

ESTUDIO ANATÓMICO

DE

UNA NUEVA LYCOPSIDA DEL PERMICO DE BOLIVIA

POR SERGIO ARCHANGELSKY¹ Y ELIAS R. DE LA SOTA²

ABSTRACT

A new petrification found in the Upper Palaeozoic strata of the Copacabana Península (Bolivia) is described. A new genus with a single species is proposed: *Eligodendron branisae*; it is placed in the *Lycopsida*. The anatomy is similar to some northern lycopsids (parenchymatous medulla, centripetal primary xylem, and three types of cortex, the innermost with large aerenchymatous spaces). The study of the leaf traces and the external cortex reveals the absence of true parichnos and the lack of a ligule. The new taxon is compared with the other southern petrified lycopsid known at present: *Lycopodiopsis*. Some general considerations about the value of certain anatomical features of arborescent lycopsids, are also included.

Ahlfeld y Branisa (1960), ilustran un trozo petrificado de *Lepidodendron* (?) sp. (lám. 9, fig. 12) procedente de Siripaca, Península de Copacabana (Bolivia). La edad del material está dada como Carbónico Superior, pero con duda.

El ejemplar en cuestión, ofrece indudable interés, ya que representa la primera *Lycopsida* petrificada del Paleozoico de Bolivia y una de las pocas que se conocen en América del Sur. Interesados en el mismo, se lo solicitamos al doctor Branisa, quien con fina gentileza lo puso a nuestra disposición para su estudio.

¹ División Paleobotánica, Museo de Ciencias Naturales, La Plata. Miembro de la Carrera del Investigador Científico, CNITC, Buenos Aires.

² División Plantas Vasculares, Museo de Ciencias Naturales, La Plata. Miembro de la Carrera del Investigador Científico, CNITC, Buenos Aires.

La ubicación estratigráfica de este fósil no se menciona específicamente. Por la procedencia podría pertenecer al grupo Machareti, que se dispone en la base de la serie marina pérmica (Grupo o Formación Copacabana). Según Ahlfeld y Branisa (l. c.) no parece mediar discordancia angular entre ambas entidades. El Grupo o Formación Copacabana ha sido datada en base al contenido micropaleontológico (foraminíferos, esporas y polen) y tiene una antigüedad eopérmica (Sakmario-Artinskiano), (Cousminer 1965, Chamot 1965). O sea que ésta sería sincrónica con algunas de las formaciones eopérmicas argentinas (La Golondrina en Santa Cruz, Nueva Lubecka en Chubut).

Un problema fundamental se plantea con el reconocimiento de material petrificado, perteneciente a una *Lycopsida* diferente a las clásicas del hemisferio norte y también distinta a la conocida para Brasil. Las improntas o los moldes que suelen hallarse en estratos pérmicos y neocarbónicos pueden tal vez pertenecer a alguno de los dos géneros hasta ahora reconocidos. Pero al no tener información anatómica, nunca estaremos seguros sobre la posición sistemática correcta de estos restos. Posiblemente sea más adecuado usar un nombre genérico independiente para el cúmulo de material que ofrezca características similares en los cojinetes foliares (ausencia de lígula y paricenos).

La pieza estudiada representa una petrificación por silicificación. Para facilitar su análisis se hicieron cortes petrográficos en sentido transversal, radial y tangencial.

Agradecemos la colaboración de los Laboratorios de Petrotomía de la Comisión Nacional de Energía Atómica y del Museo de La Plata, por los cortes petrográficos efectuados. Las fotografías que ilustran el trabajo fueron realizadas en parte por el señor Luis Ferreyra.

I. DESCRIPCION DEL MATERIAL

a) Bolivia, península de Copacabana, leg. Branisa (ilustrado por Ahlfeld & Branisa, 1960).

Este material comprende un trozo comprimido, elíptico, de 9.5×5 cm, con un espesor de 12 mm. En el mismo se pueden observar las siguientes capas (figura 1, A):

- 1^a) Cilindro vascular: subcircular, de 2 cm de diámetro; anillo xilemático de 4 mm de ancho.

- 2ª) Corteza interna: se presenta aplastada lateralmente, con desarrollo mayor en sus extremos, con un ancho máximo de 30 mm y mínimo de 8. Es una zona claramente opalizada, con una tonalidad más clara que el anillo xilemático y la corteza externa, hecho que permite diferenciarla del resto; se notan algunos rastros foliares incluidos.
- 3ª) Corteza media: con un espesor más o menos constante de 5-7 mm, con bandas radiales, no siempre visibles, irregulares, más oscuras, que parecen segmentar esta zona cortical, delimitando espacios opalizados, claros, lobulados y anastomosados, donde a veces se observan rastros foliares.
- 4ª) Corteza externa: sobre ésta se asientan los cojinetes foliares; presenta un espesor de 9 mm y se observan numerosos rastros foliares.

Los cojinetes foliares de este trozo estudiado, se disponen densa y helicoidalmente; son subcirculares, mameliformes, prominentes, con

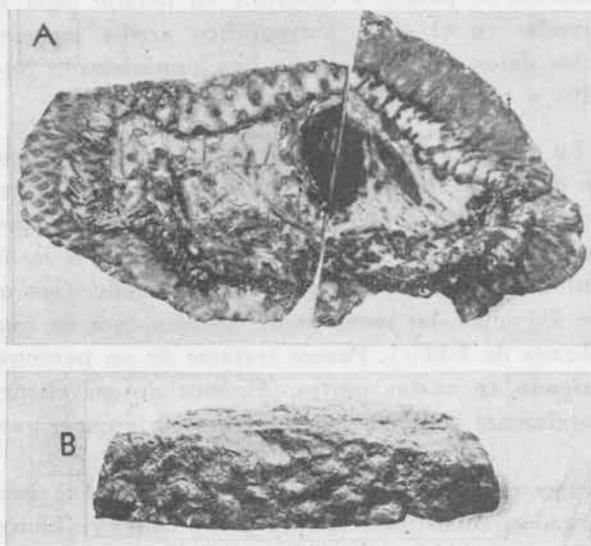


Fig. 1. — *Eligodendron branisae*: A, aspecto de la superficie pulida del tallo petrificado B, parte externa del mismo, mostrando los cojinetes foliares. Todos $\times 1$, leg. Branisa

una cicatriz subcentral, en general opalizada y deprimida; de 2-4 mm diámetro (Figura 1, B).

b) Bolivia: Apillapampa, Pérmico inferior, leg. Branisa LP 4231. Este es un corte petrográfico de otro trozo de material; la sección es incompleta y abarca el cilindro vascular y parte de la corteza. En el mismo se pueden observar las siguientes capas (Lámina I):

- 1) Cilindro vascular: de sección elíptica, algo aplanado, de 3×2.2 cm, con anillo xilemático de 4 mm de espesor.
- 2) Corteza interna: con un espesor de 3-4 mm.
- 3) Corteza media: de 6 mm de ancho, con bandas oscuras y espacios intercalados, opalizados, claros.
- 4) Corteza externa (incompleta): de 7 mm de espesor, con rastros foliares incluidos.

c) Además se ha contado, para el estudio de este material, con cortes petrográficos radial (LP 410) y tangencial (LP 411).

II. ESTUDIO ANATOMICO DEL MATERIAL

A continuación se pasará a describir en detalle cada una de las capas observadas en el corte petrográfico arriba mencionado (LP 4231), con los datos adicionales que han suministrado los cortes radial (LP 410) y tangencial (LP 411).

Médula: La mayor parte de la misma no presenta estructura visible; sólo se observan algunos elementos preservados en la periferia, adosados a las traqueidas del metaxilema. Las células que integran esta parte del parénquima medular son más o menos isodiamétricas, poligonal-redondeadas, muy irregulares en tamaño (las mayores de $170-330 \mu$ de diámetro, las menores de $60-165 \mu$, con un espesor de la doble membrana de $7-13 \mu$). Parece tratarse de un parénquima flojo, que está rasgado en varias partes. Algunos de sus elementos están parcial o totalmente rellenos con una materia oscura, parda (Lámina II, B).

En los cortes radiales se ven algunos elementos mayores, de gran calibre, alargados, tubuliformes, semejando canales (Lámina II, A).

Anillo xilemático (Lámina I, II A, B, D): Se presenta entero, sin lagunas ni radios medulares. El límite interno es difuso, pasando las traqueidas del metaxilema insensiblemente a los elementos grandes y pequeños de la médula. Externamente el límite corresponde a una línea ondulada, que presenta numerosas foseas (Lámina II, D, f).

Las traqueidas del metaxilema no se encuentran dispuestas ordenadamente; son isodiamétricas o alargadas en sentido radial, poligonal-redondeadas, con 5-7 caras (frecuentemente 5-6); los elementos menores son de contorno triangular o cuadrangulares. La dimensión de las traqueidas aumenta paulatinamente desde la periferia hacia la médula. Las más externas miden alrededor de 28-30 μ diámetro, las más internas 110-140 μ , con un espesor de la doble membrana de 10-16.5 μ .

Los elementos integrantes del protoxilema se disponen en la zona xilemática externa, que es ondulada, con mayor desarrollo en las saliencias, mientras que en las fosetas es pobre o falta. Las células miden entre 16.5 y 26 μ de diámetro.

Fosetas (lámina I, f; lámina II D, f): Su formación está determinada por el origen de los rastros foliares, que arrastran elementos del protoxilema.

Capa secretora? (lámina I, cs; lámina II D, cs): Esta zona es bien delimitada y está constituida por células poligonales a subcirculares, alargadas en sentido radial; sus elementos miden entre 28 y 126 μ de diámetro, siendo el tamaño más frecuente alrededor de 70-80 μ . Esta "capa secretora" se reduce en los polos leñosos a 1-2 hileras de células, mientras que en el resto se ensancha a 3-4.

Rastros foliares ubicados en la "capa secretora" (lámina II E): Son subcirculares, con pocas traqueidas, a lo sumo 10 en sección. Estas son pequeñas, más o menos como las menores del metaxilema o las mayores del protoxilema. No se observan otras estructuras.

Corteza interna (lámina I, c1): Sólo se observan con nitidez los rastros foliares; el resto es en general un vacío, ya que únicamente en algunos sectores hay vestigios de un tejido integrado por células muy irregulares, con membranas probablemente delgadas (y por eso deformadas por compresión?); se podría tratar de un aerénquima. Los rastros foliares presentes en esta capa son subcirculares a ovalados, con un mayor número de traqueidas. Se destacan del tejido fundamental porque sus elementos tienen un diámetro mucho menor.

Corteza media (lámina I, c2): Se observa un asiento ondulado, nítido, con entradas y saliencias mucho más profundas que las del protoxilema. Las entradas desarrollan una masa amorfa, parda, que se adelgaza notablemente en las saliencias. En el interior de esa

masa ocasionalmente se distinguen células, algunas con contenido. En las saliencias, a veces la masa se adelgaza, formando bandas de longitud considerable que casi atraviesan toda la zona cortical. Estas bandas, en vista radial, se presentan verticales, anastomosadas entre sí.

El resto de esta capa está vacío o bien relleno con células isodiamétricas, circulares a oblongas, formando a veces cadenas y dejando grandes espacios intercelulares.

Corteza externa (lámina I, c3): No presenta un límite neto con la corteza media. El parénquima que la constituye es compacto, con células isodiamétricas, alargadas, de 28-82 μ diámetro, frecuentemente alrededor de 50 μ . En esta zona los rastros se distinguen con relativa facilidad; presentan sección circular a oblonga, con xilema obliterado y luego, radialmente dispuestas, células alargadas, con membranas delgadas, que pasan a las del tipo cortical, isodiamétricas (lámina II, C).

III. PARTE SISTEMÁTICA

Género **ELIGODENDRON** nov. gen.

Especie tipo: *Eligodendron branisae* nov. spec.

Diagnosis: como la de la especie.

Eligodendron branisae nov. spec.

Diagnosis. "Tallos con cojinetes foliares mameliformes, densa y helicoidalmente dispuestos, con una cicatriz subcentral (haz vascular), sin otras marcas visibles (lígula, paricnos). Parénquima medular aparentemente homogéneo, con algunos elementos tubuliformes, en vista radial, en las proximidades del xilema. Anillo xilemático primario, continuo, de crecimiento centripeto. Capa protoxilemática bien diferenciada, con fosetas donde se originan los rastros foliares. Probable capa secretora rodeando el anillo xilemático, con rastros foliares incluidos. Corteza diferenciada en tres capas. Corteza interna posiblemente aerenquimática con vestigios de un tejido con células irregulares, con membranas delgadas. Corteza media con asiento ondulado, nítido, con bandas radiales, mecánicas? que delimitan espacios, a veces ocupados con células opuncioides. Corteza externa no diferenciada claramente de la media, constituida por un parénquima compacto, con células isodiamétricas. Rastros foliares externos con un

grupo xilemático subcentral, rodeado de células radialmente alargadas y con una capa exterior de tejido parenquimático”.

Holotipo: Bolivia, Apillapampa, leg. Branisa, Pérmico inferior, preparación microscópica (corte petrográfico transversal) (LP 4231).

Material adicional estudiado: Bolivia, Península de Copacabana, leg. Branisa (trozo petrificado); preparaciones microscópicas (cortes petrográficos) LP 410 (sección radial) y LP 411 (sección tangencial), procedentes del trozo arriba mencionado.

Observación: El nombre genérico propuesto procede de “eligo” (contracción de eligulado, sin lígula) y “dendron” (árbol).

IV. COMPARACIONES Y COMENTARIOS

En estratos carbónicos y pérmicos de Sud América, hay numerosas descripciones de Licópsidas arborescentes, conservadas como impresiones. En el presente trabajo se descarta la comparación con estas formas que carecen de datos anatómicos.

Algunos autores consideran que la mayor parte de esas improntas corresponden a taxa diferentes de los holárticos, fundamentando este punto de vista en la casi constante falta de lígula y paricnos en el material estudiado. Otros autores, en cambio, han observado en los cojinetes foliares cicatrices que podrían corresponder a paricnos.

Sólo en Brasil (dentro del ámbito sudamericano) se conocen petrificaciones de Licópsidas paleozoicas y éstas fueron descritas por Renault (1890) como *Lycopodiopsis derbyi*. Este hallazgo fue motivo de muchas discusiones interminables y confusas, que últimamente han sido sintetizadas por Kräusel (1961). Este autor acepta la validez del género *Lycopodiopsis* y lo caracteriza, en base a material previamente conocido y otro nuevo, por sus cojinetes foliares sin cicatrices de lígula ni paricnos y por anillo xilemático notablemente fragmentado. Esta característica sobresaliente, que originalmente llamó la atención a Renault (l. c.), fue puesta en duda por otros autores (especialmente Zeiller, 1898). Pero el nuevo material ilustrado por Kräusel aclara la naturaleza del anillo leñoso, que unido a la morfología de las cicatrices foliares, justifica plenamente el reconocimiento de *Lycopodiopsis* como una entidad independiente.

Es interesante agregar que la fragmentación xilemática característica de *Lycopodiopsis*, ya fue observada por Arnold (1960) en su

especie *Lepidodendron schizostelicum* del Carbónico de Estados Unidos de Norteamérica. En ésta los radios parenquimáticos que fragmentan el anillo de leño, son más estrechos y parecen no comunicarse con la médula, de tal manera que sólo se encuentra dividido el xilema secundario. Además, en la especie descrita por Arnold no se conocen los cojinetes foliares, y la misma fue ubicada en el género *Lepidodendron* en base a la similitud anatómica.

Los rasgos estructurales básicos de *Eligodendron* coinciden con los de *Lepidodendron*, pero la morfología de los pulvínulos es distinta. Consideramos que la ausencia de lígula y parienos es un carácter fundamental y sería muy aventurado ubicar el material de Bolivia en el clásico género *Lepidodendron*.

Dentro de las Licópsidas arborescentes que se conocen en el Paleozoico del hemisferio norte, existe un nutrido lote de material que presenta similitud morfológica con *Eligodendron*, en cuanto a los cojinetes foliares se refiere. Varios géneros siberianos, como *Tundrodendron*, *Pinakodendron*, etc., carecen de cicatrices de parienos y lígula en los pulvínulos. Lamentablemente no se pueden establecer comparaciones más precisas, ya que de todos estos géneros sólo se conocen improntas y nada se sabe de su anatomía. Es sugestivo que estas entidades sean también holárticas y que coexistan con auténticos *Lepidodendron*.

V. CONCLUSIONES

La separación geográfica entre la masa continental Euroasiática y Gondwánica durante el Paleozoico superior, induce a ciertos autores a enfocar el estudio de las plantas fósiles desde un punto de vista segregacionista. De tal manera se postula la existencia de "Floras" absolutamente independientes entre sí. Con este criterio se seleccionan y jerarquizan los argumentos morfológicos y anatómicos para los fines deseados.

Consideramos que el aislamiento geográfico complementa un criterio basado en un conocimiento morfoanatómico, pero resulta aventurado ajustar los caracteres inherentes a un grupo exclusivamente a su área de distribución.

En el caso de las Licópsidas arborescentes, algunos caracteres que se podrían considerar aberrantes, como la ausencia de lígula y parienos y la fragmentación del anillo xilemático, se presentan en especies sensiblemente alejadas desde el punto de vista geográfico. Así, por

ejemplo, los géneros siberianos arriba comentados, *Lycopodiopsis* y *Eligodendron*, carecen de lígula y paricnos; xilema fragmentado se encuentra en *Lycopodiopsis* y en *Lepidodendron schizostelicum*, de América del Norte.

La presencia de Licópsidas arborescentes sin lígula ni paricnos, que se encuentran en ambos hemisferios y que coexisten con elementos que tienen estas estructuras, plantea ciertos interrogantes:

- 1º La ausencia de lígula y paricnos puede ser interpretada como la retención de un carácter primitivo. De esta manera, el conjunto fundamental habría carecido de estas estructuras y sólo algunos grupos especializados las adquirieron posteriormente.
- 2º La ausencia de lígula y paricnos puede representar el extremo de una línea de simplificación, a partir de un grupo fundamental con estas estructuras.
- 3º Si la adquisición o pérdida de lígula y paricnos refleja la adaptación a un cambio climático, el origen telómico de las mismas sería muy problemático.
- 4º La presencia de lígula y paricnos o su ausencia, no son argumentos suficientes para separar líneas filéticas a partir de un antecesor común. Las formas que carecen de estas estructuras típicas, coinciden con las que las tienen en sus caracteres morfoanatómicos fundamentales, hasta ahora conocidos. Resulta de esta manera muy arriesgado interpretar ese cúmulo de similitudes como una mera convergencia.
- 5º Si bien es cierto que la presencia de lígula se correlaciona con la heterosporia, podría no ser así. En otros grupos vegetales es factible encontrar especies iso y heterosporas aún vinculadas estrechamente en nivel genérico.
- 6º Es necesario tener en cuenta la totalidad de los caracteres para estructurar un grupo natural. Es muy posible que en una línea filética se encuentren elementos iso o heterosporos, con o sin lígula.

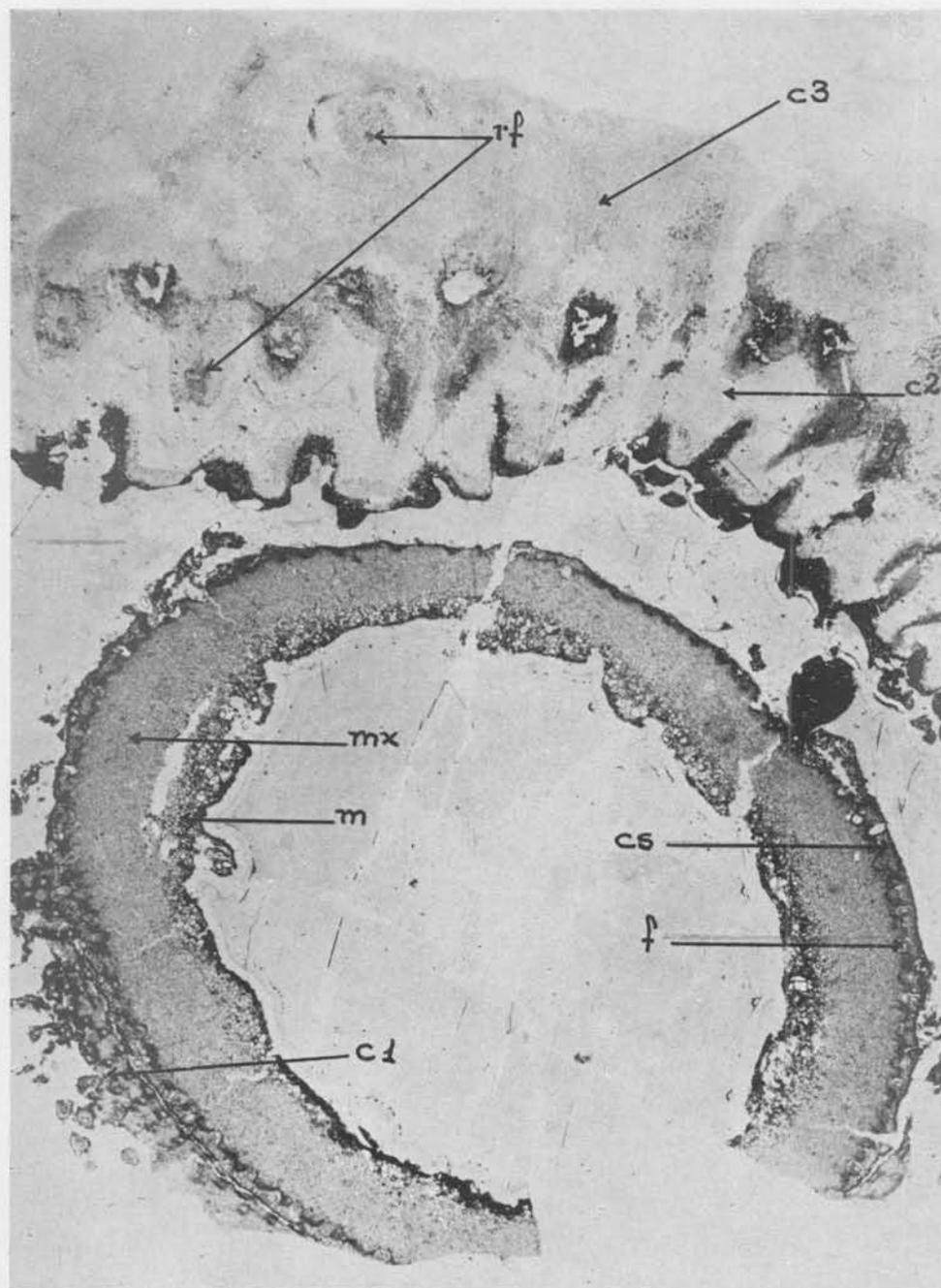
Por todo lo expuesto, consideramos a *Eligodendron* vinculado con los clásicos *Lepidodendron*, a pesar de la ausencia de lígula y paricnos y lo mismo con respecto a *Lycopodiopsis*.

Visiblemente, las Licópsidas arbóreas han alcanzado niveles muy altos de especialización, no sólo por la adquisición de heterosporia, crecimiento secundario en espesor, protección de la megaspora y re-

ducción del gametofito, sino también en lo que se refiere a su estructura estelar ya que a las clásicas proto y sifonostelas, tan bien conocidas, ahora es necesario agregar los casos aberrantes con anillo xilemático fragmentado. Es muy problemático insinuar que estos tipos de estelas pueden ser dictiostelas incipientes; no hay ninguna evidencia que permita vincular estructuralmente la fragmentación del anillo leñoso con la emisión de los rastros foliares. Tal vez sea más acertado considerar el fenómeno de fragmentación de la sifonostela observada en *Lepidodendron schizostelicum* y *Lycopodiopsis derbyi*, una situación paralela a la plectostela de las *Lycopodiales* (fragmentación de una protostela sin estar asociada a la formación de verdaderos intersticios foliares).

BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

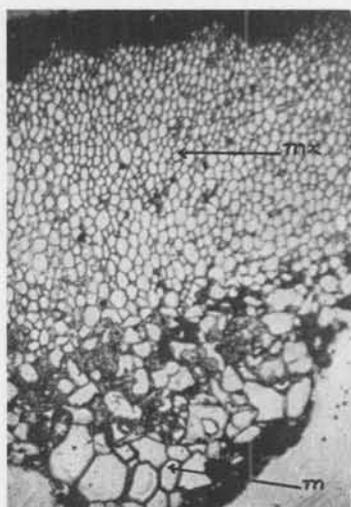
- AHLFELD, F. & L. BRANISA, 1960. *Geología de Bolivia*. — Instituto Boliviano del Petróleo. 245 págs., 90 figs., 1 mapa suelto. La Paz.
- ARNOLD, C. A., 1960. *A Lepidodendrid stem from Kansas and its bearing on the problem of cambium and phloem in Paleozoic Lycopods*. — Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan 15 (10): 249-267, 4 láms., 1 fig.
- CHAMOT, G. A., 1965. *Permian section at Apillapampa, Bolivia and its fossil content*. — Journ. Paleont. 39 (6): 1112-1124, 6 figs., t. 131-133.
- COUSMINER, H. L., 1965. *Permian spores from Apillapampa, Bolivia*. — Journ. Paleont. 39 (6): 1097-1111, t. 127-130.
- KRÄUSEL, R., 1961. « *Lycopodiopsis derbyi* » Renault einige andere « *Lycopodiales* » aus den Gondwana-Schichten. — Palaeontographica 109: 62-92, t. 32-41.
- RENAULT, B., 1890. *Sur une nouvelle Lycopodiacee houllère (« Lycopodiopsis derbyi »)*. — C. R. Ac. Sci. 110: 809-811. Paris.
- VAJRAMEIEV, V. A. & OTROS, 1963. *Algas, Musgos, Psilofitales, Lycopodiales, Articuladas y Helechos*. — Fundamentos de Paleontología, ed. Acad. Cien. URSS 14 (en ruso). Moscú.
- ZEILLER, R., 1898. *Sur un « Lepidodendron » silicifié du Brésil*. — C. R. Ac. Sci. Paris 127: 245-247.



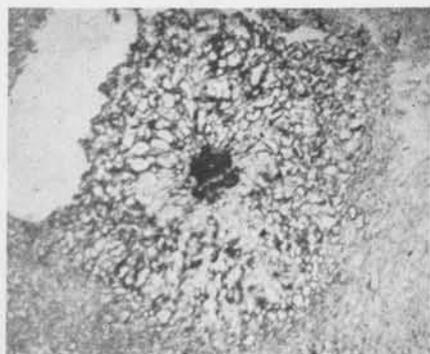
Eligodendron branisae. Aspecto general del corte petrográfico del tallo (m, médula; mx, metaxilema; f, fosetas donde se originan los rastros foliares; cs, «capa secretora»; c1, corteza interna; c2, corteza media; c3, corteza externa; rf, rastros foliares en la corteza media y externa). $\times 5$. LP 4231.



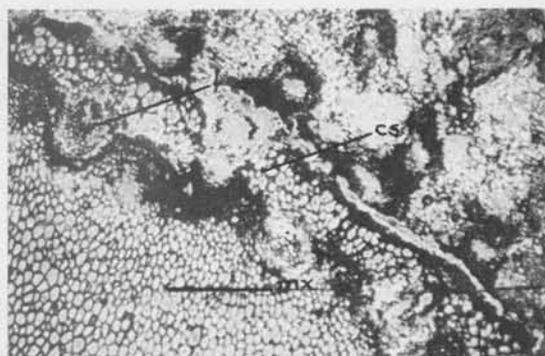
A



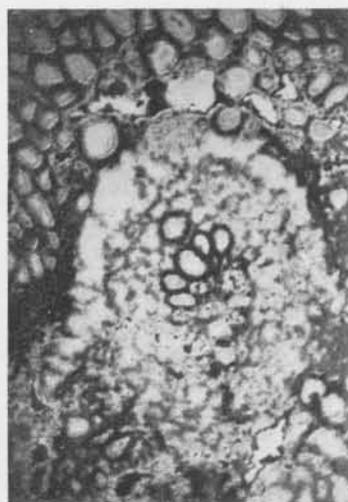
B



C



D



E

Eligodendron branisae: A, detalle de la médula (m) y metaxilema (mx) en corte radial ($\times 20$); B, ídem en corte transversal ($\times 20$); C, detalle de un rastro foliar en la corteza externa ($\times 90$); D, detalle del metaxilema (mx), rastros foliares que se originan en las fosetas (f) y «capa secretora» (cs) en corte transversal ($\times 20$); E, detalle de un rastro foliar en la foseta ($\times 90$). A, LP 410; B-E, LP 4231.