing et al, 1964; Mellerowicz et al., 2001; Sevilem et al., 2013; Stankovic & Davies, 2018). Cuanto mayor es la concentración de esta fitohormona, más abundantes serán los vasos y más rápida será su diferenciación de modo que alcanzaran menores diámetros finales (Aloni & Zimmermann, 1983). Las trepadoras presentan tallos muchos más delgados que los árboles con una superficie foliar equivalente. Esta alometría se vería reflejada en la acumulación local de grandes cantidades de auxinas ya que éstas serían distribuidas entre una menor cantidad de células iniciales cambiales. Esta acumulación anómalamente alta podría derivar en la formación de mayor cantidad de vasos que los árboles, así como en la gran cantidad de vasos en especial los de muy pequeño calibre, incluso del diámetro de fibras.

Sin embargo en el xilema de las trepadoras coexisten vasos de pequeño calibre en grandes cantidades y de gran calibre en poca cantidad (dimorfismo vascular). La presencia de vasos de gran calibre puede ser explicada en parte por el aumento los diámetros asociado a las grandes longitudes de sus tallos (Olson et al., 2014).

Las auxinas se forman mayormente en ápices y hojas jóvenes, y se propagan a través del cámbium, tanto de células madres como de iniciales, y en parte del floema, de forma rítmica, en oleadas sucesivas. El flujo de auxinas está polarizado en sentido basípeto, debido a la polarización de sus receptores de membrana (PIN). Presenta dos niveles de magnitud: flujo masivo (PATS), en sentido axial, y flujo conectivo (CATS), en sentido radial. El flujo masivo ejerce un control de largo alcance, en tanto que el flujo conectivo lo modula de forma local y coordina los flujos masivos de las diferentes yemas de un eje. El flujo masivo está influido por la estirogalactosa, la cual a su vez es el principal regulador de la ramificación (Lachaud et al., 1999; Finet & Jaillais, 2012). La sensibilidad de una célula a las auxinas depende de receptores de membrana específicos llamados *PIN*. Éstos tienen una distribución desigual que condiciona el modo en que las señales son transmitidas. Estos receptores de membrana participan activamente del transporte de auxinas a través de la membrana (Lachaud et al., 1999; Finet & Jaillais, 2012). Existen ocho tipos diferentes

de PIN, cada uno de los cuales tiene una distribución particular, por ejemplo PIN 1, 2 y 3 están presentes en parénquima xilemático y cámbium, en tanto que PIN 4, 5, 6 y 7 son ubícuos; y tiene un rol peculiar en el transporte, por ejemplo PIN3, 4 y 7 son *carriers* de auxinas en el flujo conectivo (para más detalle ver Krecek et al., 2009; Bennett et al., 2016; Ragni & Greb, 2018). En las trepadoras con gran desarrollo de parénquima disruptivo es probable que el flujo radial sea comparable al flujo masivo axial y que de allí se deriven distribuciones atípicas de auxinas que deriven en la producción de elementos traqueales en orientaciones radiales, como en *Ephedra tweediana* (Cabanillas et al., 2014) o *E. campylopoda* (Lev-Yadún & Aloni, 1993).

Los ejes buscadores representarían un compromiso diferente en la regulación del sistema vascular que merece ser estudiado aparte, ya que las hojas, productoras de auxinas, están poco desarrolladas, en tanto las auxinas formadas por los ápices en crecimiento activo ocuparían un lugar prominente.

Si bien las auxinas son los principales, y mejor conocidos, reguladores del cámbium, existen otras hormonas que juegan roles importantes. Las giberelinas promueven el flujo polar de auxinas masivo, el desarrollo de xilema secundario y, a nivel local, la elongación de las fibras. Los precursores de las giberelinas son producidos en el floema y son transportados al xilema. La sensibilidad de una célula a la giberelina depende del factor de transcripción BP (Lev-Yadun & Aloni, 1995; Lachaud et al., 1999; Ragni & Greb, 2018). Las trepadoras pueden presentar distribuciones atípicas de floema, como en los neocámbiumes periféricos de *Ipomoea cairica* o *Cissus verticillata*, o próximos al centro del tallo de *Callaeum psilophyllum*; o incluso las cuñas de floema de *Dollichandra unguis-cati* o *Urvillea uniloba*. Estas configuraciones se deberían reflejar en la producción y distribución de giberelinas, al menos de forma local.

Asimismo, es esperable que en las cuñas las fibras sean más largas de lo normal debido a la influencia de las giberelinas producidas por la gran cantidad de floema. Además, las giberelinas producidas por las cuñas de floema pueden afectar la organización de los tejidos vasculares debido a su acción sobre el flujo de auxinas. En este sentido, se justifica la propuesta de Pace y

colaboradores (2011, 2015) de considerar al xilema y floema de las intercuñas como los tejidos estándar para la especie y, por lo tanto, aquellos que se usen para las descripciones y las comparaciones taxonómicas. Este mismo criterio se aplica en esta tesis para todas las descripciones de las especies con cámbium lobulados o cuñas de floema.

El etileno, principal mediador en la respuesta de los tejidos vasculares ante el estrés mecánico y principal promotor de la formación de leño de reacción, también favorece la formación de iniciales radiales así como el flujo polar de auxinas conectivo, en tanto que inhibe el flujo masivo (Lev-Yadun & Aloni, 1995; Lachaud et al., 1999; Ragni & Greb, 2018). Es esperable que el etileno juegue un rol importante en la diferenciación de los tejidos vasculares en las plantas volubles donde el estrés mecánico es producido sobre un eje como consecuencia de su propio crecimiento en grosor y sigue un patrón espiral.

La diferenciación cámbium interfascicular se inicia en las células colindantes con el cámbium fascicular, donde las altas concentraciones de auxinas disparan la diferenciación del cámbium interfascicular, mediadas por los receptores de membrana PIN1 y 3, y prolifera hacia el centro del radio medular. En una primera instancia estos meristemas se organizan con los ejes mayores de sus células con orientación radial, de forma que producen radios xilemáticos secundarios. La fusión del cámbium fascicular e interfascicular da lugar al *cámbium vascular*, el cual se comporta como una unidad (Esau, 1993; Romberger et al., 1993; Jouannet et al., 2015; Ragni & Greb, 2018).

En *Poikilacanthus glandulosus* el cámbium interfascicular inicia su actividad con la producción de fibras y luego produce vasos, pero ni el cámbium fascicular ni el interfascicular producen células de orientación radial. Es esperable que en esta especie el etileno no alcance los umbrales necesarios para disparar el desarrollo de iniciales radiales, o bien que las células cambiales sean poco sensibles al etileno. A su vez, el etileno y las auxinas interactúan de forma compleja según los tejidos que afectan, ya que el etileno afecta el flujo polar y radial de auxinas, y

este inhibe el desarrollo del cámbium interfascicular y, de este modo, el desarrollo general de los tejidos vasculares se ve alterado.

En *Aristolochia triangularis* y *Clematis bonariensis* el cámbium interfascicular nunca genera elementos axiales, en cambio el cámbium fascicular genera elementos axiales al principio y luego también produce radios. El cámbium interfascicular nunca produce iniciales fusiformes pero el cámbium fascicular produce iniciales fusiformes y radiales. Esto puede deberse a que el cámbium interfascicular presenta una variación en su percepción a las señales morfogénicas que disparan el desarrollo del sistema axial. En *Clematis bonariensis* la posición de las ortósticas tienen poco efecto en la distribución de los radios muy anchos en los tallos adultos una vez que se forman como consecuencia de la distribución de los haces primarios. Es notable que en *Aristolochia triangularis* los radios anchos, derivados del cámbium intra e interfascicular, se forman siempre debajo de la salida de hojas y ramas, donde el flujo de auxinas es mayor. Las auxinas deberían promover el desarrollo de iniciales axiales, es decir, lo esperable sería que estos radios muy anchos se formaran de forma alternada con las ortósticas como sucede en *Dollichandra unguis-cati*.

Por su parte, los brasinoesteroides actúan como represores de la diferenciación del xilema. Las citocininas junto a las estirogalactosas son consideradas promotoras de la actividad cambial así como del crecimiento primario, si bien no se conoce de forma clara la red de interacciones entre ellas en el cámbium. Las citocininas a su vez, aumentan la sensibilidad de las células cambiales a las auxinas. El ácido abscísico es considerado un inhibidor de la actividad cambial ya que promueve la reducción de la tasa de divisiones periclinales (Lev-Yadun & Aloni, 1995; Lachaud et al., 1999; Ragni & Greb, 2018).

La regulación de la actividad de estos meristemas vasculares y la diferenciación de las células que de éstos derivan, se produce en diversos niveles superpuestos, donde todos los meristemas comparten ciertos reguladores pero cada uno presenta al menos uno que le es exclusivo (Romberger et al., 1993; Baucher et al., 2007; Sevilem et al., 2013; Stankovic & Davies, 2018).



Por tradición, la mayoría de los estudios botánicos se enfocan en los órganos aéreos. La raíz tiene sus propios sistemas de señalización pero comparte con el tallo la percepción de auxinas a través de PIN1 (Perrilli et al., 2012), y es esperable que el hipocótilo, que posee su propia identidad vascular, presente una situación similar. Estos estudios fueron realizados en plantas anuales, en plantas jóvenes o bien en especies arbóreas que tienen un único sistema radical. Las lianas presentan una relación mucho más compleja con las raíces ya que es muy común que desarrollen estolones o bien sus tallos aéreos devengan en estolones, que pueden retomar su comportamiento trepador si dan con un soporte. De este modo, las señales morfogenéticas que reciben estos ejes es aún más complejas y su modelización un desafío aún mayor.

Estas ideas son aplicables a las plantas fósiles ya que la acción de los disparadores morfogenéticos (hormonas, factores de transcripción, entre otros) es comparable a su acción en las plantas actuales. Estos disparadores dejan marcas anatómicas que se han evaluado con anterioridad en fósiles. Por ejemplo, la presencia de patrones espirales en los nudos de *Callixylon whiteanum*† Arnold (= *Archaeopteris*†) (Archeopteridaceae) es considerada prueba de que las primeras lignofitas presentaban flujo polar de auxinas (Rothwell & Lev-Yadún, 2005). Este mismo enfoque fue empleado por Bodnar y Coturel (2012) para plantear las posibles vías de regulación hormonal de las variantes cambiales en diferentes linajes de lignofitas, con especial foco en las pteridospermas. En ese mismo estudio, estas hipótesis se utilizaron a su vez para generar otras hipótesis sobre la evolución del desarrollo (EVO-DEVO) para las variantes cambiales de Coritospermales.

Los procesos ontogenéticos pueden ser disparados por disturbios en su entorno o bien por el sistema mismo, en cualquiera de sus niveles de organización (Ashby, 1961; Gatsuk et al., 1980; Lewontin, 2000; Oborny, 2003; Notov, 2005, 2011; Bennett et al., 2016). El estudio de la ontogenia en un organismo con la amplia variación en los tipos de ejes que presentan las trepadoras necesariamente debe incluir los diferentes niveles de organización modular, es decir, la historia de cada módulo, del conjunto de módulos formados por un mismo ápice (eje) y del conjunto de los ejes derivados un mismo embrión (organismo) (Notov, 2005, 2011). De lo anterior se desprende la

necesidad de realizar nuevos estudios que aúnen los análisis anatómico, fisiológico y molecular a lo largo de largas sucesiones de entrenados, y que no solo contemple la estructura del entrenado sino que tenga en cuenta la estructura nodal.

Por último, se consigna una clave dicotómica para la diferenciación de las 18 especies estudiadas, en base a caracteres anatómicos, con énfasis en los rasgos del síndrome vascular lianescente que tienen mayores probabilidades de incorporarse al registro fósil. Se omiten las variantes cambiales de la clave, debido a que su presencia y tipo depende de múltiples factores, en especial, la edad del eje.

1. Dimorfismo vascular marcado.
  2. Xilema secundario diferenciado en juvenil y adulto.
    3. Anillo o banda discontinua de tejidos mecánicos periféricos presente.
      4. Gran cantidad de traqueidas en especies heteroxiladas presente..... *Urvillea uniloba*
      - 4'. Gran cantidad de traqueidas en especies heteroxiladas ausente..... *Aristolochia triangularis*
    - 3'. Anillo o banda discontinua de tejidos mecánicos periféricos ausente.
      5. Radios anchos y/o agregados presentes..... *Anchietea pyrifolia*
      - 5'. Radios anchos y/o agregados ausentes..... *Muehlenbeckia sagittifolia*
  - 2'. Xilema secundario no diferenciado en juvenil y adulto.
    6. Anillo o banda discontinua de tejidos mecánicos periféricos presente.
      7. Parénquima radial de paredes delgadas presente.
        8. Gran cantidad de elementos de vaso de pequeño calibre presente. .... *Clematis bonariensis*
        - 8'. Gran cantidad de elementos de vaso de pequeño calibre ausente. .... *Aristolochia triangularis*
      - 7'. Parénquima radial de paredes delgadas ausente. .... *Serjania meridionalis*
    - 6'. Anillo o banda discontinua de tejidos mecánicos periféricos ausente.
      9. Radios anchos y/o agregados presentes.
        10. Gran cantidad de elementos de vaso de pequeño calibre presente. .... *Canavalia bonariensis*
        - 10'. Gran cantidad de elementos de vaso de pequeño calibre ausente.
          11. Redundancia de tejidos de conducción por múltiples ciclos de tejidos vasculares..... *Ipomoea cairica*
          - 11'. Redundancia de tejidos de conducción debido a la acción del parénquima disruptivo  
..... *Cissus verticillata*
      - 9'. Radios anchos y/o agregados ausentes
        12. Gran cantidad de elementos de vaso de pequeño calibre presente.
          13. Tallo de más de 1 cm diam. de sección circular..... *Stigmaphyllon bonariense*
          - 13'. Tallo de más de 1 cm diam. lobulado..... *Callaeum psilophyllum*
        - 12'. Gran cantidad de elementos de vaso de pequeño calibre ausente.
          14. Redundancia de tejidos de conducción presente, debido a la acción del parénquima disruptivo  
..... *Dolichandra unguis-cati*
          - 14'. Redundancia de tejidos de conducción ausente ..... *Poikilacanthus glandulosus*
  - 1'. Dimorfismo vascular ausente, poco marcado o enmascarado por la porosidad circular.
    15. Parénquima radial de paredes delgadas presente
      16. Tallo de más de 1 cm diam. de sección circular..... *Araujia hortorum*
      - 16'. Tallo de más de 1 cm diam. lobulado/aplanado ..... *Cissus striata*
    - 15'. Parénquima radial de paredes delgadas ausente
      17. Tallo de más de 1 cm diam. de sección circular.
        18. Anillo o banda discontinua de tejidos mecánicos periféricos presente. .... *Ipomoea indica*
        - 18'. Anillo o banda discontinua de tejidos mecánicos periféricos ausente. .... *Passiflora caerulea*
      - 17'. Tallo de más de 1 cm diam. lobulado..... *Ephedra tweediana*

Especie	Familia	diámetro	mecanismos de ascenso especializados	mecanismos de ascenso no especializados
<i>Ephedra tweediana</i>	Ephedraceae	50	entramado caulinar	extremos de los vástagos en forma de gancho
<i>Poikilacanthus glandulosus</i>	Acanthaceae	25	vástagos (sub)volubles	
<i>Araujia hortorum</i>	Apocynaceae	17	vástagos volubles	entrenudos con pelos retrorsos, hojas opuestas, base foliar cordada
<i>Aristolochia triangularis</i>	Aristolochiaceae	21	vástagos volubles	corteza rugosa, base foliar cordada
<i>Dolichandra unguis-cati</i>	Bignoniaceae	61	zarcillos uncinados, raíces de fijación	corteza rugosa
<i>Ipomoea indica</i>	Convolvulaceae	15	vástagos volubles	base foliar cordada
<i>Ipomoea cairica</i>	Convolvulaceae	26	vástagos volubles	corteza rugosa, verrugas en el tallo
<i>Canavalia bonariensis</i>	Fabaceae	64	vástagos volubles	corteza rugosa
<i>Callaeum psylophyllum</i>	Malpighiaceae	62	vástagos volubles	nudos engrosados, hojas opuestas (no siempre), corteza rugosa
<i>Stigmaphyllon bonariense</i>	Malpighiaceae	59	vástagos volubles	nudos engrosados, hojas opuestas (no siempre), base foliar cordada, corteza rugosa
<i>Passiflora caerulea</i>	Passifloraceae	15	zarcillos enroscantes	
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Polygonaceae	30	vástagos volubles	nudos engrosados
<i>Clematis bonariensis</i>	Ranunculaceae	44	pecíolos prensiles	nudos engrosados, hojas opuestas (no siempre), base foliar cordada
<i>Serjania meridionalis</i>	Sapindaceae	80	zarcillos enroscantes	nudos engrosados
<i>Urvillea uniloba</i>	Sapindaceae	45	zarcillos enroscantes	nudos engrosados
<i>Anchietea pyrifolia</i>	Violaceae	18	vástagos volubles	
<i>Cissus striata</i>	Vitaceae	37	zarcillos enroscantes	
<i>Cissus verticillata</i>	Vitaceae	33	zarcillos enroscantes	base foliar cordada

**Tabla 1.** Especies estudiadas, familia (en orden alfabético), diámetros máximos de tallos estudiados y mecanismos de ascenso observados

**(Página siguiente) Tabla 2.** Incidencia del síndrome vascular lianescente en las especies estudiadas.



*(Página siguiente)* **Tabla 3.** Procesos ontogenéticos y las categorías asignadas en diferentes calificaciones de variantes cambiales en las especies estudiadas.

Especie	Procesos ontogenéticos	Crüger, 1850, 1851	Schenk, 1893	Solereder, 1908	Shirley & Lambert, 1918	Obaton, 1960	Metcalf, 1983	Carlquist, 1988	Carlquist 1991	Caballe, 1993	Bamber & Ter Welle, 1994	Angyalossy et al. 2015
<i>Ephedra tweediana</i>	Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium	Mehrkantigem Stämme ohne Trennung des Holzes in radialer Richtung	2 Gruppe, Gerippte oder gefurchte Stämme	Unequal thickening of the xylem mass	<i>No considerado</i>	Tige lobée	Furrowed stem	Stem lobed but not fragmented	Stem lobed in transection	Lobed xylem cylinder	<i>No considerado</i>	Stem with irregular conformation
<i>Poikilacanthus glandulosus</i>	Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium	Mehrkantigem Stämme ohne Trennung des Holzes in radialer Richtung	2 Gruppe, Gerippte oder gefurchte Stämme	Unequal thickening of the xylem mass	<i>No considerado</i>	Tige lobée	Furrowed stem	Stem lobed but not fragmented	Stem lobed in transection	Lobed xylem cylinder	<i>No considerado</i>	Stem with irregular conformation
	Cámbium sin iniciales radiales	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>
<i>Araujia hortorum</i>	Cámbium típico	<i>Ausente</i>	1 Gruppe	<i>Ausente</i>	Normales	<i>Ausente</i>	<i>Ausente</i>	"normal" cambium	"normal" cambium	<i>Ausente</i>	<i>Ausente</i>	<i>Ausente</i>
<i>Aristolochia triangularis</i>	Cámbium fascicular e interfascicular con diferente actividad	<i>No considerado</i>	6 Gruppe, Aristolochia-Typus	<i>No considerado</i>	Astroxylon	<i>No considerado</i>	<i>No considerado</i>	Xylem in plates	Xylem in plates	Xylem cylinder in rays	Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays	Axial vascular elements in segments
<i>Dolichandra unguis-cati</i>	Variación de las tasas de producción de tejidos en secciones discretas del cámbium; Parénquima disruptivo	Bignoniaceen stämme	4 Gruppe, Bignonia-Typus + 14 Gruppe, Tetrapteris-Typus	Cleavage of the xylem-mass	Chiastoxylon	Tige a bois dispersé	Furrowed xylem + Fissured xylem	Stem with xylem furrowed + Wood portions dispersed or separated by divisions in parenchyma and parenchyma expansion	Stems with xylem furrowed + Wood parts ('fibrous' woody parts) dispersed by parenchyma proliferation	Xylem cylinder in quarters, duplicated	<i>No considerado</i>	Phloem wedges + Xylem dispersed by parenchyma divisions
<i>Ipomoea indica</i>	Cámbium típico	<i>Ausente</i>	1 Gruppe	<i>Ausente</i>	Normales	<i>Ausente</i>	<i>Ausente</i>	"normal" cambium	"normal" cambium	<i>Ausente</i>	<i>Ausente</i>	<i>Ausente</i>
<i>Ipomoea cairica</i>	Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Parénquima disruptivo; Neocámbiumes	Stämme wo die Holzparthieen in radialer Richtung von einander sich trennen	11 Gruppe, Menispermaceae-typus	Medullary vascular bundles/Intraxylary phloem + Successive development of secondary groups of wood and bast	Endophloia + Exocycla	Tiges á anneaux concentriques	Bicollateral bundles/Intraxylary (internal) phloem + xylem and phloem concentrically alternating	Centrifugal successive cambia: Atriplex-type	Successive cambia (centrifugal)	Xylem cylinder in rays and rings	<i>Solo de forma parcial: Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays</i>	Successive cambia + Xylem dispersed by parenchyma divisions
<i>Canavalia bonariensis</i>	Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Parénquima disruptivo; Neocámbiumes	Stämme wo die Holzparthieen in radialer Richtung von einander sich trennen.	14 Gruppe, Tetrapteris-Typus	Cleavage of the xylem-mass	<i>No considerado</i>	Tige a bois dispersé	Fissured xylem	Wood portions dispersed or separated by divisions in parenchyma and parenchyma expansion	Wood parts ('fibrous' woody parts) dispersed by parenchyma proliferation	Xylem cylinder in lobes	Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays	Xylem dispersed by parenchyma divisions



Especie	Procesos ontogenéticos	Crüger, 1850, 1851	Schenk, 1893	Solereder, 1908	Shirley & Lambert, 1918	Obaton, 1960	Metcalf, 1983	Carlquist, 1988	Carlquist 1991	Caballe, 1993	Bamber & Ter Welle, 1994	Angyalossy et al. 2015
<i>Cissus striata</i>	Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium	Bandförmigem Stämme ohne Trennung des Holzes in radialer Richtung	2 Gruppe, Gerippte oder gefurchte Stämme	Unequal thickening of the xylem mass	No considerado	Tige aplatie	Flattened stem	Stem flattened in transection	Stem makedly flattened in transection	Sinuate-plane xylem cylinder	No considerado	Stem with irregular conformation
<i>Cissus verticillata</i>	Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Parénquima disruptivo	Bandförmigem Stämme ohne Trennung des Holzes in radialer Richtung	2 Gruppe, Gerippte oder gefurchte Stämme + 15 Gruppe, Stigmaphyllon-Typus	Unequal thickening of the xylem mass + -solo de forma parcial- Cleavage of the xylem-mass	No considerado	Tige a bois déchiré	Flattened stem	Stem flattened but not fragmented + - solo de forma parcial- Wood portions dispersed or separated by divisions in parenchyma and parenchyma expansion	Stem makedly flattened in transection + -solo de forma parcial- Wood parts ('fibrous' woody parts) dispersed by parenchyma proliferation	Sinuate-plane xylem cylinder	Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays	Stem with irregular conformation + - solo de forma parcial- Xylem dispersed by parenchyma divisions

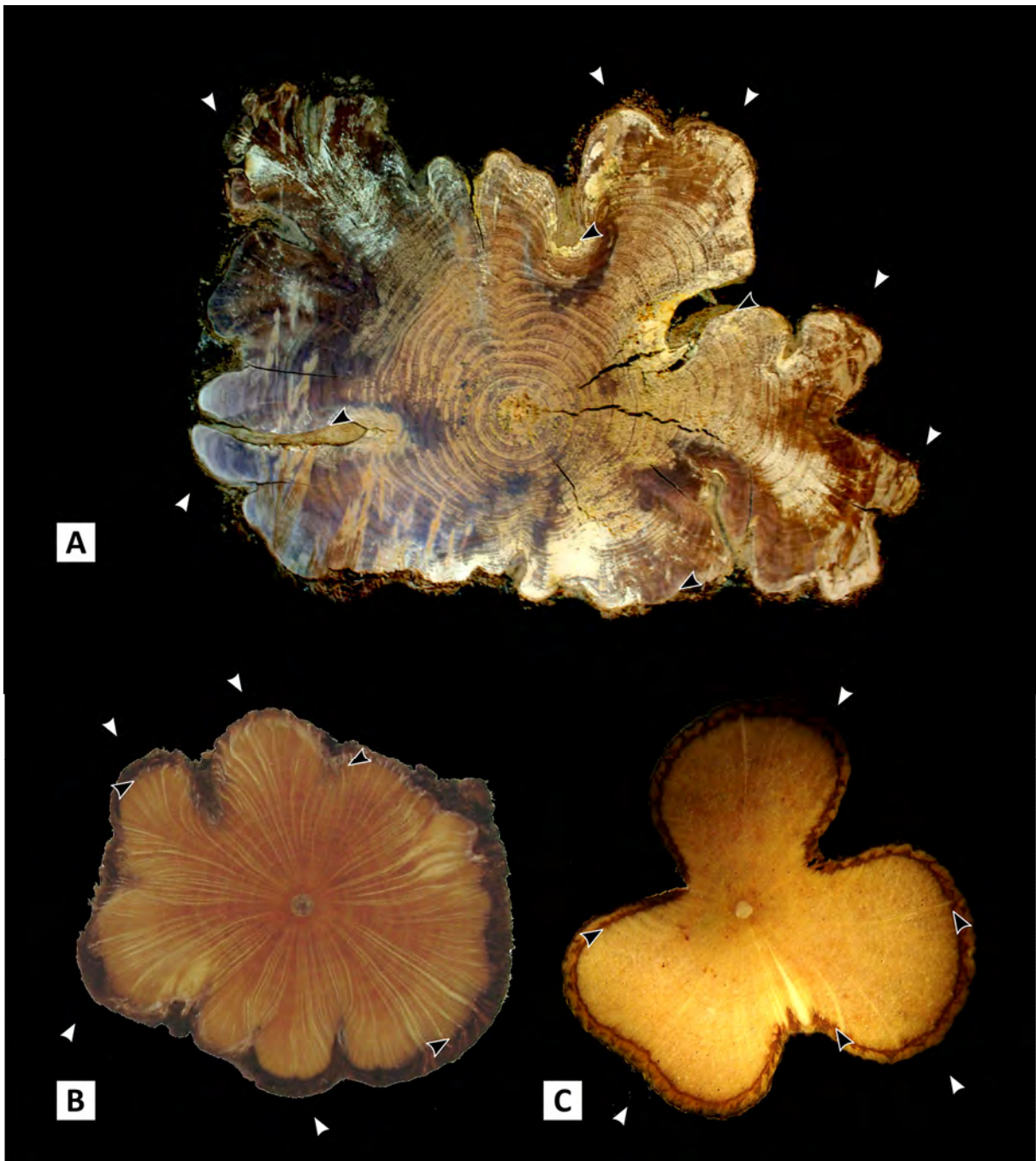
Especie	Procesos ontogenéticos	Crüger, 1850, 1851	Schenk, 1893	Solereder, 1908	Shirley & Lambert, 1918	Obaton, 1960	Metcalf, 1983	Carlquist, 1988	Carlquist 1991	Caballe, 1993	Bamber & Ter Welle, 1994	Angyalossy et al. 2015
<b>Callaeum psylophyllum</b>	Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Parénquima disruptivo; Neocámbiumes	Stämme wo die Holzparthien in radialer Richtung von einander sich trennen	14 Gruppe, Tetrapteris-Typus	Cleavage of the xylem-mass	No considerado	Tige a bois dispersé	Fissured xylem	Stem lobed but not fragmented + Wood portions dispersed or separated by divisions in parenchyma and parenchyma expansion	Stem lobed in transection + Wood parts ('fibrous' woody parts) dispersed by parenchyma proliferation	Xylem cylinder in lobes / Xylem cylinder in blocks	Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) forms isolated pockets in the axial tissue + Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays	Xylem dispersed by parenchyma divisions
<b>Stigmaphyllon bonariense</b>	Parénquima disruptivo; Neocámbiumes	Stämme wo die Holzparthien in radialer Richtung von einander sich trennen	14 Gruppe, Tetrapteris-Typus / 15 Gruppe, Stigmaphyllon-Typus	Cleavage of the xylem-mass	No considerado	Tige a bois dispersé	Fissured xylem	Wood portions dispersed or separated by divisions in parenchyma and parenchyma expansion	Wood parts ('fibrous' woody parts) dispersed by parenchyma proliferation	Xylem cylinder in lobes / Xylem cylinder in blocks	Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) forms isolated pockets in the axial tissue + Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays	Xylem dispersed by parenchyma divisions
<b>Passiflora caerulea</b>	Cámbium típico	Ausente	1 Gruppe	Ausente	Normales	Ausente	Ausente	"normal" cambium	"normal" cambium	Ausente	Ausente	Ausente
<b>Muehlenbeckia sagittifolia</b>	Cámbium típico	Ausente	1 Gruppe	Ausente	Normales	Ausente	Ausente	"normal" cambium	"normal" cambium	Ausente	Ausente	Ausente
<b>Clematis bonariensis</b>	Cámbium fascicular e interfascicular con diferente actividad	No considerado	6 Gruppe, Aristolochia-Typus	No considerado	Astroxylon	No considerado	No considerado	Xylem in plates	Xylem in plates	Xylem cylinder in rays	Anomalous tissue (undifferentiated parenchyma) in rays	Axial vascular elements in segments
<b>Serjania meridionalis</b>	Neocámbiumes	Stämme wo die Holzparthien in radialer Richtung von einander sich trennen	16 Gruppe, Typus des zusammengesetzten Holzkörpers	Compound xylem-mass	Polycycla	Tige a faisceaux périphérique	Corded xylem mass	Compound secondary xylem	Compound secondary xylem	Xylem cylinder entire and single in transverse section duplicated	No considerado	External secondary cylinders
<b>Urvillea uniloba</b>	Variación de las tasas de producción de tejidos a lo largo del cámbium (Cámbium lobulado); Escisión del tallo	Mehrkantigem Stamme ohne Trennung des Holzes in radialer Richtung	2 Gruppe, Gerippte oder gefurchte Stämme	Unequal thickening of the xylem mass	No considerado	Tige lobée	Furrowed stem	Stem lobed and fragmented	Stem lobed in transection	Lobed xylem cylinder	No considerado	Stem with irregular conformation
<b>Anchieta pyrifolia</b>	Cámbium típico	Ausente	5 Gruppe, Holzkörper normal sich verdickend und von gewöhnlicher Beschaffenheit, bis auf die Markstrahlen, die zum Theil grössere Breite und Länge erreichen	Ausente	Normales	Ausente	Ausente	"normal" cambium	"normal" cambium	Ausente	Ausente	Ausente



Especie	Familia	mecanismos de ascenso especializados	Variante cambial (sensu Carlquist, 1988)
<i>Ephedra tweediana</i>	Ephedraceae	entramado caulinar	Tallo lobulado pero no fragmentado
<i>Poikilacanthus glandulosus</i>	Acanthaceae	vástagos (sub)volubles	Tallo lobulado pero no fragmentado
<i>Araujia hortorum</i>	Apocynaceae	vástagos volubles	Cámbium "normal"
<i>Aristolochia triangularis</i>	Aristolochiaceae	vástagos volubles	Xilema en placas
<i>Dolichandra unguis-cati</i>	Bignoniaceae	zarcillos uncinados, raíces de fijación	Tallo con xilema surcado + Porciones leñosas dispersas o separadas por divisiones y expansión del parénquima
<i>Ipomoea indica</i>	Convolvulaceae	vástagos volubles	Cámbium "normal"
<i>Ipomoea cairica</i>	Convolvulaceae	vástagos volubles	Cámbiums sucesivos centrífugos: tipo-Atriplex
<i>Canavalia bonariensis</i>	Fabaceae	vástagos volubles	Porciones leñosas dispersas o separadas por divisiones del parénquima y expansión del parénquima
<i>Callaeum psylophyllum</i>	Malpighiaceae	vástagos volubles	Tallo lobulado pero no fragmentado + Porciones leñosas dispersas o separadas por divisiones y expansión del parénquima
<i>Stigmaphyllon bonariense</i>	Malpighiaceae	vástagos volubles	Porciones leñosas dispersas o separadas por divisiones y expansión del parénquima
<i>Passiflora caerulea</i>	Passifloraceae	zarcillos enroscantes	Cámbium "normal"
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Polygonaceae	vástagos volubles	Cámbium "normal"
<i>Clematis bonariensis</i>	Ranunculaceae	peciolos prensiles	Xilema en placas
<i>Serjania meridionalis</i>	Sapindaceae	zarcillos enroscantes	Xilema secundario compuesto
<i>Urvillea uniloba</i>	Sapindaceae	zarcillos enroscantes	Tallo lobulado y fragmentado
<i>Anchietea pyrifolia</i>	Violaceae	vástagos volubles	Cámbium "normal"
<i>Cissus striata</i>	Vitaceae	zarcillos enroscantes	Tallo aplanado en corte transversal
<i>Cissus verticillata</i>	Vitaceae	zarcillos enroscantes	Tallo aplanado en corte transversal + - solo de forma parcial- Porciones leñosas dispersas o separadas por divisiones y expansión del parénquima

**Tabla 4.** Distribución taxonómica de las variantes cambiales y mecanismos de ascenso especializados.





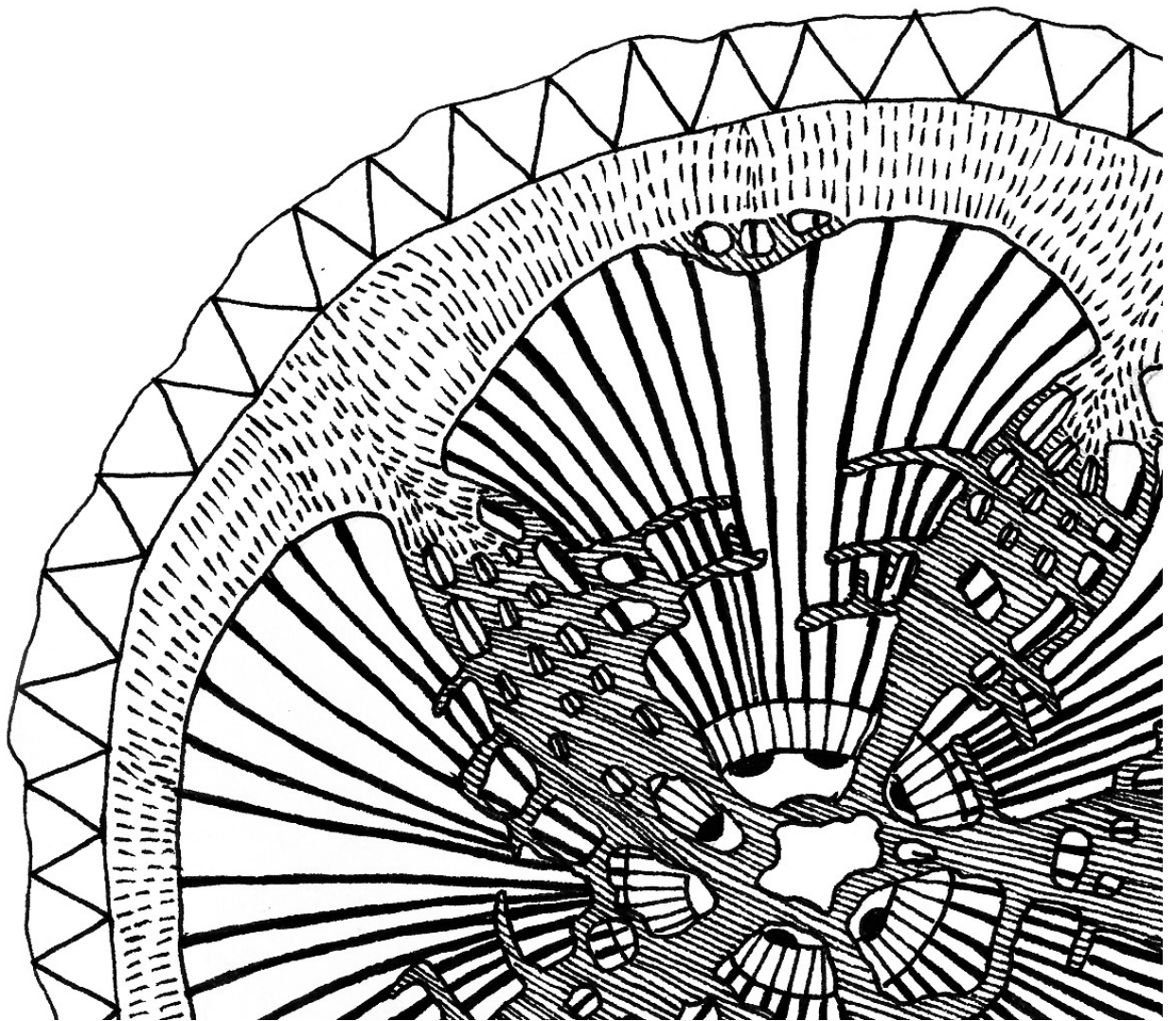
**Fig. 19.** Cámbium con diferentes tasas de producción de xilema (puntas de flecha negras) que produce un contorno con lóbulos (puntas de flecha blancas) en el tallo. Este patrón no es considerado en plantas erectas como *Callistemon citrinus* (A) en tanto que sí lo es en plantas trepadoras, como *Ephedra tweediana* (B) o *Urvillea uniloba* (C). A: Tallo de 37 cm de diam. B: Tallo de 5 cm de diam. C: Tallo de 2,2 cm de diam.



## 6- MÉTODO DE REPRESENTACIÓN PARA LA INTERPRETACIÓN ONTOGENÉTICA DE TALLOS CON VARIANTES CAMBIALES

*Miremos hacia las cosas y manifestaciones de este mundo. Todo es aparentemente superficial y amorfo. La superficie oculta todo. Penetremos luego más profundamente: elementos aislados, líneas y relaciones causales pasan a primer plano y aumentan la diversidad, pero también el orden de los fenómenos*

Wolfgang Wieser (Organismos, estructuras y máquinas, 1959)





**El contenido de este capítulo fue publicado como: Cabanillas P. A. 2016. Nuevo método para la interpretación ontogénica de tallos con variantes cambiales. *Lilloa* 53 (2): 173–185.**

**Se presenta aquí una versión revisada, actualizada y ajustada al marco teórico de la presente Tesis.**

## INTRODUCCIÓN

El desarrollo de tejidos vasculares secundarios ha sido registrado en tres grandes linajes de plantas vasculares: lycopodiópsidas arborescentes, esfenópsidas y lignófitas. Entre las lignófitas, las monocotiledóneas y algunos grupos de dicotiledóneas han perdido, en términos evolutivos, la capacidad de generar tejidos secundarios. Sin embargo, ésta se ha desarrollado de forma secundaria, en doce grupos repartidos entre monocotiledóneas (Asparagales), Magnolideas (Piperales) y Eudicotiledóneas (Ranunculales, Malpighiales, Cucurbitales, Brassicales, Caryophyllales, Ericales, Gentianales, Solanales, Lamiales, Asterales) (Spicer & Groover, 2010). El meristema responsable de la producción de tejidos vasculares secundarios sea cual sea su origen es denominado *cámbium vascular* y, por lo tanto, designa estructuras no homólogas. Por regla general, se desarrolla un único cámbium continuo, de contorno circular, que genera tejidos vasculares ordenados en series radiales y organizados en un sistema axial y uno radial. El cámbium puede producir tejidos sólo en la cara interna (unifacial) en lycopodiópsidas y esfenópsidas, o bien tanto en la cara interna como en la externa (bifacial) en lignofitas y esfenofitas (Carlquist, 1988; Artabe & Zamuner, 1991; Romberger et al., 1993; De Felice et al., 2019).

Muchas especies de lignofitas presentan patrones anatómicos muy complejos que se alejan del modelo típico, denominados *variantes cambiales*, como cámbiumes sucesivos, xilema fisurado, cuñas de floema, múltiples cilindros vasculares, entre otros. Una misma variante cambial puede desarrollarse a través de diferentes secuencias ontogenéticas, que pueden diferir tanto en los procesos como la magnitud y el arreglo temporal. A su vez, los mismos procesos pueden generar diferentes patrones según el orden temporal y la magnitud con que se manifiesten (Metcalf & Chalk, 1983; Carlquist, 1988; Angyalossy et al., 2012). La interpretación de los procesos ontogenéticos asociados a la formación de una variante cambial puede ser un trabajo arduo y complicado.

Los geólogos se enfrentan a un problema similar al momento de interpretar la historia de cuerpos complejos de roca. No obstante, la estratigrafía cuenta con una metodología explícita para

esta clase de problemas, que consiste en: (1) relevar las relaciones geométricas de los cuerpos de roca (*levantamiento geológico*); (2) ordenar los diferentes eventos geológicos que los originaron en una secuencia histórica (*cronología relativa*), mediante la aplicación sistemática de una serie de principios; y, por último, (3) construir un gráfico idealizado de la historia de los cuerpos de roca (*columna estratigráfica*) (IUGS, 1994) (Fig. 1, estratigrafía). Por el contrario, las hipótesis sobre el desarrollo de una estructura vegetal anatómicamente compleja, como las variantes cambiales, se construyen sin ningún método explícito y depende en buena medida de los sesgos interpretativos del investigador, lo cual conlleva el riesgo implícito de una interpretación sesgada (Behrensmeier et al., 2000).

El objetivo de este capítulo es proponer un método objetivo para generar hipótesis sobre la ontogenia de tallos con variantes cambiales, inspirado en la metodología estratigráfica. En primer lugar se revisa y resume la acción de los principales procesos que configuran la estructura del tallo. A partir de estos se formulan los *Principios anatómicos de interpretación histórica*, que deben ser lo suficientemente generales para ser aplicados a los diferentes grupos taxonómicos actuales y extintos y deben permitir extraer una o más hipótesis sobre cómo fue el desarrollo de un patrón anatómico a partir de su análisis geométrico. A continuación, se consigna de forma sucinta la metodología para la interpretación histórica de cuerpos de roca para usarla como base de la analogía a partir de la cual se propone una metodología de interpretación histórica de estructuras vegetales (Fig. 1).

## **PROCESOS QUE MODELAN EL TALLO**

Como ya se discutió en el marco teórico (ver Capítulo 2), los seres vivos son entidades históricas ya que cada uno de sus estados está condicionado, aunque no determinado, por sus estados previos. El estado de un ser vivo está definido por sus partes y las relaciones entre ellas. Cada una de estas partes es producida o modificada en un momento y entorno dados, que no determinan los cambios aunque pueden ser sus disparadores. A su vez, el entorno no es una entidad

independiente del ser vivo, por el contrario, es definido por la actividad del organismo en el ambiente físico. En este sentido, el cuerpo de un organismo conserva, al menos en parte, información sobre los sucesivos estados por los que pasó el organismo. De este modo, el análisis morfo-anatómico de un organismo permite acceder a información sobre su historia de vida.

Las plantas actuales pueden ser estudiadas de muy diversos modos y, en consonancia, la información disponible es abundante y diversa. Por el contrario, el registro fósil representa solo una parte diminuta de la información paleobiológica. Los fósiles vegetales conservan de forma prioritaria información morfo-anatómica, en tanto que la mayor parte de la información fisiológica y ontogenética debe ser inferida a partir de la morfología y anatomía (Behrensmeyer et al., 2000).

Para que la información morfo-anatómica biológica (actual) sea comparable a la información paleobiológica es necesario que los procesos morfogenéticos implicados en su producción sean a su vez comparables.

La diferenciación de un sistema vascular precedió en la evolución a la diferenciación organológica de las plantas terrestres (Ragni & Greb, 2018). Los primeros tejidos vasculares secundarios datan de *circa* 407 MA, del Devónico Temprano de Francia (*Armoricaphyton chateaupannense*† Strullu-Derrien, Euphyllorphytina *incertae sedis*) y se considera que su función exclusiva fue el transporte de sustancias. Sin embargo, estos fósiles no conservan información sobre la presencia o ausencia de floema secundario y por lo tanto no es posible asumir que este meristema sea homólogo al cámbium vascular de las lignofitas (Strullu-Derrien et al., 2014). Varias otras eufilofitas basales del Devónico Temprano, solo algunos millones de años más jóvenes que *A. chateaupannense*†, tampoco presentan restos de floema secundario. Este hecho puede responder a dos situaciones, por un lado pudo haber un cámbium bifacial pero no se preservó el floema (como se considera en el caso de *Franhueberia gerriennei*† Hoffman et Tomescu -Hoffman & Tomescu, 2013), o bien el cámbium era unifacial (como en *Perplexa praestigiis*† Pfeiler et Tomescu -Pfeiler, 2020). En el Devónico tardío ya existen registros de un cámbium vascular propiamente dicho en *Callixylon*† (Archeopteridaceae, Lygnophyta). Este meristema probablemente sea homólogo al

cámbium actual ya que todas las eufilofitas comparten la misma red de señalización en la diferenciación de los tejidos vasculares y los genes asociados a la síntesis de la pared y al desarrollo de los meristemas igualmente sobre-representados, incluso entre las monocotiledóneas que desarrollan meristemas vasculares *de novo* (Baucher et al., 2007; Ragni & Greb, 2018).

El flujo polar de auxinas, uno de los principales factores hormonales que condicionan la anatomía del tallo, en las lignofitas actuales produce un patrón anatómico característico en el cual los elementos vasculares se ordenan en espiral (Finet & Jaillais, 2012). La presencia de patrones espirales en los nudos de *Callixylon whiteanum*† Arnold (= *Archaeopteris*†) (Archeopteridaceae) es considerada prueba de que las primeras lignofitas presentaban flujo polar de auxinas (Rothwell & Lev-Yadún, 2005).

De lo anterior puede derivarse que los procesos ontogenéticos actuales y pasados son comparables y que, por lo tanto, la anatomía caulinar en las lignofitas actuales y extintas fue y es construida mediante procesos ontogenéticos comparables. En este sentido, el actualismo es un marco de referencia válido para este tipo de estudios (Gould, 1965; Niklas, 1992).

Las plantas son organismos modulares y de crecimiento abierto cuyas etapas ontogenéticas se producen en secuencias no preestablecidas (Gatsuk et al., 1980; Oborny, 2003; Notov, 2005, 2011). Esto es particularmente notorio en las plantas trepadoras, cuyos vástagos pueden crecer de modo erecto, epiclino, rastrero o incluso descendente, según la calidad y distribución de la luz y las estructuras circundantes, entre otros factores. Las trepadoras pueden presentar estas etapas de modo sucesivo, simultáneo o también reiterativo a lo largo de su ontogenia (Ver Fig. 3 y 5 del Capítulo 2) (Cremers, 1974; Isnard & Silk, 2009; Cabanillas & Hurrell, 2012).

La producción o modificación de la estructura caulinar de una planta vascular (lignofita) puede ocurrir por diversos procesos: división celular, diferenciación, aumento de tamaño y colapso.

### ***División celular***

La división mitótica aporta nuevas células a una estructura, aunque por sí sola no modifica

su geometría. Las divisiones pueden producirse asociadas o no a un meristema.

***División celular asociada a meristemas.*** Un *meristema* es un tejido especializado en la síntesis protoplasmática y la formación de nuevas células por división (Esau, 1993). Los meristemas están compuestos por células iniciales, que mantienen su identidad y dan origen a nuevas células iniciales, y por células derivadas que se diferencian en otros tipos celulares. Las células iniciales y derivadas son iguales en su morfología pero las diferencias de posición especifican en gran medida su desarrollo posterior (Evert, 2006).

El patrón de división en un meristema puede producirse en sentido anticlinal de modo que produce patrones de células orientadas de forma concéntrica (crecimiento superficial); en sentido periclinal de modo tal que produce un patrón de series radiales (crecimiento en grosor); o bien, en varias direcciones a la vez, lo cual produce un patrón al azar (crecimiento en volumen o masivo) (Evert, 2006). Por lo general, los tejidos secundarios están organizados en series radiales y en el caso de los tejidos vasculares presentan un sistema radial y uno axial, si bien algunas especies solo presentan sistema axial (Metcalfé & Chalk, 1983; Carlquist, 1988; Evert, 2006).

Si bien los meristemas laterales vasculares y/o corticales son los principales implicados en el crecimiento en grosor en las plantas vasculares, los meristemas primarios también pueden aportar cantidades importantes de tejidos (Metcalfé & Chalk, 1983; Carlquist, 1988; Evert, 2006). Los meristemas que producen exclusivamente tejidos vasculares primarios pueden originarse de modo directo de los meristemas apicales (*procámbium*) o bien por rediferenciación de tejidos parenquimáticos (*prodesmógeno*). Asimismo, los meristemas que producen solo tejidos vasculares secundarios pueden originarse de diversos modos. El *cámbium* se origina en parte del *procámbium* y en parte por rediferenciación de parénquima interfascicular en el tallo y del periciclo en la raíz. De modo similar el *cámbium desmógeno* se origina en parte del *prodesmógeno* y en parte por rediferenciación de parénquima. Por otro lado, los llamados *neocámbiumes* son meristemas vasculares que se originan exclusivamente por rediferenciación de parénquima como en *Callaeum*

*psilophyllum* (Malpighiaceae) (Carlquist, 1988; Cabanillas et al. 2017).

Otros meristemas producen tejidos tanto vasculares como corticales. El *meristema de engrosamiento primario*, a veces llamado *cámbium maestro*, se origina por rediferenciación de parénquima cortical primario, del periciclo o incluso de la endodermis, y produce escaso parénquima hacia ambos lados (centrípeto y centrífugo), en ocasiones ordenados en series radiales. El parénquima centrípeto puede diferenciarse en haces prodesmógenos y más tarde en cámbium desmógeno, idéntico al cámbium vascular en cuanto a su actividad. Por lo general, el meristema de engrosamiento primario permanece activo y genera nuevos meristemas desmógenos de forma periódica. Estos procesos producen el patrón conocido como *cámbiumes sucesivos*, por ejemplo en los tallos de la familia Aizoaceae o en las raíces de *Mirabilis jalapa* L. (Nyctaginaceae). En algunos casos, como *Mendoncia* (Acanthaceae), los nuevos cámbiumes se producen por rediferenciación directa del parénquima cortical (Metcalf & Chalk, 1983; Carlquist, 1988, 2007; Evert, 2006).

Por su parte, los *meristemas de engrosamiento secundario*, a veces denominados *cámbiumes*, se originan por rediferenciación de parénquima cortical primario y produce parénquima centrífugo y parénquima, y haces vasculares primarios centrípetos, como en la familia Asparagaceae (Metcalf & Chalk, 1983; Carlquist, 1988; Evert, 2006).

Los tejidos periféricos están sometidos a tensión a causa de la actividad centrífuga del cámbium y la acumulación centrípeta de tejidos. Los tejidos periféricos (por ejemplo, floema secundario, corteza primaria, peridermis y en ocasiones el cámbium mismo) pueden responder a la tensión acumulada mediante la proliferación asociada a un meristema, o bien difusa. En algunas especies, en los radios floemáticos, en especial en especies con radios anchos, la proliferación se produce a través de un meristema (*meristema radial del floema* o *meristema de dilatación*) originado por rediferenciación del propio parénquima radial y, a su vez, produce parénquima floemático ordenado en el sentido de la tensión, por ejemplo *Cordia trichotoma* (Boraginaceae) (Evert, 2006).

Por último, el *felógeno* produce tejidos corticales secundarios centrípetos (*felodermis*) y

tejidos de recubrimiento (o dérmicos) hacia el exterior (*felema* o *súber*). Este meristema está ordenado en series radiales pero no presenta diferenciación en sistemas axial y radial. El felógeno puede originarse por rediferenciación de diversos parénquimas de posición periférica (epidermis, rizodermis, corteza primaria, floema, felodermis) (Metcalfe & Chalk, 1983; Carlquist, 1988; Evert, 2006).

En algunos casos se produce un retardo en el desarrollo de una sección del cámbium. El segmento queda inmerso en tejidos más diferenciados. Esta sección de cámbium puede diferenciarse por completo o bien proliferar antes y producir tejidos centrípetos y centrífugos, por ejemplo en *Strychnos* (Loganiaceae) (Carlquist, 1988). Un proceso similar se observa en los meristemoides que dan origen a parte del aparato estomático (Metcalfe & Chalk, 1983). Por analogía, estos segmentos de cámbium podrían considerarse *meristemoides cambiales*. Estos se producen solo de modo centrípeto y pueden diferenciarse tanto en floema (variante cambial *floema incluso*) como en xilema secundarios (Carlquist, 1988).

De lo anterior podemos concluir, desde un punto de vista geométrico, que las nuevas células producidas a partir de un meristema se formarán siguiendo el contorno del meristema en el momento de su formación en capas sucesivas que se acrecionan. Asimismo, podemos concluir que las células adyacentes de forma perpendicular al sentido de proliferación del meristema que las originó serán aproximadamente coetáneas.

***División celular no asociada a un meristema.*** Toda célula tiene la capacidad de generar nuevas células, incluso meristemas y hasta una planta completa siempre que se den las condiciones adecuadas (Evert, 2006). Cuando estas divisiones se producen sin diferenciación clara entre células iniciales y derivadas, se puede hablar de *proliferación difusa* (Esau, 1993; Romberger et al., 1993). Diversos contextos pueden disparar la proliferación de parénquima como el ataque de patógenos, la muerte traumática de células, el estrés mecánico producido tanto por cargas externas como la tensión generada por el propio crecimiento en grosor (Carlquist, 1988).



La proliferación de parénquima, por lo general no lignificado, se produce por la rediferenciación de otros parénquimas preexistentes, lignificados o no (radial, apotraqueal, medular, entre otros). Es común en varias familias como Malpighiaceae y Fabaceae (Leguminosae) donde suele asociarse a la formación de la variante cambial *xilema fisurado* (Metcalf & Chalk, 1983; Carlquist, 1988).

A partir de lo cual podemos decir que la proliferación celular no asociada a un meristema se superpone a los patrones preexistentes y, en un análisis de las relaciones geométricas podemos decir que los nuevos tejidos “cortan” a los tejidos previos.

### ***Diferenciación***

*Diferenciación* es la sucesión de cambios en la estructura y organización de progenies de células a partir de aquellas que le dieron origen (Esau, 1993). La diferenciación incluye una multiplicidad de procesos, como el depósito de pared primaria y secundaria, la modificación ultraestructural y química de la pared celular, la vacuolización y hasta la muerte celular programada, en especial en células que son funcionales una vez muertas (elementos de vaso, traqueidas, fibras libriformes, entre otras) (Evert, 2006). Las células meristemáticas se consideran "indiferenciadas" mientras que el resto de las células se consideran "diferenciadas". Cuando una célula adquiere una identidad determinada y luego adquiere una identidad meristemática se denomina “desdiferenciación”, en referencia a que pierde una cierta diferenciación y retoma un estado indiferenciado. Esta distinción es superflua, ya que las células meristemáticas están especializadas en la proliferación protoplasmática y la división celular, y son producto de un proceso de diferenciación. En este sentido, una célula con una identidad cualquiera que se vuelve meristemática pasa por un proceso de *rediferenciación*, en referencia a la adquisición de una nueva identidad diferenciada.

La formación de espacios intercelulares se puede producir por destrucción de las células (*lisigénesis*), o por separación de las células, es decir, la disolución de la laminilla media y las

sustancias intercelulares y la consiguiente separación de las paredes primarias de ambas células (*esquizogénesis*), o la combinación de ambos procesos (*esquizolisigénesis*). En este sentido pueden ser entendidos como procesos de diferenciación. Estos procesos están implicados en la formación de canales secretores, laticíferos, aerénquima, parénquima esponjoso e incluso del crecimiento intrusivo (Evert, 2006).

Podemos decir que los procesos de rediferenciación, en especial la formación de nuevos meristemas, se superponen a los patrones preexistentes y, en un análisis de las relaciones geométricas podemos decir que cortan a los tejidos previos o quedan incluidos dentro de estos según la magnitud del proceso.

### ***Aumento de tamaño***

El aumento del tamaño de una célula conlleva un cierto ajuste mutuo del crecimiento de las paredes celulares durante la diferenciación. Las paredes de las células contiguas pueden expandirse en conjunto sin separarse nunca (*crecimiento simplástico*). Esto es común en órganos en expansión y durante el crecimiento primario. Por otro lado, las paredes de las células vecinas pueden expandirse por hidrólisis de las sustancias intercelulares y la laminilla media, y la célula en crecimiento ocupa esos espacios (*crecimiento intrusivo*). Esto es común en la elongación de las células iniciales cambiales, las fibras vasculares primarias y secundarias, las traqueidas, los laticíferos y ciertas esclereidas, y en el aumento de diámetro de los elementos de vaso. El crecimiento intrusivo puede ser excepcionalmente intenso, como en ciertas Liliaceae *s.l.* leñosas cuyas traqueidas secundarias se alargan 15 a 40 veces respecto a sus iniciales (Evert, 2006). Es lícito afirmar que el aumento de tamaño se superpone a los patrones preexistentes y, en un análisis de las relaciones geométricas, podemos decir que cortan a los tejidos previos o quedan incluidos dentro de estos según la magnitud del proceso.

## ***Colapso***

El crecimiento de ciertos tejidos puede generar fuerzas compresivas que conllevan al colapso de otros tejidos menos resistentes. Un típico ejemplo es el colapso del xilema primario, en especial del protoxilema, incluso de la médula, por la presión generada por el crecimiento del xilema secundario. Otro ejemplo muy común es el colapso de los tubos cribosos del floema secundario no conductor por la fuerza centrífuga ejercida por el agregado de nuevas capas de floema y xilema secundarios, así como por la fuerza centrípeta ejercida por el crecimiento de la felodermis (Metcalf & Chalk, 1983; Carlquist, 1988; Evert, 2006).

A partir de lo cual podemos decir que el colapso de células y espacios se superpone a los patrones preexistentes y, en un análisis de las relaciones geométricas podemos decir que cortan a los tejidos previos o quedan incluidos dentro de estos según la magnitud del proceso.

## **INTERPRETACIÓN HISTÓRICA DE CUERPOS DE ROCA**

La interpretación histórica de los cuerpos complejos de roca es uno de los principales objetivos de la estratigrafía. A fin de establecer un marco de referencia lógico para la inferencia de la cronología relativa de un conjunto de cuerpos sólidos, Nicolaus Steno (Sequeiros, 2003) propuso en 1671 una serie de pautas generales, que fueron reformuladas como “principios” por sus sucesores (Rome de L’Isle, 1783; Hutton, 1795) (Fig. 1):

**1- Principio de continuidad lateral:** Los cuerpos de roca están limitados por dos planos que son continuos hacia los lados.

**2- Principio de horizontalidad original:** Los cuerpos de roca se depositan formando superficies aproximadamente horizontales.

**3- Principio de superposición:** Los cuerpos de roca se depositan sobre un sustrato que siempre es más denso que el cuerpo mismo y, si el sustrato es sólido, su superficie inferior copia el relieve del mismo. En consecuencia, en una sucesión, cada cuerpo rocoso es más joven que el subyacente y más viejo que el suprayacente.

**4- Principio de las relaciones de corte:** Si un cuerpo de roca corta a otro, entonces el primero es más joven que el segundo.

**5- Principio de inclusión:** Dado un cuerpo menor incluido dentro de otro mayor, la formación del cuerpo menor es previa a la formación del cuerpo mayor en el que está incluido.

**6- Principio de simultaneidad de eventos:** Los eventos que afectan a grandes extensiones geográficas producen efectos que pueden ser observados en diferentes localidades. Estos efectos se consideran *coetáneos*.

En base a estos principios, se establecen uno o más órdenes posibles para los sucesos observados sin detallar el tiempo implicado en cada uno ni la edad de los mismos, es decir, una *cronología relativa*. Estas cronologías se resumen visualmente como columnas estratigráficas en las que se muestran los diferentes cuerpos de roca apilados en una secuencia idealizada.

## **INTERPRETACIÓN ONTOGENÉTICA DE TALLOS CON VARIANTES CAMBIALES**

El método aquí propuesto para la interpretación ontogenética de tallos con variantes cambiales comprende tres pasos, al igual que el método estratigráfico: (1) relevar las relaciones geométricas de los diferentes tejidos y fases celulares; (2) ordenar los diferentes eventos morfogénéticos en una secuencia histórica, mediante la aplicación sistemática de una serie de principios (*Principios anatómicos de interpretación histórica*) basados en el análisis de los procesos que modelan el vástago; y (3) construir un gráfico idealizado de la historia de vida del eje (*Perfil ontogenético*) (Fig. 1).

### ***Principios anatómicos de interpretación histórica***

Con la finalidad de facilitar la tarea interpretativa se proponen los siguientes principios que, en conjunto, aplicados de forma sistemática a una estructura anatómica, permiten reconstruir su historia:

**1- Principio de coetaneidad lateral:** Todas las células que forman una capa originada por

un meristema son coetáneas o aproximadamente coetáneas (Fig. 2A).

**2- Principio de concentricidad original:** Los tejidos fueron generados en la posición y contorno que el meristema tenía en el momento de la formación. Siempre y cuando el meristema sea continuo y la diferenciación de las capas que genera sea simultánea, es decir, que no produzca meristemoides (Fig. 2B).

**3- Principio de acreción:** Cuanto más cercana está una célula, o una capa de células, del tejido que la originó (por lo general, un meristema), más joven es esta célula; es decir, que las células más cercanas al meristema son más jóvenes que aquellas más alejadas. Siempre y cuando el meristema sea continuo y la diferenciación de las capas sea simultánea, es decir, que no produzca meristemoides (Fig. 2C).

**4- Principio de las relaciones de corte:** Si un tejido o fase celular interrumpe, separa o se origina a partir de otro, entonces el primero es más joven que el segundo. No obstante lo cual, ambos tejidos pueden seguir creciendo en simultáneo (disrupción, intrusión, neoformación, etc.) (Fig. 2D).

**5- Principio de inclusión:** La diferenciación de un conjunto de células incluido en otro es posterior a la diferenciación del tejido circundante. Esto puede implicar la presencia de algún tipo de meristemoide o el desarrollo de un nuevo meristema por rediferenciación (Fig. 2E).

**6- Principio de simultaneidad de eventos:** Los procesos que afectan al vástago o a la planta en su conjunto, disparan respuestas homeostáticas que afectan a toda la estructura, por lo tanto, modulan los patrones anatómicos. Ejemplos de este tipo de eventos son la producción de trazas foliares, el cambio drástico de orientación del eje, la muerte del cámbium, entre otros. Según el tipo de evento y su magnitud, la respuesta será desde localizada hasta generalizada en todo el organismo. Estos eventos pueden ser usados como un acontecimiento instantáneo, que "corta" a todos los procesos activos en ese momento, por lo tanto, sirve como punto de correlación (Fig. 2F y G).

### ***Perfiles ontogenéticos***

En base a los principios anatómicos de interpretación histórica se establecen las posibles cronologías (ontogenias) del tallo. Estas cronologías se resumen visualmente como perfiles ontogenéticos en los que se muestran los diferentes tejidos en una secuencia idealizada (Fig. 4).

En esta gráfica, el tiempo se representa en el eje vertical, con el  $t_0$  o *tiempo inicial* en el origen y el  $t_f$  o *tiempo final* en el extremo superior. En el eje horizontal se representa la posición relativa de los tejidos en el tallo, con la posición central en el origen y la periférica en el extremo derecho (Fig. 3).

En el cuerpo se grafican los diferentes tejidos conectados por líneas que indican el origen de un tejido a partir de otro. Para la diferenciación gráfica de los tejidos se propone el uso de las trazas convencionales establecidas por Metcalfe & Chalk (1983), modificadas por Obaton (1960) (Fig. 3) y asimismo se propone graficar los meristemas con una línea de mayor grosor.

La variación en el ancho de los contornos representa la variación en el desarrollo de los tejidos. Si el contorno se vuelve más ancho (hacia arriba), significa que el tejido está creciendo, si el ancho del contorno es constante el tejido permanece vivo pero no crece, si el contorno se angosta significa que el tejido está sometido a compresión (colapso) o bien está siendo reabsorbido (Fig. 3).

A su vez, si las líneas son rectas significa que el progreso del tejido es regular en toda su extensión. En cambio, si es sinuosa, representa que el tejido presenta variación gradual en su actividad a lo largo de su perímetro, con mayor actividad en ciertos puntos y menor actividad en otros (Fig. 5). Cuando el tejido presenta discontinuidades se representa como varias líneas rectas paralelas (Fig. 3).

La división de los contornos representa la fragmentación del tejido, así como la unión de los contornos representa su fusión (Fig. 3).

El origen de un determinado tejido se indica con una línea que lo conecta con el tejido madre, excepto en los que derivan de meristemas, en cuyo caso los tejidos son contiguos a su meristema (Fig. 3 y 4).

La mayoría de los tejidos del tallo presenta una simetría radial, es decir, que los tejidos tienen una distribución anular, continua o discontinua. Por ser la situación más generalizada, cuando no se indica lo contrario, se asume que los tejidos tienen simetría radial.

Cuando el desarrollo de un tejido no sigue un patrón anular, por ejemplo, ejes con cilindros vasculares periféricos (Fig. 6A) o bien arcos de cámbium supernumerario que no rodean el tallo por completo (Fig. 7), se agrega un símbolo que indica la ubicación del tejido en corte transversal.

Cuando la muerte de los tejidos produce fisuras en el tallo y este resulta dividido en varios fragmentos, se representa con una línea punteada (Fig. 6B).

## **DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES**

El *pensamiento por analogía*, es decir, el que parte de la similitud entre los objetos para deducir una similitud más profunda y multilateral entre ellos, no permite dar un carácter indiscutible a la conclusión, pero conduce con frecuencia a la producción de hipótesis nuevas. El *isomorfismo*, es decir, la analogía profunda, es la relación entre dos sistemas en la cual ciertas relaciones internas de uno se corresponden con ciertas relaciones internas del otro sistema (Kolman, 1974). A pesar de que los sistemas complejos pueden ser muy diferentes en sus características físicas, se asemejan entre sí en cómo administran la información y ese es un punto de partida válido para explorar su operación (Gell-Mann, 2003).

El método aquí propuesto para la interpretación histórica de tallos con variantes cambiales es explícito y, por lo tanto, es contrastable. Asimismo, el método propuesto favorece la generación de múltiples hipótesis sobre la formación de un mismo patrón. Además, permite visualizar la ontogenia en una sola gráfica centrada en los procesos, que complementa las gráficas más difundidas donde se muestran secuencias de patrones y los procesos quedan implícitos (Ver columna *cortes transversales* en la Fig. 4) (Sheredos & Bechtel, 2016). Este método permite individualizar los procesos y facilita por lo tanto la comprensión y comparación rápida entre diversas ontogenias (Bechtel et al., 2014). En este mismo sentido, es aplicable tanto a plantas

actuales (Fig. 5, 6, 7) como fósiles. Se presenta aquí, a modo de ejemplo, la representación de la ontogenia de *Lyginopteris oldhamia* (Binney) H. Potonié (Lyginopteridaceae) del Carbonífero de Inglaterra según la interpretación de Masselter y colaboradores (2006, 2007) (Fig. 8). El desarrollo de esta especie presenta patrones anatómicos que no se encuentran representados en las plantas actuales (Ver láminas en Masselter et al., 2006, 2007), como por ejemplo el desarrollo de una corteza primaria que proliferaba y que cumplía el rol mecánico principal durante gran parte de la vida. Por lo tanto, puede ser usado en el proceso de reconstrucción fósil de los procesos ontogenéticos de mediana a alta validez (reconstrucciones de primer o segundo orden) (Lawrence, 1971).

Si bien la clasificación de las variantes cambiales de Carlquist (1988) basada en los procesos que las generan y no en el patrón final es una referencia fundamental, en muchos trabajos se utilizan clasificaciones por patrones. Esto se puede deber, en parte, a la complejidad misma de las variantes y a la dificultad para el estudio de su desarrollo. La esquematización de los procesos ontogenéticos favorece la denominación de las variantes cambiales por los procesos, como sugirió Carlquist (1988).

Los perfiles ontogenéticos podrían ser un buen método para realizar hipótesis sobre cambios evolutivos en el desarrollo (EVO-DEVO) ya que permite visualizar los procesos ontogenéticos de modo independiente y comparar de modo gráfico y claro numerosas ontogenias. De este modo, sería posible disgregar la ontogenia en caracteres ordenados e incluirla en los análisis evolutivos, ya sea en la matriz general o como caracteres optimizados.

Si bien el método se propone para el análisis de tallos con variantes cambiales, también es aplicable en el estudio del desarrollo de raíces y de otros ejes, de tallos y raíces con estructuras que divergen del patrón típico pero que no son consideradas variantes cambiales (por ejemplo Arecaceae, Pandanaceae, licopodiópsidas arborescentes, esfenópsidas). Aunque es posible que el método de representación gráfica (perfil ontogenético) requiera modificaciones para abarcar las peculiaridades de cada grupo u órgano.



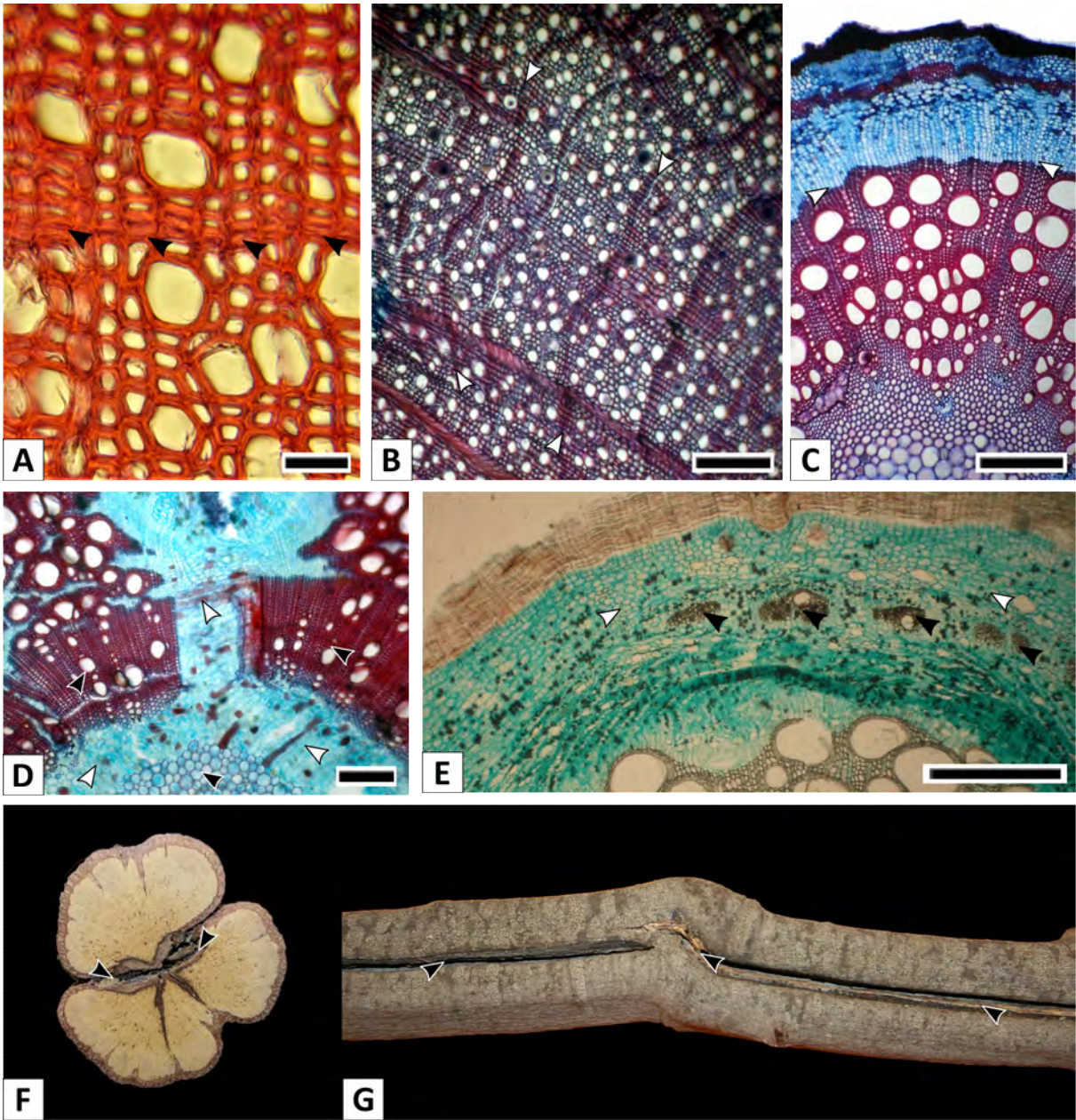


## Comparación entre el método de interpretación histórica en estratigrafía y en anatomía

	<b>Estratigrafía (Geología)</b>	<b>Anatomía (Botánica y Paleobotánica)</b>
<b>Problema</b>	Interpretación histórica de cuerpos complejos de roca	Interpretación histórica de anatomías complejas
<b>Procedimiento</b>	Relevar las relaciones geométricas de los cuerpos de roca	Relevar las relaciones geométricas de los tejidos y fases celulares
<b>Principios de interpretación</b>	Ppio. de continuidad lateral Ppio. de horizontalidad original Ppio. de superposición Ppio. de las relaciones de corte Ppio. de inclusión Ppio. de simultaneidad de eventos	Ppio. de coetaneidad lateral Ppio. de concentricidad original Ppio. de acreción Ppio. de relaciones de corte Ppio. de inclusión Ppio. de simultaneidad de eventos
<b>Gráfico idealizado</b>	Construcción de un gráfico idealizado: Columna estratigráfica	Construcción de un gráfico idealizado: Perfil ontogenético

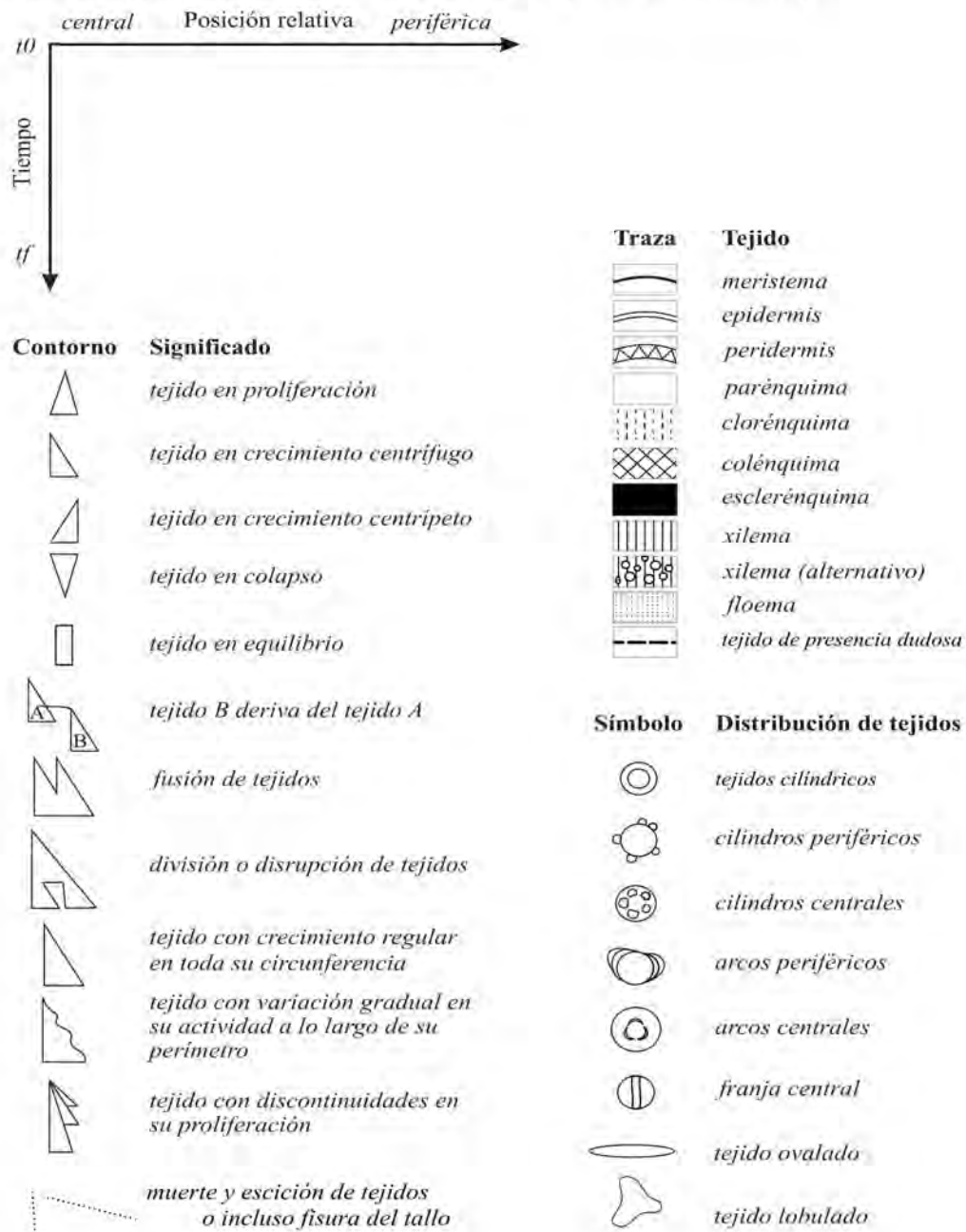
**Fig. 1.** Comparación entre el método de interpretación histórica en estratigrafía y botánica.

**(Página siguiente) Fig. 2.** Principios anatómicos de interpretación histórica. **A.** Principio de coetaneidad lateral: Capa de células coetáneas o casi coetáneas (puntas de flecha negras) producidas por el cambium de forma simultánea o casi simultánea en *Ephedra tweediana* (Ephedraceae). **B.** Principio de concentricidad original: Anillos de crecimiento sinuosos (puntas de flecha blancas) formados por un cambium de contorno sinuoso en *Ephedra tweediana* (Ephedraceae). **C.** Principio de acreción: El cámbium (puntas de flecha blancas) produce células que se acumulan (acrecionan) en ambos sentidos de modo que aquellas más próximas al meristema son las más jóvenes en *Urvillea uniloba* (Sapindaceae). **D.** Principio de las relaciones de corte: La proliferación del parénquima disruptivo (puntas de flecha blancas) a través de los tejidos preexistentes (puntas de flecha negras) en *Callaeum psillophyllum* (Malpighiaceae). **E.** Principio de inclusión: Diferenciación de nuevos meristemas vasculares cuyos tejidos derivados (puntas de flecha negras) quedan incluidos en el parénquima primario preexistente (puntas de flecha blancas) en *Ipomoea cairica* (Convolvulaceae). **F y G.** Principio de simultaneidad de eventos: La hendidura progresa a través de los surcos (puntas de flecha negras) y afecta al tallo en su conjunto en *Urvillea uniloba* (Sapindaceae); nótese los tejidos necrosados (puntas de flecha negras) en F. Barra: A: 50  $\mu\text{m}$ ; B: 500  $\mu\text{m}$ ; C, E: 250  $\mu\text{m}$ ; D: 150  $\mu\text{m}$ ; F, G: Tallos de 36 mm de diam.





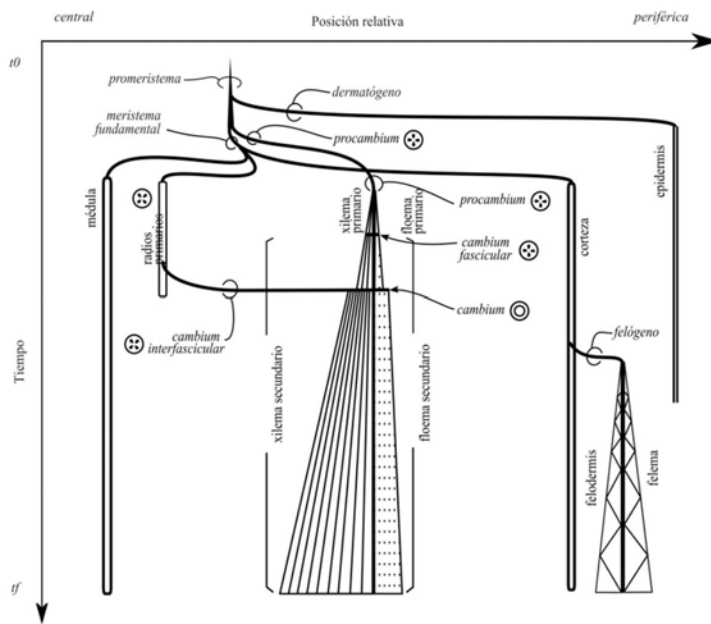
**Perfil ontogenético** (método de representación gráfica del desarrollo)



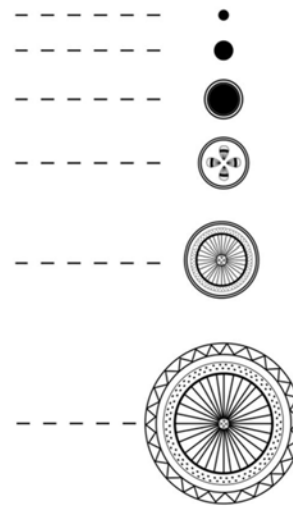
**Fig. 3.** Método de representación de perfiles ontogenéticos: Ejes, trazas de Metcalfe y Chalk (1983) modificadas por Obaton (1960), símbolos y contorno.



## Perfil ontogénico



## Cortes transversales



**Fig. 4.** Comparación entre representaciones gráficas de la ontogenia de un tallo con crecimiento típico de las lignofitas según Carlquist (1988). Derecha: Perfil ontogénico. Izquierda: Cortes transversales.

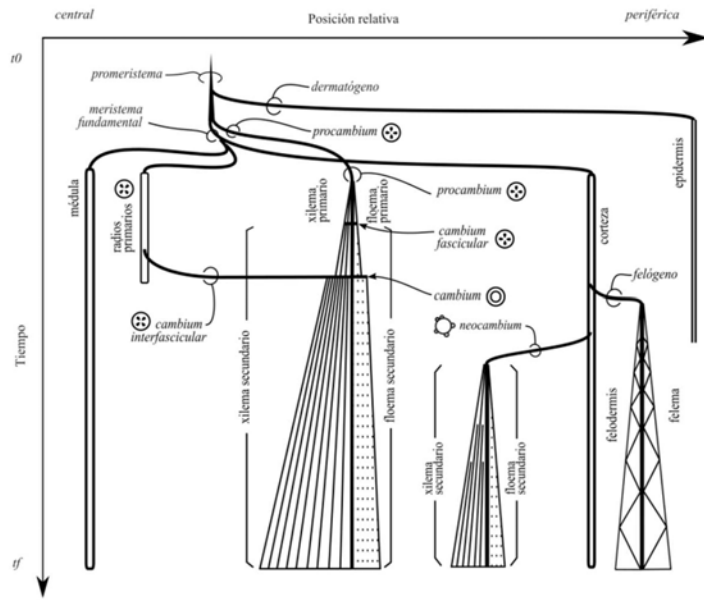




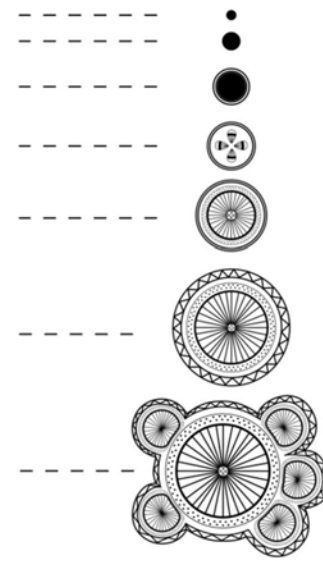


**(Página siguiente) Fig. 6.** Perfiles ontogenéticos y cortes transversales de tallos con cilindros múltiples vasculares. **A.** *Serjania meridionalis* (Sapindaceae) cilindros múltiples generados por neoformación de meristemas vasculares (neocambium) (Borniego y Cabanillas, 2014). **B.** *Urvillea* (Sapindaceae) presenta variación en la producción de xilema y fisura del eje en tres partes y fragmentación del caule en tres porciones (Metcalfe y Chalk, 1983; Bastos et al., 2016).

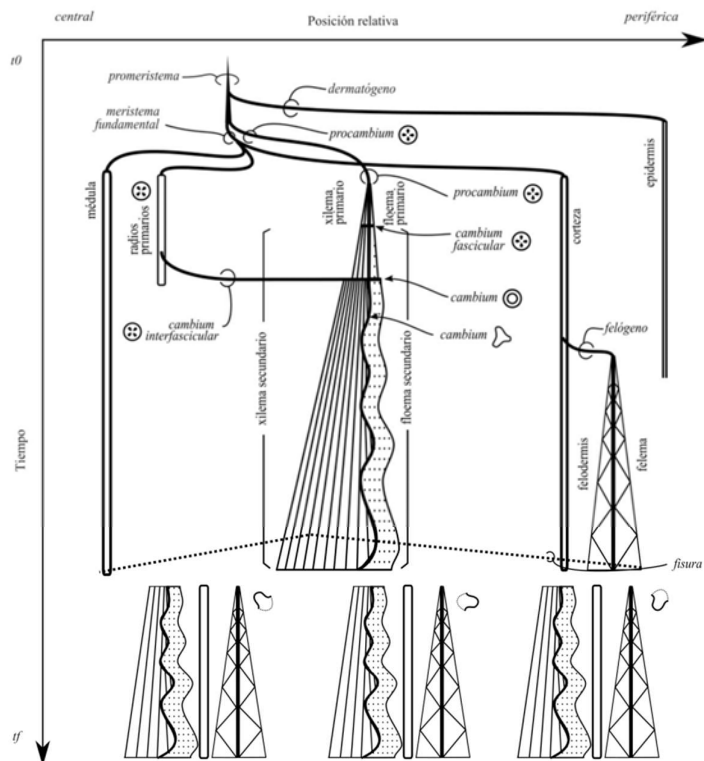
### A Perfil ontogénico



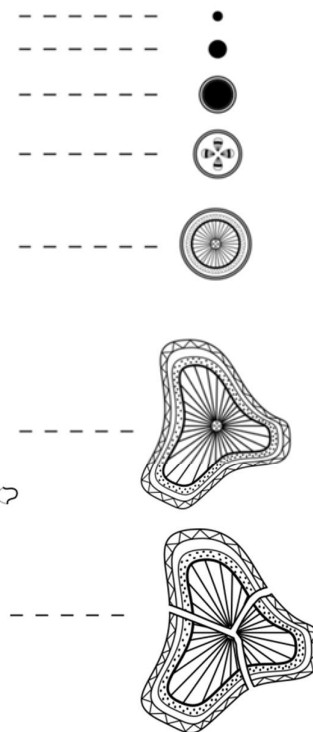
### Cortes transversales



### B Perfil ontogénico

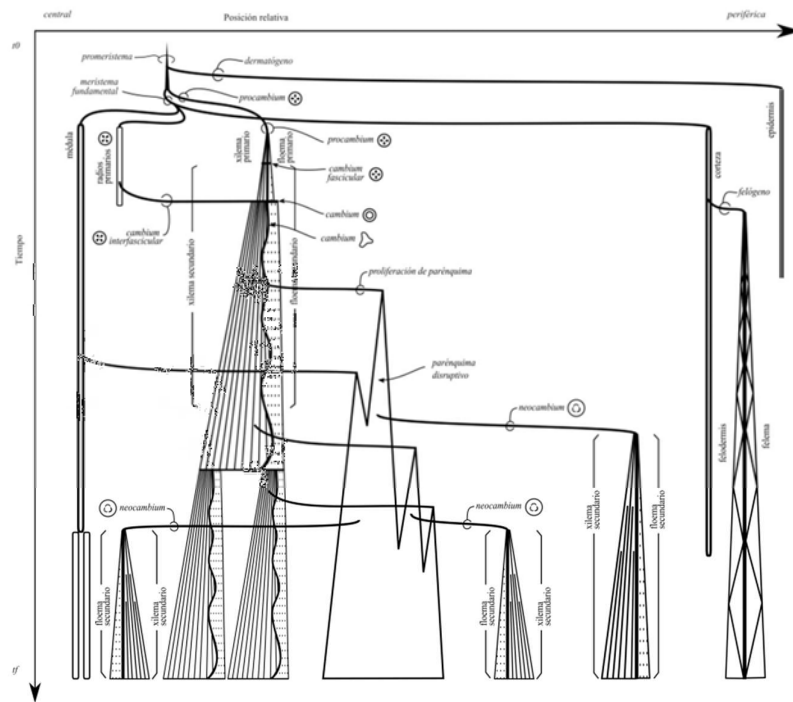


### Cortes transversales

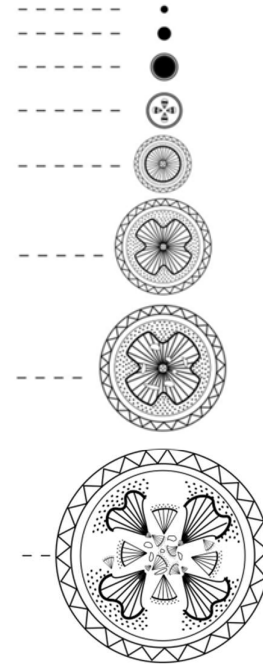




### Perfil ontogénico



### Cortes transversales

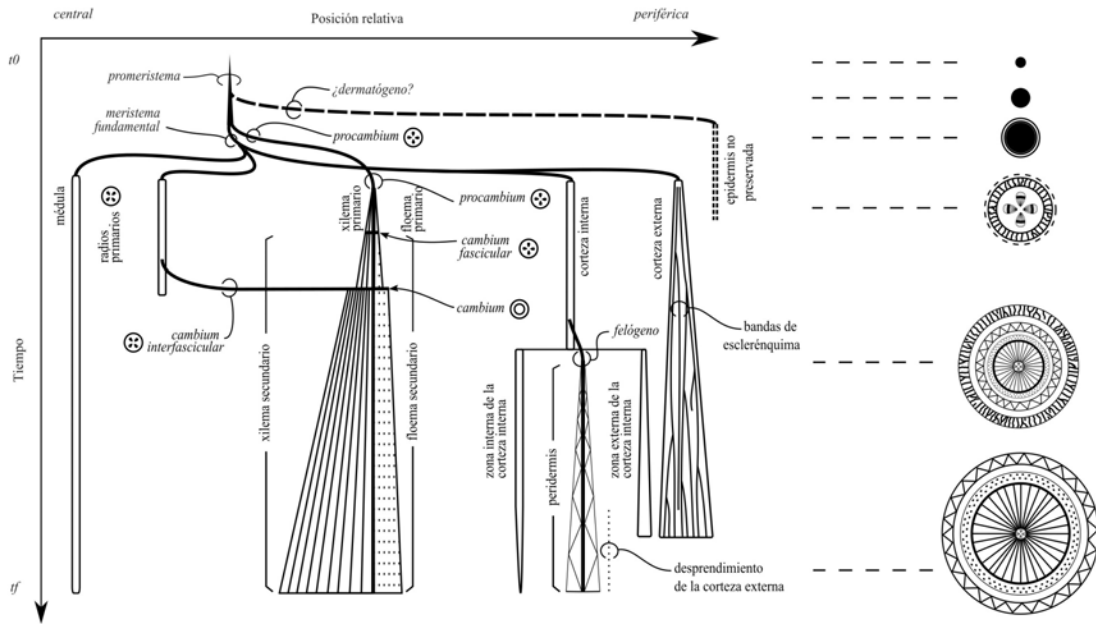


**Fig. 7.** Perfil ontogénico y cortes transversales de tallos de *Callaeum psilophyllum* (Malpigiaceae) (Cabanillas et al., 2017). Cábium con variación gradual en la producción de xilema y floema a lo largo de su perímetro, proliferación de parénquima (parénquima disruptivo) y neoformación de meristemas vasculares (neocambium) con productos en diferentes orientaciones.



## Perfil ontogenético

## Cortes transversales



**Fig. 8.** Perfil ontogenético y cortes transversales de tallos de *Lyginopteris oldhamia*† (Lyginopteridaceae) (Masselter et al., 2006, 2007). Cámbium normal, proliferación de parénquima en la corteza externa y la zona externa de la corteza interna, división de las bandas de esclerenquima de la corteza externa, colapso de la zona interna de la corteza interna y formación y proliferación de la peridermis a partir de la corteza interna y consiguiente desprendimiento de las capas externas de corteza.



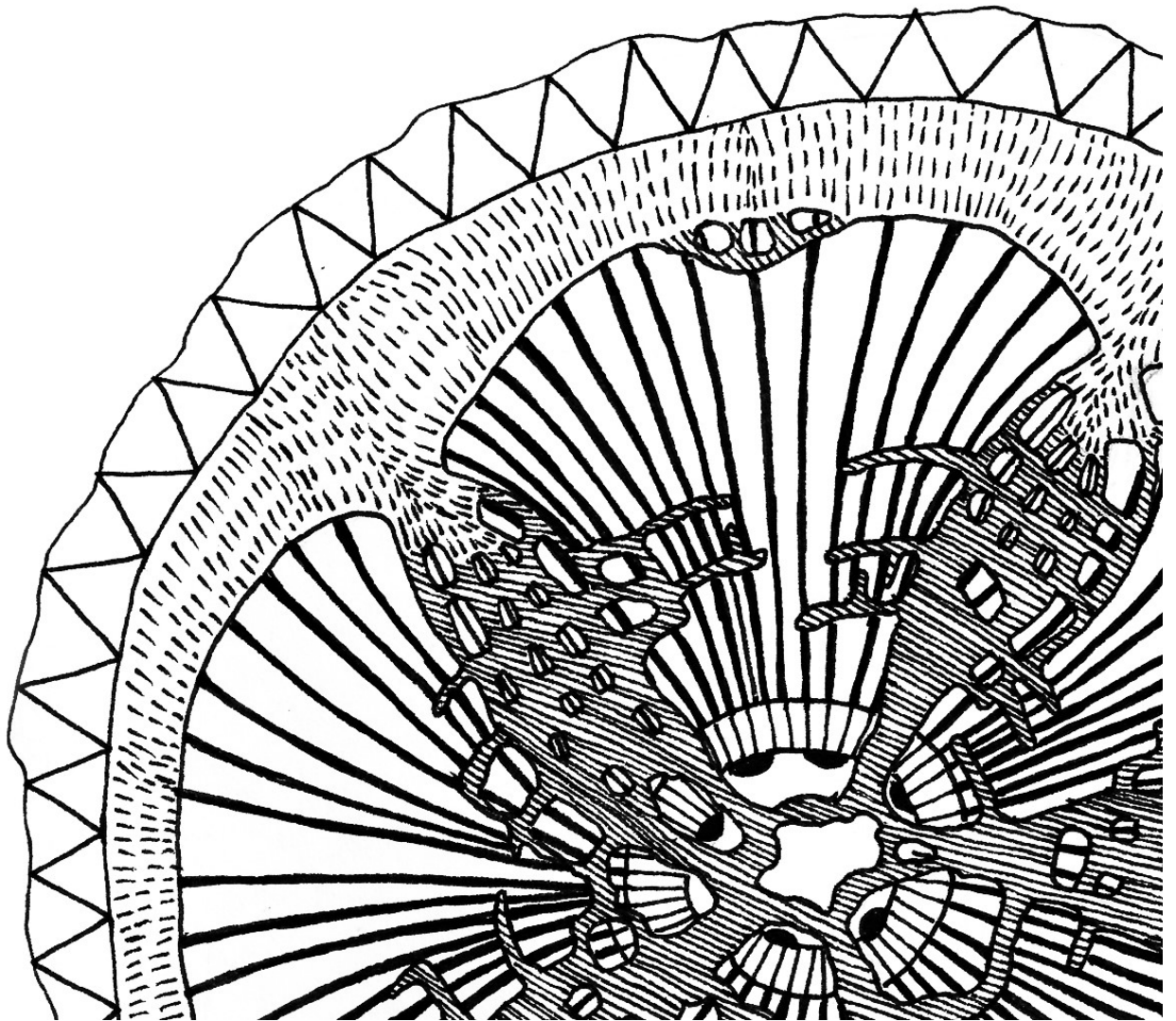


## 7- CONCLUSIONES GENERALES

*Islas de orden en un medio de un océano de desorden*

Illya Prigogine

(¿Tan sólo una ilusión?, 1983)





La presente tesis se propuso abordar el problema de la construcción de hipótesis sobre el tipo biológico trepador de plantas del pasado (reconstrucción fósil) desde un marco teórico sistémico. El sistema de referencia elegido fueron las plantas trepadoras actuales, con especial foco en su anatomía. Es decir que esta tesis adoptó una aproximación actuopaleontológica para construir un modelo conceptual del tipo biológico trepador que permitió ajustar el flujo de información actual-fósil para generar reconstrucciones robustas, con amplio empírico y teórico.

La Teoría General de Sistemas, ajustada en la presente tesis según los aportes de la paleontología, ecología, morfología y anatomía, fue aplicada de modo tal que se estableció un marco epistemológico general que legitima la transferencia de información entre los diferentes sistemas involucrados (biológicos, paleobiológicos, tafonómicos e hipotéticos).

Una vez establecido el marco teórico, el primer problema que debía ser abordado fue el de delimitar el sistema ecológico planta trepadora-soporte de modo que fuera aplicable tanto a las plantas actuales como a las del pasado y sus fósiles. Luego de analizar las propuestas existentes se optó por la delimitación del sistema trepadora-entorno, haciendo uso de las propiedades que definen al sistema (relación con el suelo y relación con el soporte). A partir de esto, se estableció una clasificación de los subtipos de plantas trepadoras basados en la naturaleza de su relación con el soporte a través de los mecanismos de ascenso (especializados o no especializados): plantas escandentes (con mecanismos especializados) y plantas apoyantes (sin mecanismos especializados).

El análisis del problema de las reconstrucciones fósiles enfocado desde la teoría general de sistemas permitió la discriminación y luego la unificación de la información biológica, paleobiológica y tafonómica. Esta unificación permitió establecer los diferentes sesgos que afectan al registro fósil de plantas trepadoras. Los sesgos, filtros selectivos de la información, se asocian a la pérdida de información (paleo)biológica pero también a la producción de un nuevo tipo de información (tafonómica) que guarda relación con aquella perdida.

El análisis de los patrones de la historia de vida, fisiología, morfo-anatomía, bioquímica y distribución geográfica de las plantas trepadoras actuales y sus interacciones con otros organismos

permitió establecer particularidades que permiten diferenciarlas de los otros tipos biológicos, en especial de las plantas erectas. Estas particularidades configuran sesgos en la producción y preservación de las entidades tafonómicas derivadas de las trepadoras del pasado que en conjunto pueden explicar por qué el registro fósil de trepadoras es considerablemente menos diverso y abundante de lo que cabría esperar en base a su abundancia y diversidad actual.

Tanto la información biológica, paleobiológica como tafonómica pueden ser usadas para la construcción de un sistema hipotético (reconstrucción fósil). A partir del análisis de los sesgos y de los patrones presentes en las trepadoras actuales en un contexto sistémico, se ajustaron los criterios de reconstrucción utilizados hasta la fecha y asimismo se plantearon nuevos criterios con el mayor apoyo empírico y teórico posible.

El registro fósil de trepadoras está ampliamente dominado por reconstrucciones de bajo nivel de validez (tercer orden) basadas en la afinidad taxonómica del fósil con un taxón trepador. Las reconstrucciones de primer orden representan una pequeña minoría, lo cual podría estar explicado por los sesgos de producción y preservación que en líneas generales actúan en contra de la preservación de las trepadoras en posición de vida. Las reconstrucciones de segundo orden representan un porcentaje menor pero significativo entre las que destacan los trabajos en pteridospermas por la variedad y concurrencia de criterios aplicados.

A continuación, se analizaron la anatomía y desarrollo de 18 especies de lianas templadas (Región Rioplatense), atendiendo a la relación entre los procesos externos [posición de las hojas (ortósticas), etapas erecta/epiclina, otros eventos] y los procesos ontogenéticos anatómicos. Cinco de las especies no presentaron variantes cambiales aunque la descripción anatómica es novedad en cuatro de ellas. En seis casos la variante cambial fue novedad para el género y en otros cinco casos la variante cambial es nueva para la especie, pero se conocía para el género o la familia.

Los estudios detallados de largas series de nudos y entrenudos demostró la relación entre la geometría de una determinada variante cambial y las ortósticas, es decir la posición de las hojas. Estos estudios rara vez son realizados en la descripción anatómica y ontogenética, y asimismo

validan la idea de que las trepadoras constituyen un buen modelo para el estudio del desarrollo y la regulación de las variantes cambiales.

De los 12 rasgos considerados propios de las trepadoras (síndrome vascular lianescente), la mitad (9 de 18) de las especies presentaron menos de 6 rasgos, sin embargo, la mayoría (16 de 18) presentaron al menos 4. Los rasgos más comunes fueron: dimorfismo vascular, xilema secundario diferenciado en interno (juvenil) y externo (adulto), poca cantidad de vasos de gran calibre parénquima radial de paredes delgadas. La baja incidencia de los rasgos del síndrome vascular lianescente en estas trepadoras de ecosistemas templados es notable en comparación con las trepadoras tropicales y subtropicales, en especial de ambientes húmedos.

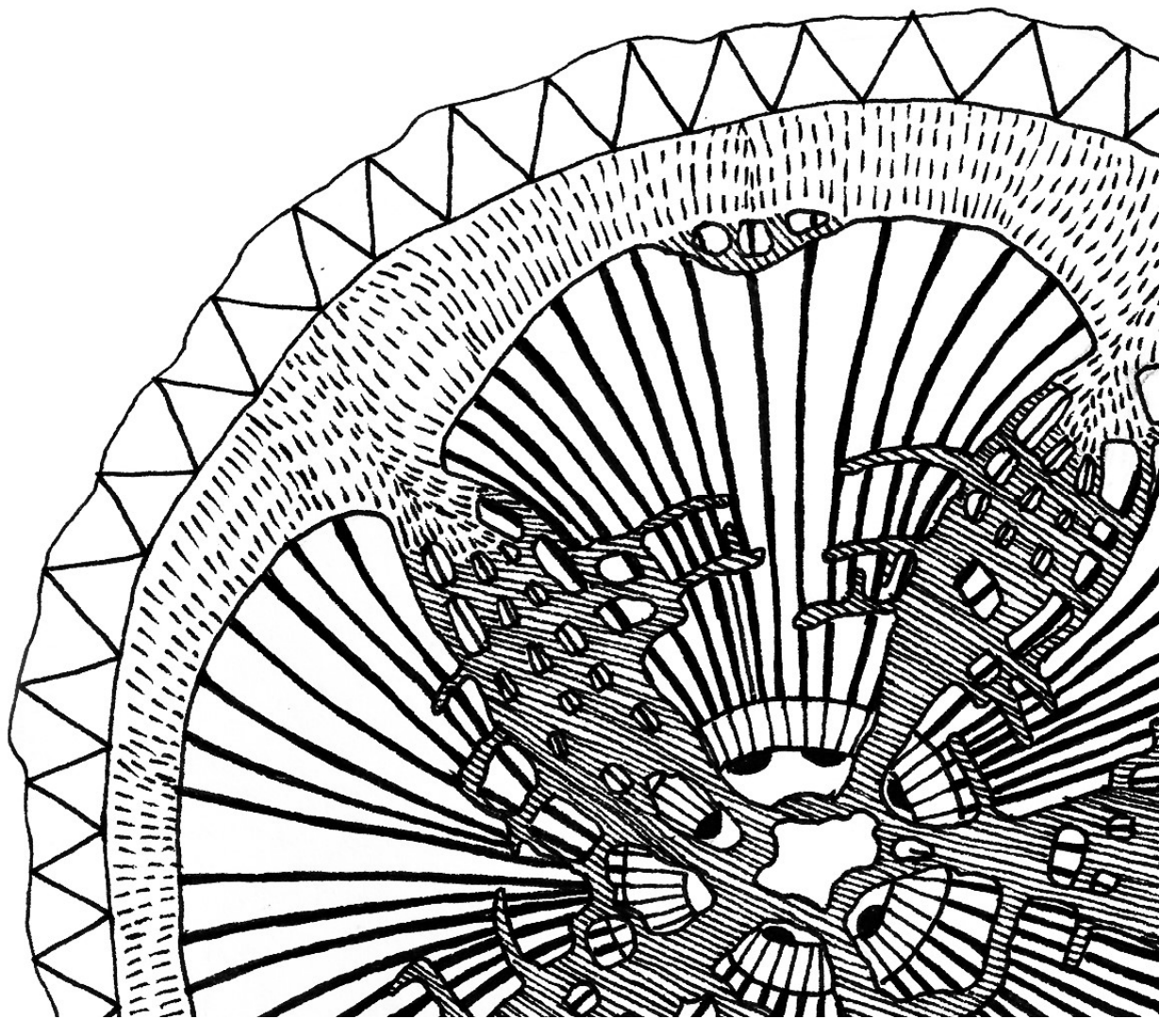
Las lianas de la Región Rioplatense presentan patrones anatómicos que representan un alejamiento del modelo general para las plantas trepadoras (síndrome vascular lianescente). Esto se debe, al menos en parte, a la menor diversidad específica de los ecosistemas templados, lo cual favorece la dispersión de los modelos anatómicos debido al sesgo taxonómico. Las condiciones reinantes en los ecosistemas templados favorecen la preservación de entidades tafonómicas derivadas de plantas trepadoras, en comparación a los ecosistemas tropicales y subtropicales, en especial los húmedos. De este modo, es esperable que el registro fósil esté enriquecido en trepadoras templadas las cuales son más difíciles de distinguir anatómicamente de otros tipos biológicos debido a la baja concurrencia de caracteres propios del síndrome vascular lianescente.

Por último, el enfoque sistémico aplicado al desarrollo del tallo permitió identificar una vacancia en la metodología anatómica vigente: la ausencia de un método explícito de reconstrucción de la ontogenia, tanto en plantas actuales como fósiles. A fin de suplir esta falencia se propuso un método explícito y, por lo tanto, contrastable, que favorece la generación de múltiples hipótesis sobre la formación de un mismo patrón y permite visualizar la ontogenia en una sola gráfica centrada en los procesos. Este método permite individualizar los procesos y favorece la denominación de las variantes cambiales en función de éstos, de modo tal que facilita la comprensión y comparación rápida entre diversas ontogenias. Los procesos ontogenéticos de las

plantas actuales y del pasado son comparables y, en este mismo sentido, el método propuesto es aplicable tanto a plantas actuales como fósiles y por lo tanto puede ser usado en el proceso de reconstrucción fósil de los procesos ontogenéticos de mediana a alta validez.

De este modo, se puede concluir que el enfoque epistemológico adoptado es apropiado para el problema de estudio, en tanto ha permitido cumplir con los objetivos planteados de establecer nuevos patrones en base a la reinterpretación de la información existente, así como producir nueva información relevante para el problema de estudio.

## 8- BIBLIOGRAFÍA







- Acevedo-Rodríguez, P., Van Welzen, C., Adema, F. & Van Der Ham, R.W.J.M. 2011. Sapindaceae. *En: Kubitzki, K. (ed.), The Families and Genera of Vascular Plants, Volume 10: Flowering Plants, Eudicots, Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae.* Springer, Berlin, pp. 357-407.
- Adams, N.F., Collinson, M.E., Smith, S.Y., Bamford, M.K., Forest, F., Malakasi, P., Marone, F. & Sykes, D. 2016. X-rays and virtual taphonomy resolve the first *Cissus* (Vitaceae) macrofossils from Africa as early-diverging members of the genus. *American Journal of Botany* 103(9): 1657-1677.
- Ager, D.V. 1984. The stratigraphic code and what it implies. *En: Berggren, W.A. & Van Couvering, J.A. (eds.), Catastrophes and Earth History.* Princeton University Press, Princeton, pp. 91–100.
- Aloni, R. & Zimmermann, M.H. 1983. The control of vessel size and density along the plant axis: a new hypothesis. *Differentiation* 24: 203-208.
- Anfodillo, T., Petit, G. & Crivellaro, A. 2013. Axial conduit widening in woody species: a still neglected anatomical pattern. *IAWA journal* 34(4): 352-364.
- Angyalossy, V., Angeles, G., Pace, M.R., Lima A.C., Dias-Leme, C.L., Lohmann, L.G. & Madero-Vega, C. 2012. An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology and Diversity* 5: 167-182.
- Angyalossy, V., Pace, M.R. & Baas, P. 2016. IAWA list of microscopic bark features. *IAWA J.* 37: 529-615.
- Angyalossy, V., Pace, M.R., Lima, A.C. 2015. Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. *En: Schnitzer S.A., Bongers F., Burnham R.J. & Putz F.E. (eds.): Ecology of lianas:* 251-287. JohnWiley & Sons, Oxford.
- Araque, O.Z., León, W.J. & Hernández, C. 2007. Anatomía xilemática de lianas de la familia bignoniaceae en la reserva forestal de Caparo (Barinas, Venezuela). *Acta Botánica Venezuelica* 30(1): 191-215.
- Arber, A. 1950. *The natural philosophy of plant form.* Cambridge University Press, Cambridge, 266 pp.
- Argüeso, A.D. 1982. Estudio anatómico de los tallos de las especies argentinas de *Cissus* (Vitaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 20: 241-254.
- Artabe, A.E. & Zamuner, A.B. 1991. Una nueva Equisetal del Triásico de Cacheuta, Argentina, con estructura interna preservada. *Ameghiniana* 28: 287-294.
- Ashby, W.R. 1961. *An introduction to cybernetics.* Londres, Chapman & Hall Ltd. 295 pp.
- Asimov, I. 1975. *Breve historia de la Biología.* Eudeba, Buenos Aires, 250 pp.
- Asner, G.P. & Martin, R.E. 2012. Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition. *Ecology Letters* 15: 1001-1007.
- Ayensu, E.S. & Stern, W.L. 1964. Systematic anatomy and ontogeny of the stem in Passifloraceae. *Contributions from the United States National Herbarium (Systematic Plant Studies)* 34: 45-73.

- Badiou, A. 1972. *El concepto de modelo*. Siglo XXI Argentina Editores, Buenos Aires. 145 p.
- Balcázar-Vargas, M.P., Peñuela-Mora, M.C., van Andel, T.R. & Zuidema, P.A. 2012. The quest for a suitable host: size distributions of host trees and secondary hemiepiphytes search strategy. *Biotropica* 44(1): 19-26.
- Bamber R.K. & ter Welle B.J.H. 1994. Adaptive trends in the wood anatomy of lianas. En: Iqbal M. (ed.), *Growth patterns in vascular plants*, pp. 272-287. Dioscorides Press, Portland.
- Barlow, P.W., Luck, H.B. & Luck, J. 2001. The natural philosophy of plant form: Cellular autoreproduction as a component of a structural explanation of plant form. *Annals of Botany* 88: 1141-1152.
- Basson, P.W. & Bierhorst, D.W. 1967. An analysis of differential lateral growth in the stem of *Bauhinia surinamensis*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 94: 404-411.
- Bastien, R., Douady, S. & Mouliat, B. 2014. A unifying modeling of plant gravitropism with an explicit accounts of the effects of growth. *Frontiers in Plant Science. Plant Biophysics and Modeling* 5: 1-9.
- Bastos, C.L., Tamaio, N. y Angyalossy, V. 2016. Unravelling roots of lianas: a case study in Sapindaceae. *Annals of botany*, mcw091.
- Bateson, G. 1972. *Steps to an ecology of mind*. Ballantine Books, New York, 511 pp.
- Baucher, M., El Jaziri, M. & Vandeputte, O. 2007. From primary to secondary growth: origin and development of the vascular system. *Journal of Experimental Botany* 58 (13): 3485-3501.
- Bauer, G., Klein, M.C., Gorn, S., Speck, T., Voigt, D. & Gallenmüller, F. 2011. Always on the bright side: the climbing mechanism of *Galium aparine*. *Proceedings of the Royal Society London B* 287: 2233-2238.
- Bechtel, W. 2007. Biological mechanisms: organized to maintain autonomy. En: Boogerd, F.C., Bruggeman, F.J., Hofmeyr, J.-H., & Westerhoff, H.V. (Eds.), *Systems Biology*, pp. 269-302. Elsevier, Salt Lake City.
- Bechtel, W., Sheredos, B., Burnston, D. & Abrahamsen, A. 2014. *Representing time in scientific diagrams*. En P. Bello, M. Guarini, M. McShane y B. Scassellati (Eds.), Proceedings of the 36th Annual Conference of the Cognitive Science Society. Austin, TX: Cognitive Science Society, pp. 164-169.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M. & Gastaldo R.A. 2000. Taphonomy and Paleobiology. *Paleobiology* 26(4) Supplement: 103-147.
- Bennett, T., Hines, G., van Rongen, M., Waldie, T., Sawchuk, M. G., Scarpella, E., Ljung, K. & Leyser, O. 2016. Connective auxin transport in the shoot facilitates communication between shoot apices. *PLoS Biology* 14 (4): 1-33 (e1002446).
- Bhambie, S. 1971. Correlation between form, structure and habit in some lianas. *Proceedings of the Indian Academy of Science* 75: 246-256.

- Black, D.R., Stephenson, S.L., & Pearce, C.A. 2004. Myxomycetes associated with the aerial litter microhabitat in tropical forests of northern Queensland, Australia. *Systematics and Geography of Plants* 74: 129-132.
- Bodig, J. & Jayne, B. 1993. *Mechanics of wood and wood composites*. Krieger, Malabar, 736 pp.
- Bodnar, J. & Coturel, E.P. 2012. El origen y diversificación del crecimiento cambial atípico en plantas fósiles: procesos del desarrollo involucrados. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 47: 37-70.
- Bonde, S.D. 1997. Fossil dicotyledonous liana *Anamirta pfeiflen* sp. nov. (Menispermaceae) from the Deccan Intertrappean beds of India. *Palaeobotanist* 46 (3): 89-94.
- Boodle, L.A. 1901. Comparative anatomy of the Hymenophyllaceae, Schizaeaceae and Gleicheniaceae. II. On the anatomy of the Schizaeaceae. *Annals of Botany* 15(58): 359-421.
- Borniego, M.L. & Cabanillas, P.A. 2014. Desarrollo de la variante cambial en *Serjania meridionalis* (Sapindaceae, Paullinieae). *DARWINIANA, nueva serie* 2(1): 144-153.
- Bowling, A.J. & Vaughn, K.C. 2009. Gelatinous fibers are widespread in coiling tendrils and twining vines. *American Journal of Botany* 96 (4): 719-727.
- Box, E.O. 1981. *Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modeling in Phytogeography*. Springer-Verlag, New York, 258 pp.
- Boyce, C.K., Cody, G.D., Fogel, M.L., Hazen, R.M., Alexander, C.M.O. & Knoll, A.H. 2003 Chemical evidence for cell wall lignification and the evolution of tracheids in early Devonian plants. *International Journal of Plant Science* 164: 691–702.
- Briggs, D.E. 1999. Molecular taphonomy of animal and plant cuticles: selective preservation and diagenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 354: 7-17.
- Briggs, D.E. 2003. The role of decay and mineralization in the preservation of soft-bodied fossils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31(1): 275-301.
- Brush, W. D. 1912. The formation of mechanical tissue in the tendrils of *Passiflora coerulea* as influenced by tension and contact. *Botanical Gazette* 33: 453-476.
- Bucciarelli, A., Cambi, V.N., & Villamil, C.B. 2008. Morfoanatomía de *Araujia hortorum* E. Fourn. (Asclepiadaceae), especie nativa de interés medicinal. *Phyton (Buenos Aires)* 77: 283-295.
- Bünning, E. 1952. Morphogenesis in plants. *Survey of biological progress* 2: 105-140.
- Burnham, R.J. 1986. Taphonomy of plants in a paratropical fluvial system. *American Association of Petroleum Geologists* 70(5): sin paginación. Disponible en: <https://www.osti.gov/biblio/5312500> [Consultado: 20/Enero/2021]
- Burnham, R.J. 2009. An overview of the fossil record of climbers: bejucos, sogas, trepadoras, lianas, cipós, and vines. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12: 149-160.

- Burnham, R.J. 2014. Fossil Record of Climbers Database. Disponible: <http://www-personal.umich.edu/~rBurnham/FRCDatabase.html> [Consultado 18/XII/2014].
- Burnham, R.J. 2015. Climbing plants in the fossil record: Paleozoic to present. *En*: Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J. & Putz, F.E. (eds.), *Ecology of Lianas*. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 205-220.
- Burnham, R.J., Pitman, N.C.A., Johnson, K.R. & Wilf, P. 2001, Habitat-related error in estimating temperatures from leaf margins in a humid tropical forest. *American Journal of Botany* 88: 1096-1102.
- Busch, S., Seidel, R., Speck, O. & Speck, T. 2010. Morphological aspects of self-repair of lesions caused by internal growth stresses in stems of *Aristolochia macrophylla* and *Aristolochia ringens*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277(1691): 2113-2120.
- Caballé, G. 1993. Liana structure, function and selection: a comparative study of xylem cylinders of tropical rainforest species in Africa and America. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113: 41-60.
- Cabanillas, P.A. & Hurrell, J.A. 2012. Plantas trepadoras: tipo biológico y clasificación. *Revista de Ciencias Morfológicas (La Plata)* 14 (2): 1-15.
- Cabanillas, P.A., Borniego, M.L. & Sáenz, A.A. 2014a. Nueva variante cambial en el género *Ephedra* (Ephedraceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49: 201-206.
- Cabanillas, P.A., Borniego, M.L., Sáenz, A.A. & Hurrell, J.A. 2014b. Nueva estrategia de ascenso en plantas trepadoras. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49 (1): 21-33.
- Cabanillas P.A., Pace M.R. & Angyalossy V. 2017. Structure and ontogeny of the fissured stems of *Callaeum* (Malpighiaceae). *IAWA Journal* 38(1): 49-66.
- Cabrera, A.L. 1949. Las Comunidades vegetales de los alrededores de La Plata (provincia de Buenos Aires, República Argentina). *Lilloa* 20: 269–281.
- Cabrera, A.L. & Dawson, G. 1944. La selva marginal de Punta Lara en la ribera argentina del Río de La Plata. *Revista del Museo de La Plata. Nueva Serie. Sección Botánica* 5: 267-382.
- Canny, M.J. 1997. Tyloses and the maintenance of transpiration. *Annals of Botany* 80(4): 565-570.
- Carlquist, S. 1985. Observations on functional wood histology of vines and lianas. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 11(2): 139-157.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*, Nueva York, Springer, 436 pp.
- Carlquist, S. 1990. Wood and bark anatomy of the New World species of *Ephedra*. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 12(3): 441-483.
- Carlquist, S. 1991. Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. *En*: Putz, F.E. & Mooney, H.A. (eds.), *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 53-72.

- 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. 1993. Wood and bark anatomy of Aristolochiaceae; systematic and habital correlations. *IAWA Journal* 14(4): 341-357.
- Carlquist, S. 2003. Wood anatomy of Polygonaceae: analysis of a family with exceptional wood diversity. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141(1): 25-51.
- Carlquist, S. 2007. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 134 (2): 301-332.
- Carlquist, S. 2010. Caryophyllales: a key group for understanding wood anatomy character states and their evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 164(4): 342-393.
- Carlquist, S. & Hanson, M. A. 1991. Wood and stem anatomy of Convolvulaceae. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 13(1): 51-94.
- Carlquist, S. & Zona, S. 1988. Wood anatomy of Acanthaceae: a survey. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 12(1): 201-227.
- Césari, S., Archangelsky, S., & Vega, J. 2005. Anatomy of a new probable pteridosperm stem from the Late Carboniferous of Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, "Bernardino Rivadavia" n.s.* 7(1): 7-15.
- Charbonnier, S., Vannier, J., Galtier, J., Perrier, V., Chabard, D., & Sotty, D. 2008. Diversity and paleoenvironment of the flora from the nodules of the Montceau-les-Mines biota (Late Carboniferous, France). *Palaios* 23(4): 210-222.
- Chattaway, M.M. 1949. The development of tyloses and secretion of gum in heartwood formation. *Australian Journal of Biological Sciences* 2(3): 227-240.
- Chavaillon, J., & Koeniguer, J.C. 1970. Découverte d'un fragment de liane dans le sol oldowayen de Melka Kontouré (Ethiopie). Gauthier-Villars. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris Serie D*, 270: 1969-1972.
- Classen-Bockhoff, R. 2001. Plant Morphology: The Historic Concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. *Annals of Botany* 88 (6): 1153-1172.
- Cleal, C.J. 2008. Palaeofloristics of Middle Pennsylvanian lyginopteridaleans in Variscan Euramerica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 261 (1-2): 1-14.
- Clinebell, R.R., Phillips, O.L., Gentry, A.H., Stark, N. & Zuuring, H. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity & Conservation* 4(1): 56-90.
- Collinson, M.E. 2001. Cainozoic ferns and their distribution. *Brittonia* 53(2), 173-235.

- Collinson, M.E., & Cleal, C.J. 2001. Early and early-middle Eocene (Ypresian-Lutetian) palaeobotany of Great Britain. *Geological conservation review series* 22: 185-226.
- Collinson, M.E., Andrews, P., & Bamford, M.K. 2009. Taphonomy of the early Miocene flora, Hiwegi Formation, Rusinga Island, Kenya. *Journal of Human Evolution* 57(2): 149-162.
- Cozzo, D. & Cristiani, L.Q. 1950. Los géneros de fanerógamas argentinas con estructura leñosa estratificada. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Bernardino Rivadavia, Ciencias Botánicas* 1(8): 363-405.
- Cremers, G. 1973. Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale 1. *Candollea* 28: 249-280.
- Cremers, G. 1974. Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale 2. *Candollea* 29: 57-110.
- Crüger, H. 1850. Einige Beiträge zur Kenntnis von sogenannten anomalen Holzbildungen der Dicotylestammes, 1 part. *Botanische Zeitung* 8: 97-112, 121-128, 137-144, 161-167.
- Crüger, H. 1851. Einige Beiträge zur Kenntnis von sogenannten anomalen Holzbildungen der Dicotylestammes, 2 part. *Botanische Zeitung* 9: 465-473, 481-494,
- Darwin, C. 1875. On the movements and habits of climbing plants. *Journal of Linnean Society (Botany)* 9: 1-118.
- Dawson, G. 1965. *Las plantas carnívoras*. Eudeba, Buenos Aires, 91 pp.
- De Felice, H.T., Decombeix, A.L. & Galtier, J. 2019. Anatomy, affinities, and evolutionary implications of new silicified stems of *Sphenophyllum* Brongniart, 1828 from the early Carboniferous (Mississippian) of France and Germany. *Geodiversitas* 41(1): 587-599.
- Deginani, N.B. 2001. Las especies argentinas del género *Passiflora* (Passifloraceae). *Darwiniana* 39 (1-2): 43-129.
- Delbón, N., Sánchez, A., & Cosa, M.T. 2016. Variante cambial en tallos de *Ipomoea* (Convolvulaceae) nativas de Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 51 (4): 635-642.
- Delucchi, G., Keller, H.A., Cabanillas, P.A., Stampella, P.C. & Hurrell, J.A. 2014. *Pueraria montana* var. *lobata* (Leguminosae) en la Argentina: Estado actual de su naturalización. *Biodiversidad* 23(1): 5-14.
- DeWalt, S.J., Schnitzer, S.A. & Denslow, J.S. 2000. Density and diversity of lianas along a seasonal tropical forest chronosequence in central Panama. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.
- DeWalt, S.J., Schnitzer, S.A., Alves, J.F., Bongers, F., Burnham, R.J., Cai, Z., Carson, W., Chave, J., Chuyong, G.B., Costa, F.R.C., Ewango, C.E.N., Gallagher, R.V., Gerwing, J.J., Gortaire Amezcua, E., Hart, T., Ibarra-Manríquez, G., Ickes, K., Kenfack, D., Letcher, S.G., Macía, M.J., Makana, J.-R., Malizia, A., Martínez-Ramos, M., Mascaro, J., Muthumperumal, C., Muthuramkumar, S., Nogueira, A., Parren, M.P.E., Parthasarathy, N., Pérez-Salicrup, D.R., Putz, F.E., Romero-Saltos, H.G., Sridhar Reddy, M., Nsanyi Sainge, M., Thomas, D. & Van Melis, J. 2015. Biogeographical patterns of liana

- abundance and diversity. *En: Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J. & Putz, F.E. (eds.), Ecology of Lianas*. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 131-146.
- Dillenburg, L.R., Whigham, D.F., Teramura, A.H. & Forseth, I.N. 1993. Effects of below- and aboveground competition from the vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quinquefolia* on the growth of the tree host *Liquidambar styraciflua*. *Oecologia* 93: 48-54.
- DiMichele, W.A. & Falcon-Lang, H.J. 2011. Pennsylvanian 'fossil forests' in growth position (TO assemblages): origin, taphonomic bias and palaeoecological insights. *Journal of the Geological Society* 168(2): 585-605.
- DiMichele, W.A. & Gastaldo, R.A. 2008. Plant Paleocology in deep time. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95: 144-198.
- DiMichele, W.A. 2006. Paleocology of Late Paleozoic pteridosperms from tropical Euramerica. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133 (1): 82-118.
- Dobbins, D. 1981. Anomalous secondary growth in lianas of the Bignoniaceae is correlated with the vascular pattern. *American Journal of Botany* 68: 142-144.
- Dobbins, D.R. & Fisher, J.B. 1986. Wound responses in girdled stems of lianas. *Botanical Gazette* 147(3): 278-289.
- Dosil Hiriart, F.D., Cabanillas, P., Apodaca, M.J., Benedictto, M., Barral, L. & Guerrero, E.L. 2018. Listado comentado de las plantas vasculares trepadoras y epífitas de la costa rioplatense del Partido de Quilmes (Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 53(1): 103-113.
- Du Rietz, G.E. 1931. Life forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeographica Suecica* 3: 1-195.
- Duarte, M., Aguiar, F., Ferreira, M. & Albuquerque, A. 2007. Pode a Vegetação das Galerias Ribeirinhas Reflectir as Perturbações Resultantes da Actividade Humana?. *Silva Lusitana* 15 (2): 257-276.
- Dubuisson, J.-Y., Hennequin, S., Rakotondrainibe, F. & Schneider, H. 2003. Ecological diversity and adaptive tendencies in the tropical fern *Trichomanes* L. (Hymenophyllaceae) with special reference to climbing and epiphytic habits. *Botanical Journal of Linnean Society* 142: 41-63.
- Dunn, M.T. 2004. The Fayetteville flora I: Upper Mississippian (middle Chesterian/lower Namurian A) plant assemblages of permineralized and compression remains from Arkansas, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology* 132(1-2): 79-102.
- Dunn, M.T., Mapes, G. & Rothwell, G.W. 2006. The Fayetteville flora of Arkansas (USA): a snapshot of terrestrial vegetation patterns within a clastic swamp at Late Mississippian time. *Geological Society of America, Special Paper* 399: 127-137.
- Durigon, J., Durán, S.M. & Gianoli, E. 2013. Global distribution of root climbers is positively associated with precipitation and negatively associated with seasonality. *Journal of Tropical Ecology* 29: 357-360.



- Dusén, P. & Neger, F.W. 1921. Über xylopodien. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt* 38: 258-317.
- Ellenberg, H. & Mueller-Dombois, D. 1966. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel* 37: 56-73.
- Engelberth, J. 2003. Mechanosensing and signal transduction in tendrils. *Advances in Space Research* 32: 1611-1619.
- Esau, K. 1993. *Anatomía de las plantas con semilla*. Buenos Aires, Hemisferio Sur, 512 pp.
- Evert, R.F. 2006. *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. 3ra ed. John Wiley & Sons, New Jersey, 601 pp.
- Ewers, F.W., Fisher, J.B. & Chiu, S-T. 1990. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84(4):544-552.
- Farjon, A. 2005. *A Monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*. Kew Royal Botanical Garden, Kew, 643 pp.
- Ferguson, D.K. 2005. Plant Taphonomy: Ruminations on the Past, the Present, and the Future. *PALAIOS* 20 (5): 418-428.
- Fernández López, S. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Madrid, 167 pp.
- Field, T.S., Chatelet, D.S., Balun, L., Schilling, E.E. & Evans, R. 2012. The evolution of angiosperm lianescence without vessels – climbing mode and wood structure-function in *Tasmannia cordata* (Winteraceae). *New Phytologist* 193: 229-240.
- Finet, C. & Jaillais, Y. 2012. Auxology: When auxin meets plant evo-devo. *Developmental Biology* 369: 19–31.
- Fisher, J.B. & Ewers, F.W. 1992. Xylem pathways in liana stems with variant secondary growth. *Botanical Journal of the Linnean Society* 108(2): 181-202.
- Fitting, J. 1923. *Capítulo III: Organografía*. En: Fitting, J., Jost, L., Schenck, E. y Karsten, J. (eds.), Tratado de botánica, Strasburger. 1<sup>ra</sup> edición. Manuel Marín editor, Barcelona, pp. 69-191.
- Fitting, J. 1949. *Capítulo III: Organografía*. En: Fitting, J., Sierp, A., Harder, R. y Firbas, F. (eds.), Tratado de botánica, Strasburger. 4<sup>ta</sup> edición. Manuel Marín editor, Buenos Aires, pp. 67-181.
- Font Quer, P. 1993. *Diccionario de Botánica*. 2 vol. Labor, Barcelona, 1244 pp.
- Forrester, J.W. 1968. *Principles of Systems*. MIT Press, Cambridge. 387 pp.
- French, J.C. 1987. Systematic occurrence of a sclerotic hypodermis in roots of Araceae. *American Journal of Botany* 74: 891-903.
- Furuta, K.M., Hellmann, E. & Helariutta, Y. 2014. Molecular control of cell specification and cell differentiation during procambial development. *Annual Review of Plant Biology* 65:607–38

- Gallagher, R.V. & Leishman, M.R. 2012. A global analysis of trait variation on evolution in climbing plants. *Journal of Biogeography* 39: 1757-1771.
- Gallenmüller, F., Müller, U., Rowe, N. & Speck, T. 2001. The growth form of *Croton pullei* (Euphorbiaceae)- Functional morphology and biomechanics of a neotropical liana. *Plant Biology (Stuttgart)* 3: 50-61.
- Galtier, J. 1988. Morphology and phylogenetic relationships of early Pteridosperms. *En: Beck, C.B. (ed.), Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, Nueva York, pp. 135-176.
- Garrido-Pérez, E.I. & Burnham, R.J. 2010. The evolution of host specificity in liana-tree interactions. *Puente Biológico* 3: 145-157.
- Garrido-Pérez, E.I., Durán, R. & Gerold, G. 2012. Las relaciones liana-árbol: repercusiones sobre las comunidades arbóreas y sobre la evolución de los árboles. *Interciencia* 37: 183-189.
- Gatsuk, L.E., Smirnova, V., Vorontzova, L.I., Zaugolnova, L.B. & Ztiukova., L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: A review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- Gell-Mann, M. 2003. *El quark y el jaguar; Aventuras en lo simple y lo complejo*. Tusquets, Barcelona, 413 p.
- Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. *En: Putz, F.E. & Mooney, H.A. (eds.), The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-52.
- Gerasimidis, A. & Korakis, G. 2009. Contribution to the study of the flora of Mount Mitsikeli, NW Greece. *Flora Mediterranea* 19: 161-184.
- Gianoli, E. 2004. Evolution of a climbing habit promotes diversification in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 2011-2015.
- Gianoli, E. 2015. The behavioural ecology of climbing plants. *AoB (Annals of Botany) plants* 7: 1-11 (plv013; doi:10.1093/aobpla/plv013).
- Gianoli, E. & Carrasco-Urra, F. 2014. Leaf Mimicry in a Climbing Plant Protects against Herbivory. *Current Biology* 24: 984-987.
- Givnish, T.J. & Vermeij, G.J. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *The American Naturalist* 110 (975): 743-778.
- Gordenko, N.V. 2008. Middle Jurassic flora of the Peski locality (Moscow Region): Systematics, paleoecology, and phytogeography. *Paleontological Journal* 42(12): 1285-1382.
- Goriely, A., & Neukirch, S. 2006. Mechanics of climbing and attachment in twining plants. *Physical review letters* 97 (18): 184302-1 -184302-4.
- Gorshkova, T., Brutch, N., Chabbert, B., Deyholos, M., Hayashi, T., Lev-Yadún, S., Mellerowicz, E.J., Morvan, C., Neutelings, G. & Pilate, G. 2012. Plant fiber formation: state of the art, recent and expected progress, and open questions. *Critical Reviews in Plant Sciences* 31(3): 201-228.

- Gould, S.J. 1965. Is uniformitarianism necessary?. *American Journal of Science* 263: 223-228.
- Gradzinski, R. & Doktor, M. 1995. Upright stems and their burial conditions in the coal-bearing Mudstone Series (Upper Carboniferous), Upper Silesia Coal Basin, Poland. *Studia Geologica Polonica* 108: 129-147.
- Granados, J. & Körner, C. 2002. In deep shade, elevated CO<sub>2</sub> increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Biology* 8: 109-1117.
- Greenwood, D.R. 1991. The Taphonomy of Plant Macrofossils. *En: Donovan, S.K. (ed.), The Processes of Fossilization*, pp. 141-169. Belhaven Press, London.
- Greenwood, D.R. 2005. Leaf Margin Analysis: taphonomic constraints. *PALAIOS* 20: 498-507.
- Grigore, M.N., Ivanescu, L. & Toma, C. 2014. *Halophytes: an integrative anatomical study*. Springer Verlag. 548 p.
- Groover, A. 2020. Woody plant evolution: exceptional lianas reveal rules of woody growth. *Current Biology* 30(2): R76-R78.
- Grubb, P.J., Lloyd, J.R., Pennington, T.D. & Whitmore, T.C. 1963. A comparison of Montane and Lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. *Journal of Ecology* 51 (3): 567-601.
- Guerrero, E.L., Apodaca, M.J., Dosil-Hiriart, F.D. & Cabanillas, P.A. 2018. Análisis biogeográfico de los humedales del sistema fluvial del Río de la Plata basado en plantas trepadoras y epífitas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89(4): 1190-1200.
- Gutiérrez, M., San Miguel-Chávez, R. & Terrazas, T. 2009. Xylem conductivity and anatomical traits in diverse lianas and small trees species from the tropical forest of Southwest Mexico. *International Journal of Botany* 5: 279-286.
- Haberlandt, G. 1901. *Sinnesorgane Im Pflanzenreich: Zur Perception Mechanischer Reize*. W. Engelmann, Leipzig, 163 pp.
- Haberlandt, G. 1914. *Physiological Plant Anatomy*. Macmillan, London. 808 p.
- Hamant, O. & Moullia, B. 2016. How do plants read their own shapes?. *New Phytologist* 212: 333-337.
- Haq, F. 2017. Morpho-anatomical description of *Lygodium hazaricum* Haq a new contribution to the fern flora of Pakistan. *Tropical Plant Research* 4(2): 358-362.
- Harris, J.M. 1969. On the causes of spiral grain in the corewood of radiata pine. *New Zealand Journal of Botany* 7: 189-213.
- Harris, J.M. 1973. Spiral grain and xylem polarity in radiata pine: microscopy of cambial reorientation. *New Zealand Journal of Forestry Science* 3: 363-378.

- Hegarty, E.E. 1990. Leaf life-span and leafing phenology of lianes and associated trees during a rainforest succession. *Journal of Ecology* 78: 300-312.
- Hegarty, E.E. 1991. Vine-host interactions. En: Putz, F.E. & Mooney, H. A. (eds.), *The biology of vines*, pp. 357-375. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hegarty, E.E. & Clifford, H.T. 1990. *Climbing Angiosperms in the Australian flora*. En: Werren, G. & Kershaw, P. (eds), *The Rainforest Legacy*. Australian Government Publishing Service, Canberra, pp. 105-120.
- Hempel, C. 1978. *Filosofía de las ciencias naturales*. Madrid. Alianza editorial. 168 p.
- Hérail, M.J. 1865. Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des dicotylédones. *Annales des Sciences Naturelles, 7me série, Botanique* 12: 203-314.
- Hernández, Z. 2005. *Modelos arquitectónicos en humedales andinos: un abanico de respuestas funcionales (Andes de Venezuela)*. Tesis de Maestría, Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela, 178 pp.
- Hernes, P.J., Benner, R., Cowie, G.L., Goñi, M.A., Bergamaschi, B.A. & Hedges, J.I. 2001. Tannin diagenesis in mangrove leaves from a tropical estuary: a novel molecular approach. *Geochimica Cosmochimica Acta* 65: 3109-3122.
- Hesse, L., Wagner, S.T. & Neinhuis, S. 2016. Biomechanics and functional morphology of a climbing monocot. *AoB Plants* 8: plw005, doi: [10.1093/aobpla/plw005](https://doi.org/10.1093/aobpla/plw005).
- Hladik, A. 1974. Importance des lianes dans la production foliaire de la foret equatoriale du Nord-Est du Gabon. *Comptes Rendus, Academie des Sciences (Paris) ser. D* 278: 2527-30.
- Hoffman, L.A. & Tomescu, A.M. 2013. An early origin of secondary growth: *Franhueberia gerriennei* gen. et sp. nov. from the Lower Devonian of Gaspé (Quebec, Canada). *American Journal of Botany* 100(4): 754-763.
- Hoffmann, B., Chabbert, B., Monties, B. & Speck, T. 2003. Mechanical, chemical and X-ray analysis of wood in the two tropical lianas *Bauhinia guianensis* and *Condylocarpon guianense*: variations during ontogeny. *Planta* 217: 32-40.
- Hurrell, J.A. 2000. *Introducción*. En: Hurrell, J.A. (ed.), *Biota Rioplatense V. Plantas trepadoras, nativas y exóticas*(2da. ed.: 2006). Editorial Lola, Buenos Aires, pp. 16-25.
- Hurrell, J.A. (dir.). 2008. *Flora Rioplatense. 3. Monocotildóneas. I*. Editorial Lola, Buenos Aires, pp. 7-15.
- Hurrell, J.A., Cabanillas, P.A. & Delucchi, G. 2011. *Wisteria sinensis* (Leguminosae) adventicia en la Argentina. Primer registro y mecanismos de expansión. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, "Bernardino Rivadavia" n.s.* 13 (2): 125-130.
- Hurrell, J.A., Cabanillas, P.A., Buet Costantino, F. & Delucchi, G. 2012a. Bignoniaceae adventicias en la Argentina. Primera cita de *Podranea ricasoliana* y nuevos registros de *Campsis radicans*. *Revista del*

*Museo Argentino de Ciencias Naturales*, "Bernardino Rivadavia" n.s. 14 (1): 15-22.

- Hurrell, J.A., Delucchi, G., & Cabanillas, P. 2012b. Primera cita de *Parthenocissus tricuspidata* y nuevo registro de *P. quinquefolia* (Vitaceae) adventicias en la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, "Bernardino Rivadavia" n.s. 14(2): 235-242.
- Hurrell, J.A., Cabanillas, P.A., Guerrero, E.L., & Delucchi, G. 2014. Naturalización y etnobotánica de *Vitis labrusca* L. (Vitaceae) en la región rioplatense, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, "Bernardino Rivadavia" n.s. 16(1): 13-18
- Hutton, J. 1795. *Theory of the Earth; with proofs and illustrations*. Creech, Edinburgh, 3 vols.
- I.A.W.A. Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* n.s. 10: 219-332.
- I.A.W.A. Committee. 2004. List of microscopic features for softwood identification. *IAWA J.* 25: 1-70.
- Ichihashi R., Nagashima H. & Tateno M. 2009. Morphological differentiation of current-year shoots of deciduous and evergreen lianas in temperate forests in Japan. *Ecological Research* 24: 393-403.
- Iqbal, M. & Ghouse, A.K.M. 1990. Cambial concept and organization. En: M. Iqbal (Ed.) *The Vascular Cambium*. Research Studies Press, Taunton, pp. 1-36.
- Isnard, S. & Silk, W.K. 2009. Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century (Darwin Bicentennial Special Invited Paper). *American Journal of Botany* 96 (7): 1205-1221.
- Isnard, S., Rowe N. & Speck T. 2003. Growth habit and mechanical architecture of the sand dune-adapted climber *Clematis flammula* var. *maritima* L. *Annals of Botany* 91: 407-417.
- IUGS (International Union of Geological Sciences). 1994. *International Stratigraphic Guide: A Guide to Stratigraphic Classification, Terminology, and Procedure*. Geological Society of America, Boulder. 214 p.
- Jacobs B.F. & Winkler, D.A. 1992. Taphonomy of a middle Miocene autochthonous forest assemblage, Ngorora Formation, central Kenya. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 99(1-2): 31-40.
- Jaffe, M.J. & Galston, A.W. 1968. The physiology of tendrils. *Annual Review of Plant Physiology* 19: 417-434.
- Johnson, M.A. & Truscott, F.H. 1956. On the anatomy of *Serjania*. I. Path of the bundles. *American Journal of Botany* 43: 509-518.
- Jouannet, V., Brackmann, K. & Greb, T. 2015. (Pro)cambium formation and proliferation: two sides of the same coin?. *Current opinion in plant biology* 23: 54-60.
- Jud, N.A. & Nelson, C.W. 2017. A liana from the lower Miocene of Panama and the fossil record of Connaraceae. *American Journal of Botany* 104(5): 685-693.

- Jud, N.A., Allen, S.E., Nelson, C.W., Bastos, C.L., & Chery, J.G. 2021. Climbing since the early Miocene: The fossil record of Paullinieae (Sapindaceae). *Plos one* 16(4): 1-22 (e0248369).
- Kawano, T., Kawano, A. & Kawano, M. 2012. Simplified exercise for mechanical repositioning of growing runners of forcing-cultured *Cucumber* plants against the supporting tendril tensile strength. *Environmental Control in Biology* 50(4): 415-423.
- Kerp, H. & Krings, M. 1998. Climbing and scrambling growth habits: common life strategies among Late Carboniferous seed ferns. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series IIA Earth and Planetary Science* 326: 583-588.
- Klaassen, R.K.W.M. 1999. Wood anatomy of the Sapindaceae. *IAWA Journal* (Supplement 2), Leiden, 219 pp.
- Ko Ko, T.W., Stephenson, S.L., Hyde, K.D., Rojas, C. & Lumyong, S. 2010. Patterns of occurrence of myxomycetes on lianas. *Fungal Ecology* 3(4): 302-310.
- Koeniguer, J.C. 1973. Sur une liane plio-quadernaire du Tchad. *Bulletin du Museum National D'Histoire Naturelle, 3rd series* 172: 81-89.
- Kolman, E. 1974. *¿Qué es la cibernética?*. Buenos Aires, Ediciones Siglo Veinte, 86 p.
- Kowalewski, M. 1999. Actupaleontology: The strength of its limitations. *Acta Paleontologica Polonica* 44: 452-454.
- Krecek, P., Skupa, P., Libus, J., Naramoto, S., Tejos, R., Friml, J., & Zazimalová, E. 2009. The PIN-FORMED (PIN) protein family of auxin transporters. *Genome biology* 10(12): 249, doi: 10.1186/gb-2009-10-12-249.
- Krings, M. & Kerp, H. 1997. Cuticles of *Lescuropteris genuina* from the Stephanian Upper Carboniferous) of Central France: evidence for a climbing growth habit. *Botanical Journal of the Linnean Society* 123(1): 75-89.
- Krings, M. & Kerp, H. 1999. Morphology, growth habit, and ecology of *Blanziopteris praedentata* Gothan, nov. comb. A climbing neuropterid seed fern from the Stephanian of Central France. *International Journal of Plant Sciences* 160(3): 603-619.
- Krings, M. & Kerp, H. 2000. A contribution to the knowledge of the pteridosperm genera *Pseudomariopteris* Danzé-Corsin nov. emend. and *Helenopteris* nov. gen. *Review of Palaeobotany and Palynology* 111: 145-195.
- Krings, M. & Kerp, H. 2006. *Neuropteris attenuata*, a narrow-stemmed, leaning or lianescent seed fern from the Upper Pennsylvanian of Lower Saxony, Germany. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 201(3): 233-239.
- Krings, M., Kerp, H., Taylor, T.N. & Taylor, E.L. 2001. Reconstruction of *Pseudomariopteris busquetti*, a vine-like Late Carboniferous-Early Permian Pteridosperm. *American Journal of Botany* 88: 767-776.

- Krings, M., Kerp, H., Taylor, T.N. & Taylor, E.L. 2003. How paleozoic vines and lianas got off the ground: on scrambling and climbing Carboniferous–Early Permian pteridosperms. *Botanical Review* 69: 204-224.
- Kusumoto, B., Enoki, T. & Kubota, Y. 2012. Determinant factors influencing the spatial distributions of subtropical lianas are correlated with components of functional trait spectra. *Ecological Research* 28: 9-19.
- Lachaud, S., Catesson A.-M. & Bonnemain, J.-L. 1999. Structure and functions of the vascular cambium. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences du Paris, Sciences de la vie* 322, 633–650
- Lawrence, D.R. 1971. The nature and structure of paleoecology. *Journal of Paleontology* 45: 593-607.
- Lebrun, J. 1937. Observations sur la morphologie et l'écologie des lianes de la forêt équatoriale du Congo. *Bulletin de l'Institut du Royal College Belge* 8 (1): 78-87.
- Lee, D.W. & Richards, J.H. 1991. Heteroblastic development in vines. *En: Putz, F.E. & Money, H.A. (eds.), The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 205-244.
- Lehnebach, R. 2012. *Evolution et diversité des traits morpho-anatomiques chez les lianes tropicales*. Masters Thesis, Université Montpellier II–Sciences et Techniques du Languedoc, France. 59 p.
- Lens, F., Sperry, J. S., Christman, M. A., Choat, B., Rabaey, D. & Jansen, S. 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist* 190: 709-723.
- Lens, F., Tixier, A., Cochard, H., Sperry, J. S., Jansen, S., & Herbette, S. 2013. Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Current opinion in plant biology* 16(3): 287-292.
- Levin, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *The Quarterly Review of Biology* 48(1): 3-15.
- Lev-Yadún, S. 1994. Induction of Near-vessellessness in *Ephedra campylopoda* C. A. Mey. *Annals of Botany* 74(6): 683–687.
- Lev-Yadún, S. & Aloni, R. 1993. Variant secondary growth in old stems of *Ephedra campylopoda* CA Mey. *Botanical journal of the Linnean Society* 112(1): 51-58.
- Lev-Yadún, S. & Aloni, R. 1995. Differentiation of the ray system in woody plants. *The Botanical Review* 61(1): 45-84.
- Lewontin, R.C. 2000. *Genes, organismo y ambiente: las relaciones de causa y efecto en biología*. Editorial Gedisa, Barcelona, 126 pp.
- Li, H., & Taylor, D. W. 1998. *Aculeovinea yunguiensis* gen. et sp. nov. (Gigantopteridales), a new taxon of gigantopterid stem from the Upper Permian of Guizhou Province, China. *International Journal of Plant Sciences* 159(6): 1023-1033.
- Li, H., & Taylor, D.W. 1999. Vessel-bearing stems of *Vasovinea tianii* gen. et sp. nov. (Gigantopteridales) from the Upper Permian of Guizhou Province, China. *American Journal of Botany* 86 (11): 1563-1575.

- Li, H., Tian, B., Taylor, E.L. & Taylor, T.N. 1994. Foliar anatomy of *Gigantonoclea guizhouensis* (Gigantopteridales) from the Upper Permian of Guizhou Province, China. *American Journal of Botany* 81 (6): 678-689.
- Lim, D.O. 1996. Spiral growth in *Cudrania tricuspidata* caused by liana entwinnement. *IAWA Journal* 17: 133-140.
- Lindman, C.A.M. 1914. Nagra bidrag till fragan: buske eller träd?. *K. Vetenskapsakademiens Arsbok* 1212: 231-287.
- Lisk, H. 1924. Cellular structure of tendrils. *The Botanical Gazette* 78: 85-102.
- Lorea, L. & Brassiolo, M. 2007. Establecimiento de lianas sobre los árboles de un bosque del Chaco Húmedo Argentino. *Revista Forestal Venezolana* 51 (1): 47-55.
- Lutz, A.I. & Martínez, L.C. 2007. Nuevo género y especie de liana del Mioceno Superior (Formación Palo Pintado), provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 44(1): 205-213.
- Lutz, H.J. 1943. Injuries to trees caused by *Celastrus* and *Vitis*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 70: 436-439.
- MacGinitie, H.D. 1953. *Fossil plants of the Florissant beds, Colorado*. Carnegie Institute of Washington Publication 599:1-198.
- Margalef, R. 1986. *Ecología*. Omega, Barcelona, 951 pp.
- Margalef, R. 1991. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Universitat de Barcelona, Barcelona, 290 pp.
- Martín, S.G., Waechter, J.L. & Cabral, E.L. 2011. Epífitas vasculares en tres especies arbóreas del Nordeste argentino. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 46 (Suplemento): 197-198.
- Martins, A.R., Bombo, A.B., Soares, A.N. & Appezzato-da-Glória, B. 2013. Aerial stem and leaf morphoanatomy of some species of *Smilax*. *Brazilian Journal of Pharmacognosy* 23(4): 576-584.
- Maruyama, M. 1980. Minscapes and science theories. *Current Anthropology* 21: 589-608.
- Marvin, D.C., Winter, K., Burnham, R.J. & Schnitzer, S.A. 2015. No evidence that elevated CO<sub>2</sub> gives tropical lianas an advantage over tropical trees. *Global Change Biology* 21(5): 2055-2069.
- Masselter, T., Speck T. & Rowe, N.P. 2006. Ontogenetic reconstruction of the Carboniferous seed plant *Lyginopteris oldhamia*. *International Journal of Plant Sciences* 167(1):147-166.
- Masselter, T., Rowe, N.P., & Speck, T. 2007. Biomechanical reconstruction of the Carboniferous seed fern *Lyginopteris oldhamia*: implications for growth form reconstruction and habit. *International Journal of Plant Sciences* 168(8): 1177-1189.
- Maturana, H.R. & Varela, F. 1994. *De Máquinas y Seres Vivos. Autopoiesis: de la organización de lo vivo*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, 140 pp.
- Maturana, H.R. & Varela, F. 2003. *El árbol del conocimiento: las bases biológicas del entendimiento*



- humano*. Lumen, Buenos Aires, 208 pp.
- Mc Culloh, K.A., Sperry, J.S. & Adler, F.R. 2004. Murray's Law and the hydraulic vs. mechanical functioning of wood. *Functional Ecology* 18: 931-938.
- McElwain, J.C., Popa, M.E., Hesselbo, S.P., Haworth, M., & Surlyk, F. 2007. Macroecological responses of terrestrial vegetation to climatic and atmospheric change across the Triassic/Jurassic boundary in East Greenland. *Paleobiology* 33(4): 547-573.
- McGuire, K.L., Zak, D.R., Edwards, I.P., Blackwood, C.B. & Upchurch, R. 2010. Slowed decomposition is biotically mediated in an ectomycorrhizal, tropical rain forest. *Oecologia* 164(3): 785-795.
- McLean, B.G., Hempel, F. D. & Zambryski, P. C. 1997. Plant intercellular communication via plasmodesmata. *The Plant Cell* 9: 1043-1054.
- Mellerowicz, E.J., Baucher, M., Sundberg, B. & Boerjan, W. 2001. Unravelling cell wall formation in the woody dicot stem. *Plant Molecular Biology* 47: 239-274.
- Melzer, B. Seidel, R., Steinbrecher, T. & Speck, T. 2012. Structure, attachment properties, and ecological importance of the attachment system of English ivy (*Hedera helix*). *Journal of Experimental Botany* 63: 191-201.
- Menninger, E.A. 1970. *Flowering vines of the world: an encyclopedia of climbing plants*. Hearthsides Press, New York, 410 pp.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. (eds.). 1983. *Anatomy of the Dicotyledons*, 2<sup>nd</sup> ed. Clarendon Press, Oxford, 297 pp.
- Metcalf, C.R. 1983. Anomalous structure. *En: Metcalfe, C.R. & Chalk, L. (eds.) Anatomy of the Dicotyledons* 2<sup>nd</sup> ed. Clarendon Press, Oxford, pp. 52-53.
- Mickle, J.E. 1980. *Ankyropteris* from the Pennsylvanian of Eastern Kentucky. *Botanical Gazette* 141(2): 230-243.
- Mickle, J.E. 1984. Taxonomy of specimens of the Pennsylvanian-Age Marattiaean Fern *Psaronius* from Ohio and Illinois. *Illinois State Museum Scientific Paper* 19: 1-64.
- Mirbel (Brisseau de M.), C.F. 1828. Note sur l'organisation de la tige d'un très vieux *Calycanthus floridus* du potager royal de Versailles. *Annales des Sciences naturelles, Botanique, 1<sup>re</sup> série* 14: 367-370.
- Mohl, H. von. 1827. *Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen*. H. Laupp, Tübingen, 152 pp.
- Morin, E. 1983. *El Método II: La vida de la vida*. Ediciones Cátedra, Madrid, 543 pp.
- Mosbrugger, V. & Roth, A. 1996. Biomechanics in fossil plant biology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 195-207.

- Mösle, B., Collinson, M.E., Finch, P., Stankiewicz, B.A., Scott, A.C. & Wilson, R. 1998. Factors influencing the preservation of plant cuticles: a comparison of morphology and chemical composition of modern and fossil examples. *Organic Geochemistry* 29: 1369-1380.
- Múlgura, M.E. 1979. *Cuscutaceae*. En: Burkart, A. (ed.), Fl. Ilustr. Entre Ríos. *Colecciones Científicas del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria* 6 (5): 195-203.
- Muller, O. 1887. Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 4: 97-143.
- Murtaza, G., Majid, S. A., & Asghar, R. 2004. Morpho-palynological studies on the Climbing Fern *Lygodium japonicum*. *Asian Journal of Plant Sciences* 3: 728-730.
- Netto, L. 1866. La structure anormale des tiges de lianes. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, 5<sup>ème</sup> série* 6: 317-322.
- Niklas, K.J. & Pratt, L.M. 1980. Evidence for lignin-like constituents in early Silurian (Llandoveryan) plant fossils. *Science* 209:396–397.
- Niklas, K.J. 1992. *Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function*. The University of Chicago Press, Chicago, 607 pp.
- Notov, A.A. 2005. Functional organization and individual development of modular objects. *Wulfenia* 12: 65–85.
- Notov, A.A. 2011. Modular organization: A model for biological research. *Wulfenia* 18: 113–131.
- Novozhilov, Y.K., Rollins, A.W. & Schnittler, M. 2017. Ecology and Distribution of Myxomycetes. En: Stephenson, S.L. & Rojas, C. (Eds.) *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*. Academic Press. Cambridge. Pp: 253-297.
- Obaton, M. 1960. Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique et Biologie Végétale* 12: 1-220.
- Oborny, B. 2003. External and internal control in plant development. *Journal of Systems Science and Complexity* 16 (3): 339-349.
- Ogawa, H., Yoda, K., Ogino, K. & Kira, T. 1965. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass. *Nature and Life in South-East Asia* 4: 49-80.
- Oliveira, N.A. & Amaral, I.L. 2005. Aspectos florísticos, fitossociológicos e ecológicos de um sub-bosque de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 35 (1): 1-16.
- Olson, M.E., Anfodillo, T., Rosell, J.A., Petit, G., Crivellaro, A., Isnard, S., León-Gómez, C., Alvarado-Cárdenas, L.O. & Castorena, M. 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters* 2014: 1-10.

- Opluštil, S., Pšenička, J., Libertín, M., Bashforth, A.R., Šimůnek, Z., Drábková, J. & Dašková, J. 2009. A Middle Pennsylvanian (Bolsovian) peat-forming forest preserved in situ in volcanic ash: the Whetstone Horizon in the Radnice Basin, Czech Republic. *Review of Palaeobotany and Palynology* 155: 234-274.
- Pace, M.R. 2015. *Evolution of the vascular system in lineages that contain lianas*. Tese (Doutorado). Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Botânica, 240 p.
- Pace, M.R., Lohmann, L.G., & Angyalossy, V. 2011. Evolution of disparity between the regular and variant phloem in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *American Journal of Botany* 98(4): 602-618.
- Pace, M.R., Lohmann, L.G., Olmstead, R.G., & Angyalossy, V. 2015. Wood anatomy of major Bignoniaceae clades. *Plant Systematics and Evolution* 301 (3): 967-995.
- Pace, M.R., Acevedo-Rodríguez, P., Amorim, A.M. & Angyalossy, V. 2018. Ontogeny, structure and occurrence of interxylary cambia in Malpighiaceae. *Flora* 241: 46-60.
- Palm, L.H. von. 1827. *Ueber das Winden der Pflanzen: Eine botanisch-physiologische Abhandlung*. Löflund & Sohn, Stuttgart, 101 pp.
- Pan, A., Jacobs, B. & Currano, E. 2014. Dioscoreaceae fossils from the late Oligocene and Miocene Ethiopia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 175:17-28.
- Panareda, J.M. & Nuet, J. 1994. Tipología y cartografía corológica de las plantas vasculares de Montserrat (Cordillera Prelitoral Catalana). *Revista de Geografia (Barcelona)* 27-28: 33-58.
- Paudel, E., Dossa, G.G., de Blécourt, M., Beckschäfer, P., Xu, J. & Harrison, R.D. 2015. Quantifying the factors affecting leaf litter decomposition across a tropical forest disturbance gradient. *Ecosphere* 6(12): 1-20.
- Penfound, W. 1966. The roles of vines in plant communities. *Advances Frontiers in Plant Sciences* 17: 187-192.
- Penhallow, D. P. 1886. Tendril movements in *Cucurbita maxima* and *C. pepo*. *American Journal of Sciences and Arts* 31: 49.
- Perilli, S., Di Mambro, R. & Sabatini, S. 2012. Growth and development of the root apical meristem. *Current opinion in plant biology* 15(1): 17-23.
- Perreta, M.G. & Vegetti, A.C. 2005. Patrones estructurales en las plantas vasculares: Una revisión. *Gayana Botanica* 62 (1): 9-19.
- Pfeiffer, H. 1926. Das abnorme Dickenwachstum. *En: Linsbauer, K. (ed.), Handbuch der Pflanzenanatomie*. Gebrüder Bornträger Verlag. Berlin, Stuttgart. 272 pp.
- Pfeiler, K.C. 2020. Exploring the origins of secondary growth—two Lower Devonian (Emsian) euphylllophytes from Gaspé, Canada, and their implications for the evolution of secondary growth. Tesis de Master of Science in Biology, Humboldt University, 101 pp.

- Philip Smith, E. 1925. *A comparative study of the stem structure of the genus Clematis: With special reference to the anatomical changes induced by Vegetative Propagation* (Tesis doctoral). University of Edinburgh, Edinburgh, 115 pp.
- Pickett-Heaps, J.D., Gunning, B.E.S., Brown, R.C., Lemmon, B.E. & Cleary, A.L. 1999. The cytoplasmic concept in dividing plant cells: Cytoplasmic domains and the evolution of spatially organized cell division. *American Journal of Botany* 86 (2): 153-172.
- Pigg, K.B., Taylor, T.N., & Stockey, R.A. 1987. Paleozoic seed ferns: *Heterangium kentuckyensis* sp. nov., from the Upper Carboniferous of North America. *American Journal of Botany* 74(8): 1184-1204.
- Pinard, M.A. & Putz, F.E. 1992. Vine infestation of large remnant trees in logged forest in Sabah, Malaysia: Biomechanical facilitation in vine succession. *Journal of Tropical Forest Science* 6 (3): 302-309.
- Prigogine, I. 1983. *¿Tan solo una ilusión? Una exploración del caos al orden*. Tusquets Editores, Barcelona, 336 pp.
- Psenicka, J. & Oplustil, S. 2013. The epiphytic plants in the fossil record and its example from in situ tuff from Pennsylvanian of Radnice Basin (Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, 88(2): 401-416.
- Putz, F.E. 1982. *The natural history of lianas and their influence on tropical forest dynamics*. Faculty of the Graduate School of Cornell University, New York, 104 pp.
- Putz, F.E. & Chai, P. 1987. Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology* 75: 523-531.
- Putz, F.E. & Holbrook, N.M. 1991. Biomechanical studies of vines. *En: Putz, F.E. & Mooney, H.A. (eds.), The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge, 73-97.
- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A. & Aiello, A. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13: 1011-1020.
- Radlkofer, L. 1875. *Serjania sapindacearum genus monographice descriptum*. Verlag der K.B. Akademie, 392 pp.
- Ragni, L. & Greb, T. 2018. Secondary growth as a determinant of plant shape and form. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 79 : 58-67.
- Raunkiaer, C. 1905. Types biologiques pour la géographie botanique. *Videnskabernes Selskabs Oversigter* 1905: 347-438.
- Raunkiaer, C. 1907. *Planteriget's Livsformer og deres Betydning for Geografien*. Gyldendalske Boghandel-Nordisk Forlag, Oslo, 132 pp.
- Raunkiaer, C. 1934. *Life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford, 632 pp.
- Raup, D.M. 1979. Biases in the fossil record of species and genera. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 13: 85-91.

- Ravololomaniraka, D. & Koechlin, J. 1970. Sur la structure anatomique de quelques lianes ligneuses de Madagascar. *Annales de l'Université de Madagascar Sciences Naturelles Mathématiques* 7: 215-230.
- Ray, T.S. 1986. Growth correlations within the segment in the Araceae. *American Journal of Botany* 73 (7): 993-1001.
- Ray, T.S. 1992. Foraging behaviour in tropical herbaceous climbers (Araceae). *Journal of Ecology* 80: 189-203.
- Richards, P.W. 1952. *The tropical rain forest. An ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge, 600 pp.
- Richter, R. 1928. Aktuopaläontologie und paläobiologie, eine abgrenzung. *Senckenbergiana* 10: 285-292.
- Rojas, C., Rollins, A.W., & Stephenson, S.L. 2014. Distribution of myxomycetes among the microhabitats available for these organisms in tropical forests. En: *Fungi From Different Substrates*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 126-143.
- Romberger, J.A., Hejnowicz, Z. & Hill, J.F. 1993. *Plant structure: function and development. A treatise on anatomy and vegetative development with special reference to woody plants*. Springer-Verlag GmbH & Co., Berlin, 524 pp.
- Rome de l'Isle, J.B.L. 1783. *Cristallographie ou Description des formes propres à tous les corps du regne minéral dans l'état de combinaison saline, pierreuse ou métallique*. Imprimerie de Monsieur, Paris, 4 Tomos.
- Rosell, J.A. & Olson, M.E. 2014. Do lianas really have wide vessels? Vessel diameter–stem length scaling in non-self-supporting plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16: 288-295.
- Rößler, R. 2000. The late Palaeozoic tree fern *Psaronius*—an ecosystem unto itself. *Review of Palaeobotany and Palynology* 108: 55-74.
- Rothwell, G.W. 1975. Callisophytaceae (Pteridospermopsida) I. Vegetative Structures. *Palaeontographica Abt. B* 151: 171-196.
- Rothwell, G.W. & Lev-Yadún, S. 2005. Evidence of polar auxin transport in 375 million-year-old fossil wood. *American Journal of Botany* 92 (6): 903–906.
- Rowe, N.P. & Speck, T. 1998. Biomechanics of plant growth: The trouble with fossil plants. *Review of Paleobotany and Palynology* 102: 43-62.
- Rowe, N.P. & Speck, T. 2015. Stem biomechanics, strength of attachment, and developmental plasticity of vines and lianas. En: Schnitzer, S. A., Bongers, F., Burnham, R. J. & Putz, F.E. (eds.), *Ecology of Lianas*. JohnWiley & Sons, Chichester, pp. 323-341.
- Rowe, N.P., Isnard, S. & Speck, T. 2004. Diversity of mechanical architectures in climbing plants: An evolutionary perspective. *Journal of Plant Growth Regulation* 23: 108–128.

- Rowe, N.P., Isnard, S., Gallenmüller, F. & Speck, T. 2006. Diversity of Mechanical Architectures in Climbing Plants: An Ecological Perspective. *En: A. Herrel, T. Speck & N.P. Rowe (eds.) Ecology and biomechanics: A mechanical approach to the ecology of animals and plants*. Taylor & Francis, Boca Raton, pp. 35-61.
- Sattler, R. 1974. A new conception of the shoot of higher plants. *Journal of Theoretical Biology* 47 (2): 367-382.
- Sattler, R. & Rutishauser, R. 1997. The Fundamental Relevance of Morphology and Morphogenesis to Plant Research. *Annals of Botany* 80 (5): 571-582.
- Schafer, W. 1959. Elements of Actuo-paleontology. *Proceedings Salt Marsh 1958 Conference (Georgia, USA)*: 122-125.
- Schenck, H. 1892. *Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im besondern der in Brasilien einheimischen Arten. Beiträge zur Anatomie der Lianen*. *En: Schimper, A.F. (ed.), Botanische Mittheilungen aus den Tropen* 5. G. Fischer, Jena, 271 pp.
- Schenck, H. 1893. *Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. Beiträge zur Anatomie der Lianen*. *En: Schimper A.F. (ed.) Botanische Mittheilungen aus den Tropen*. G. Fischer, Jena, 291 pp.
- Schneider, H. & Kenrick, P. 2001. An early Cretaceous root-climbing epiphyte (Lindsaeaceae) and its significance for calibrating the diversification of polypodiaceous ferns. *Review of Palaeobotany and Palynology* 115: 3-41.
- Schnittler, M., Lado, C., & Stephenson, S.L. 2002. Rapid biodiversity assessment of a tropical myxomycete assemblage-Maquipucuna Cloud Forest Reserve, Ecuador. *Fungal diversity* 9: 135-167.
- Schnitzer, S.A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* 166 (2): 262-276.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 223-230.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* 14: 397-406.
- Schnitzer, S.A., Kuzee, M. & Bongers, F. 2005. Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93: 1115-1125.
- Scholz, A., Klepsch, M., Karimi, Z. & Jansen, S. 2013. How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science* 4 (Article 56): 1-11.
- Schrödinger, E. 1947. *¿Qué es la vida?* Espasa Calpe, Buenos Aires, 140 pp.

- Scott, A.C. & Collinson, M.E. 2003. Non-destructive multiple approaches to interpret the preservation of plant fossils: implications for calcium-rich permineralizations. *Journal of the Geological Society* 160(6): 857-862.
- Selaya, N.G. & Anten, N.P.R. 2008. Differences in biomass allocation, light interception and mechanical stability between lianas and trees in early secondary tropical forest. *Functional Ecology* 22: 30-39.
- Sequeiros, L. 2003. Traducción del Pródromo de Steno. *Enseñanza de Las Ciencias de La Tierra* 10 (3): 245-283.
- Sevilem, I., Miyashima, S. & Helariutta, Y. 2013. Cell-to-cell communication via plasmodesmata in vascular plants. *Cell Adhesion & Migration* 7(1): 27-32.
- Sfair, J.C., Rochelle, A.L., Rezende, A.A., van Melis, J., Weiser, V.D.L., & Martins, F.R. 2015. Weak phylogenetic signal for specialisation in antagonistic liana–tree networks. *Plant Ecology & Diversity* 8(3): 379-386.
- Sheredos, B. & Bechtel, W. 2016. Imagining Mechanisms with Diagrams. *En: A. Levy & P. Godfrey-Smith (eds.), The Scientific Imagination: Philosophical and Psychological Perspectives*. Oxford, Oxford University Press, (en prensa).
- Shirley, J. & Lambert, C.A. 1918. The stems of climbing plants. *Proceeding of the Linnean Society NWS* 43: 600-609.
- Silk, W. K. & Holbrook, N.M. 2005. The importance of frictional interactions in maintaining the stability of the twining habit. *American Journal of Botany* 92 (11): 1820-1826.
- Singer, R. & da Silva Araujo, I. de J. 1979. Litter decomposition and Ectomycorrhiza in Amazonian forests 1. A comparison of litter decomposing and ectomycorrhizal Basidiomycetes in latosolterra-firme rain forest and white podzol campinarana. *Acta Amazonica* 9(1): 25-41.
- Sitte, H. 1994. Morfología y anatomía de las plantas vasculares. *En: Strasburger, P., Sitte, H. Ziegler, Ehrendorfer, F. & Bresinsky, A. (eds.), Tratado de botánica*. Omega, Barcelona, pp. 166-239.
- Smetana, O., Mäkilä, R., Lyu, M., Amirouf, A., Sánchez Rodríguez, F., Wu, M.-F., Solé-Gill, A., Leal Gavarrón, M., Siligato, R., Miyashima, S., Roszak, P., Blomster, T., Reed, J.W., Broholm, S. & Pekka Mähönen, A. 2019. High levels of auxin signalling define the stem-cell organizer of the vascular cambium. *Nature* 565: 485-489.
- Smith, S.Y., Collinson, M.E., Rudall, P.J., Simpson, D.A., Marone, F., & Stampanoni, M. 2009. Virtual taphonomy using synchrotron tomographic microscopy reveals cryptic features and internal structure of modern and fossil plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(29): 12013-12018.
- Snigirevsky, S.M. 1992. New species of the genus *Cladoxylon* (Cladoxylaceae) from the Late Devonian of the Donetz Basin. *Voprosi Paleontologii* 10: 173-178. [en ruso]
- Solereider, H. 1908. *Systematic anatomy of the dicotyledons* (trad. por L.A. Boodle & F.E. Fritsch). The

- Clarendon Press, Oxford. 1182p.
- Sota, E.R. de la. 1972. El epifitismo y las pteridófitas en Costa Rica (América Central). *Nova Hedwigia* 21: 401-465.
- Speck, T. 1994. A biomechanical method to distinguish between self-supporting and non-self supporting fossil plants. *Review of Palaeobotany and Palynology* 81: 65-82.
- Speck, T. & Rowe, N. 1994. Bending stability of plant stems: ontogenetical, ecological, and phylogenetical aspects. *Biomimetics* 2: 109–128.
- Speck, T. & Rowe, N. 2003. Modelling primary and secondary growth processes in plants: a summary of the methodology and new data from the early lignophyte. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 358: 1473-1485.
- Spicer, R.A. 1991. Plant Taphonomic Processes. En: Allison, P.A. & Briggs D.E.G. (Eds.) *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil record*. Plenum Press. New York. Pp: 71-113.
- Spicer, R.A. 2014. Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *Journal of Experimental Botany* 65(7): 1829-1848.
- Spicer, R.A. & Groover, A. 2010. Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. *New Phytologist* 186: 577–592.
- Spicer, R.A., Herman, A.B. & Kennedy, E.M. 2005. The sensitivity of CLAMP to taphonomic loss of foliar physiognomic characters. *Palaios* 20(5): 429-438.
- Stachowicz, J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51 (3): 235-246.
- Stankovic, B. & Davies, E. 2018. Communication within plant cells. En: *Concepts in Cell Biology-History and Evolution* (V. Pratap Sahi y F. Baluška): 205-219. Springer, Cham.
- Stephenson, S.L., Schnittler, M. & Novozhilov, Y.K. 2008. Myxomycete diversity and distribution from the fossil record to the present. *Biodiversity and Conservation* 17(2): 285-301.
- Stevens, G.C. 1987. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68: 77-81.
- Stevens, L.G. & Hilton, J. 2009. Ontogeny and ecology of the Filicalean fern *Oligocarpia gothanii* (Gleicheniaceae) from the Middle Permian of China. *American Journal of Botany* 96(2): 475-486.
- Strullu-Derrien, C., Kenrick, P., Rioult, J.P., & Strullu, D.G. 2011. Evidence of parasitic Oomycetes (Peronosporomycetes) infecting the stem cortex of the Carboniferous seed fern *Lyginopteris oldhamia*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278(1706): 675-680.
- Strullu-Derrien, C., Kenrick, P., Tafforeau, P., Cochard, H., Bonnemain, J.L., Le Hérisse, A., Lardeaux, H. & Badel, E. 2014. The earliest wood and its hydraulic properties documented in c. 407-million-year-old fossils using synchrotron microtomography. *Botanical Journal of the Linnean Society* 175(3): 423-437.



- Takenaka, A. 1994. Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research* 9 (2): 109-114.
- Tang, Y., Kitching, R.L. & Cao M. 2012. Lianas as structural parasites: A re-evaluation. *Chinese Science Bulletin* 57: 307-312.
- Taylor, F.H. 1972. The secondary xylem of the Violaceae: a comparative study. *Botanical Gazette* 133(3): 230-242.
- Taylor, T.N., & Millay, M.A. 1981. Morphologic variability of Pennsylvanian lyginopterid seed ferns. *Review of Palaeobotany and Palynology* 32(1): 27-62.
- Thienemann, A.F. 1956. *Leben und Umwelt. Von Gesamthaushalt der Natur*. Rowohlt, Hamburg, 153 pp.
- Tidwell, W.D., Ash, S. & Brooks, B.B. 2008. Oldest Known Dicotyledonous Lianas from the Early Cretaceous of Utah and New Mexico, U.S.A. *En: Gee, C.T. (ed.), Plants in Mesozoic Time Morphological Innovations, Phylogeny, Ecosystems*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 271-291.
- Tilsner, J., Nicolas, W., Rosado, A. & Bayer, E.M. 2016. Staying tight: Plasmodesmal membrane contact sites and the control of cell-to-cell connectivity in plants. *Annual Review of Plant Biology* 67: 337-64.
- Tomescu, A.M.F., Rothwell, G.W. & Mapes, G. 2001. *Lyginopteris royalii* sp. nov. from the Upper Mississippian of North America. *Review of Palaeobotany and Palynology* 116: 159-173.
- Tomescu, A.M.F., Rothwell, G.W. & Trivett, M.L. 2006. Kaplanopteridaceae fam. nov., additional diversity in the initial radiation of Filicalean ferns. *International Journal of Plant Sciences* 167 (3): 615-630.
- Tomescu, A.M.F., Rothwell, G.W. & Trivett, M.L. 2008. Reiterative growth in the complex adaptive architecture of the Paleozoic (Pennsylvanian) filicalean fern *Kaplanopteris clavata*. *Plant Systematics and Evolution* 270 (3): 209-216.
- Tomescu, A.M.F., Bomfleur, B., Bippus, A.C., & Savoretti, A. 2018. Why are bryophytes so rare in the fossil record? A spotlight on taphonomy and fossil preservation. *En: Krings, M., Harper, C.J., Cúneo, N.R. & Rothwell, G.W. (Eds.) Transformative Paleobotany: Papers to Commemorate the Life and Legacy of Thomas N. Taylor*. Academic Press. Cambridge. Pp. 375-416
- Tomlinson, B. 2003. Development of gelatinous (reaction) fibers in stems of *Gnetum gnemon* (Gnetales). *American Journal of Botany* 90 (7): 965-972.
- Tourn, G.M., Bartoli, A. & Tortosa, R.D. 1991. The morphology and growth of *Gouania ulmifolia* Triana & Planch. (Rhamnaceae): An architectural análisis. *Naturalia Monspeliensia n.s.* A7: 666-667.
- Trewavas, A.J. 1983. Is plant development regulated by changes in the concentration of growth substances or by changes in the sensitivity to growth substances? Sensitivity is the regulating factor. *Trends in Biochemical Sciences* (1983) 354-357.

- Troll, W. 1948. Urbild und Ursache in der Biologie. Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. *Jahrgang* 1948: 119-144.
- Tyree, M.T., Davis, S.D. & Cochard, H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction?. *IAWA journal* 15(4): 335-360.
- Varela, F.G., Maturana, H.R. & Uribe, R. 1981. Autopoiesis: the organization of living systems, its characterization and a model. *Cybernetics Forum* 10: 7-13.
- Vaughn, K.C. & Bowling, A.J. 2011. Biology and Physiology of Vines. *Horticultural Reviews* 38: 1-21.
- Virgo, N. 2011. *Thermodynamics and the Structure of Living Systems*. Tesis doctoral, University of Sussex, Sussex, 146 pp.
- Von Bertalanffy, L. 1976. *Teoría general de sistemas: Fundamentos, desarrollo, aplicaciones*. Fondo de Cultura Económica, México D.F., 311 pp.
- Wagner, R.H., & Lyons, P.C. 1997. A critical analysis of the higher Pennsylvanian megafloras of the Appalachian region. *Review of Palaeobotany and Palynology* 95 (1-4): 255-283.
- Walton, J. 1924. On *Rhexoxylon* Bancroft—a triassic genus of plants exhibiting a liane-type of vascular organisation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character* 212 (391-401): 79-109.
- Wang, Q., Shen, S., & Li, Z. 2013. A left-handed, stem-twining plant from the Miocene Shanwang Formation of Eastern China. *American Journal of Plant Sciences* 4: 18-22.
- Wareing, P.F., Hanney, C.E.A. & Digby, J. 1964. The role of endogenous hormones in cambial activity and xylem differentiation, in: Zimmermann M.H. (Ed.), *The Formation of Wood in Forest Trees*, Academic Press, Londres, pp. 323–344.
- Warming, E. 1919. Dansk Plantevækst. 3. Skovene. 6. Hefte. *Botanisk Tidsskrift* 35 (6): 1-620.
- Warming, E. 1923. *Økologiens Grundformer. Udkast til en systematisk Ordning*. D. Kgl. Danske Vidensk. Selk. Skrifter, Naturvidensk. og Mathem. Afd., 8. Række, IV, 2. Copenhagen, 69 pp.
- Werden, L.K., Waring, B.G., Smith-Martin, C.M. & Powers, J.S. 2017. Tropical dry forest trees and lianas differ in leaf economic spectrum traits but have overlapping water-use strategies. *Tree physiology* 38 (4): 517-530.
- Westermeier, M. & Ambronn, H. 1881. Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen. *Flora* 69: 417-436.
- Wheeler, E.A. & LaPasha, C.A. 1994. Woods of the Vitaceae—fossil and modern. *Review of Palaeobotany and Palynology* 80(3-4): 175-207.
- Wheeler, E.A. & Lehman, T.M. 2005. Upper Cretaceous–Paleocene conifer woods from Big Bend National Park, Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 226: 233-258.

- Wieser, W. 1977. *Organismos, estructuras, maquinas*. EUDEBA, Buenos Aires, 182 pp.
- Wilson, J.P. 2013. Modelling 400 million years of plant hydraulics. *En*: Bush, A.M., Pruss, S.B. & Payne, J.L. (eds.), *Ecosystem Paleobiology and Geobiology*. The Paleontological Society, Baltimore, pp. 1-20.
- Wilson, J.P. & Fischer, W.W. 2011. Geochemical support for a climbing habit within the paleozoic seed fern genus *Medullosa*. *International Journal of Plant Science* 172 (4): 586-598.
- Wilson, J.P., Knoll, A.H., Holbrook, N.M. & Marshall, C.R. 2008. Modeling fluid flow in *Medullosa*, an anatomically unusual Carboniferous seed plant. *Paleobiology* 34 (4): 472-493.
- Worgitzky, G. 1887. Vergleichende Anatomie der Ranken. *Flora* 70: 2-86.
- Wrigley De Basanta, D., Stephenson, S.L., Lado, C., Estrada-Torres, A. & Nieves-Rivera, A. M. 2008. Lianas as a microhabitat for myxomycetes in tropical forests. *Fungal diversity* 2008: 109-125.
- Wyka, T.P., Oleksyn, J., Karolewski, P. & Schnitzer, S.A. 2013. Phenotypic correlates of the lianescent growth form: a review. *Annals of Botany* 112: 1667-1681.
- Xu, H. H., Berry, C. M., Wang, Y., & Marshall, J. E. 2011. A new species of *Leclercqia* Banks, Bonamo *et* Grierson (Lycopsidea) from the Middle Devonian of North Xinjiang, China, with a possible climbing habit. *International Journal of Plant Sciences* 172(6): 836-846.
- Zanne, A.E., Westoby, M., Falster, D.S., Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Arnold, S. & Coomes, D.A. 2010. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany* 97: 207-215.
- Zhou, W., Li, D., Pšenička, J., Boyce, C.K., & Wang, J. 2019. A left-handed fern twiner in a Permian swamp forest. *Current Biology* 29 (22): R1172-R1173.
- Zimmerman, W. 1965. *Die Telomtherorie*. Gustav Fischer, Stuttgart. 236 pp.
- Zodrow, E.L. 1989. Revision of Silesian sphenophyll biostratigraphy of Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology* 58(2-4): 301-331.