

La filotaxis en Osmundales (Filices) fósiles

Rafael HERBST

INSUGEO-CONICET. Las Piedras 201 7°B, T4000BRE - San Miguel de Tucumán, Argentina.
E-mail: rafaherbst@uolsinectis.com.ar

Abstract: The phyllotaxis of the fossil Osmundales (Filices). An analysis of fossil and recent stems of Osmundales is carried out to establish their phyllotaxis. A practical method proposed by Erasmus is used and thus examples of at least 8 genera and 32 species, based mainly on specimens depicted in the literature, are given. It may be concluded that in this group of ferns only phyllotactical conditions of 5/13, 8/21, 13/34, 21/55 and 34/89 are present with a clear dominance of those of 13/34 and 21/55 in fossils while extant species only show 8/21 phyllotaxis.

Key words: Osmundales, fossil stems, phyllotaxis.

Resumen: Se realiza un análisis de los estípites de las Osmundales fósiles y recientes para establecer su filotaxis. Para esto se utiliza y se describe un método práctico propuesto por Erasmus. Se ilustran ejemplos de 8 géneros y 32 especies de todo el mundo, basados principalmente en la bibliografía disponible. Se concluye que en este grupo de helechos solamente se dan las condiciones filotácticas de 5/13, 8/21, 13/34, 21/55 y un caso de 34/89, con clara dominancia de las de 13/34 y 21/55. Las especies actuales solamente tienen la condición de 8/21.

Palabras clave: Osmundales, tallos fósiles, filotaxis.

INTRODUCCIÓN

“*Botanists and mathematicians alike have long been intrigued by the arrangement of leaves on stems (phyllotaxy), which is under tight genetic control and varies little as a consequence of changes in the external environment (with the exception of day length)*”. Esta frase introduce uno de los capítulos de Karl Niklas (1997) quien se muestra admirado por la precisión que tiene la emisión de las hojas en las plantas; señala a continuación de aquel párrafo, que la divergencia angular de las sucesivas hojas de *Epilobium hirsutum* tiene un error estandar de 0,26° que, en un meristema apical que mida 100 µm de diámetro, equivale a una distancia de 0,2 µm, cifra menor que el diámetro promedio de una célula. Con esta motivación, adicional a la experiencia del autor en el estudio de las Osmundales fósiles, es que se ha encarado el presente trabajo.

Resulta muy notable la escasez de estudios sobre filotaxis en las Pteridophyta fósiles, salvo quizás en las Lycopodiaceae donde la disposición de los rastros foliares y rameales es muy evidente y muy regular. En los helechos, en general, no hay muchos sobre el tema y en los fósiles son más escasos aún, registrándose, en algunas descripciones y en unos pocos casos, su “posible” condición. No se ha utilizado este carácter como elemento descriptivo y menos aún diagnóstico; ello

se debe muy posiblemente al hecho que es difícil establecerlo, dado por un lado la fragmentariedad y escasez de los materiales disponibles de muchas especies y por otro, a la relativa complejidad de las estructuras involucradas que hacen difíciles las mediciones, particularmente en las Osmundales que aquí se tratan.

En este trabajo se intentará una aproximación a un estudio en este grupo (Orden) de fósiles, del que existe un adecuado registro a lo largo de la escala geológica, desde el Pérmico hasta la actualidad y una buena cantidad de trabajos descriptivos que permiten un amplio análisis del mismo. Debe señalarse, sin embargo, que a pesar de los detallados estudios morfo-anatómicos de estos helechos, entre otros los señeros trabajos de Faull (1901), Kidston & Gwynne-Vaughn (1908-1914), Zalesky (1924, 1931), Hewitson (1962), Miller (1967, 1971), los más recientes de Tidwell y distintos colaboradores (1979, 1987, 1991) y los propios (Herbst, 1977, 1981, 2001 y 2003) para mencionar solo los más relevantes, el tema de la filotaxis fue apenas tratado.

Un aspecto de la taxonomía que debe mencionarse, es que en el presente trabajo se utilizan algunas especies incluídas en el género *Ashcaulis* Tidwell, respetando la bibliografía pertinente y hasta que se hagan las nuevas combinaciones formales al género *Millerocaulis* Erasmus ex Tidwell [véase Cuadro I (a)]. La no

Tabla 1. Listado de los 8 géneros y 32 especies utilizadas como ejemplos. (a) Se mantiene el nombre *Ashicaulis* para no establecer una nueva combinación en este trabajo (ver comentario en página 3). b) Observaciones adicionales con material propio disponible. (c) Figura con este nombre genérico en Miller, 1967 y 1971, aunque claramente debe ser incorporada a *Millerocaulis*.

TAXON	# haces c.c.	# haces en 137 ^o	Filo- taxis	# sim- podia	# rayos	figs. (aquí)	Edad	Obs.	Fuente
<i>Millerocaulis beardmorensis</i>	13	6	5/13	9		2 B	T		Schopf 1978 f 5, 25 a, b
<i>Millerocaulis Guptai</i>	12	5	5/13	9		4 C	J		Sharma, 1970 Text-f 4
<i>Millerocaulis Wadei</i>	14/15	5	5/13	7	14/15	2 A	J		Tid. & Rush. 1979 f 1, 3
<i>Ashicaulis woolfei</i>	11	4	5/13	5			T	(a)	Rothwell <i>et al.</i> 2002 f 9
<i>Guaiarea carmeri</i>	26	9	8/21 ?	15			P	(b)	Herbst 1981, lam. 1 f 1
<i>Millerocaulis stipularis</i>	23	9	8/21	13			J		Sharma <i>et al.</i> 1979 f 2a
<i>Millerocaulis gibbiana</i>	20	9	8/21				J		Miller 1971
<i>Millerocaulis hebeiensis</i>	22	9	8/21	10			J		Wang Zing. 1983 f 4
<i>Osmundacaulis lemonii</i>	25	9	8/21	1 ?			J		Tidwell 1990 f 1
<i>Millerocaulis liaoningensis</i>	21	8	8/21	12	21	2 D	J		Hang Wu <i>et al.</i> 1991, f 3
<i>Ashicaulis livingstonensis</i>	19/20	8	8/21	13/14			K	(a)	Cantrill 1997 f 3 B
<i>Millerocaulis oregonensis</i>	34	12	13/34				C		Arnold 1952 t. 8 fig.16
<i>Palaeosmunda playfordi</i>	20	8	8/21	6	16	2 C	P		Gould 1970 text-f 4
<i>Osmundacaulis schemnicensis</i>	21/24 ?	9/10	8/21				C		Hoffman 1926 f 2
<i>Paleosmunda williamsii</i>	16/22	7/8	8/21	5/6			P		Gould 1970 text-f 3 A-D
<i>Millerocaulis chubutensis</i>	34	12	13/34	9		3 D	J	(b)	Herbst 1977 f 34
<i>Aurealcaulis crossi</i>	35/36	14	13/34	8	24		C		Tid. & Parker 1987 f 25
<i>Osmunda dowkeri</i>	35	13/14	13/34	33		3 C	C	(c)	Miller, 1971, text-fig 1 B
<i>Millerocaulis embreei</i>	33	14	13/34				K		Stockey & Smith 2000, f 2, 4
<i>Australosmunda indentata</i>	33/34	12/13	13/34	1			T		Hill <i>et al.</i> , 1989 f 3
<i>Lunea jonesii</i>	32/34	12/13	13/34	9		4 D	K		Tidwell 1991 text-f 1
<i>Osmundacaulis nerii</i>	34	13/14	13/34	4			J-K ?		Tid. & Jones 1987 text-f 1
<i>Millerocaulis sahnii</i>	36	13	13/34	21		3 A	J		Vishnu-Mittre 1955 f 1
<i>Millerocaulis sanctaerucis</i>	34	14	13/34	23			J	(b)	Herbst 1977 f 34
<i>Osmundacaulis tehuelchense</i>	34	13	13/34	29/30	21	3 B	J	(b)	Herbst 2003 f 4, 5
<i>Millerocaulis wrighti</i>	33	13	13/34	18	33		J		Tidwell <i>et al.</i> 1991 text-f 1 B
<i>Osmundacaulis hoskingii</i>	55	22	21/55	23			J		Gould 1973 text-f 2 C
<i>Osmundacaulis jonesii</i>	55	21/22	21/55			4 B	J-K ?		Tidwell 1987 text-f 1
<i>Guaiarea milleri</i>	53	20	21/55	15		4 A	P	(b)	Herbst 1981 lam 1 f 2
<i>Osmundacaulis natalensis</i>	52	21	21/55	25			K		Schelpé 1955 f 1
<i>Osmundacaulis richmondii</i>	60	22	21/55	32			J		Tid. & Pigg 1993 text-f 2 A
<i>Osmundacaulis nov. sp.</i>	86	33	34/89	50		4 E	K	(b)	Herbst, en prep.

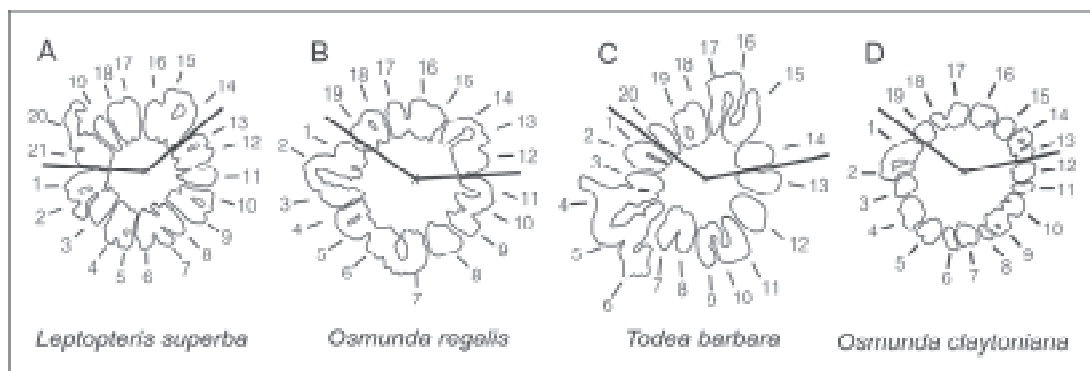


Fig. 1. Esquemas de los cilindros centrales con los haces xilemáticos y el ángulo de 137° marcado. **A.** *Leptopteris superba* (tomado de Hewitson, 1962, text-fig. 10 K, esquema basal de la secuencia); **B.** *Osmunda regalis* (tomado de Hewitson, 1962, text-fig. 8 A); **C.** *Todea barbara* (tomado de Hewitson, 1962, text-fig. 10 J); **D.** *Osmunda claytoniana* (tomado de Hewitson, 1962, text-fig. 8 E).

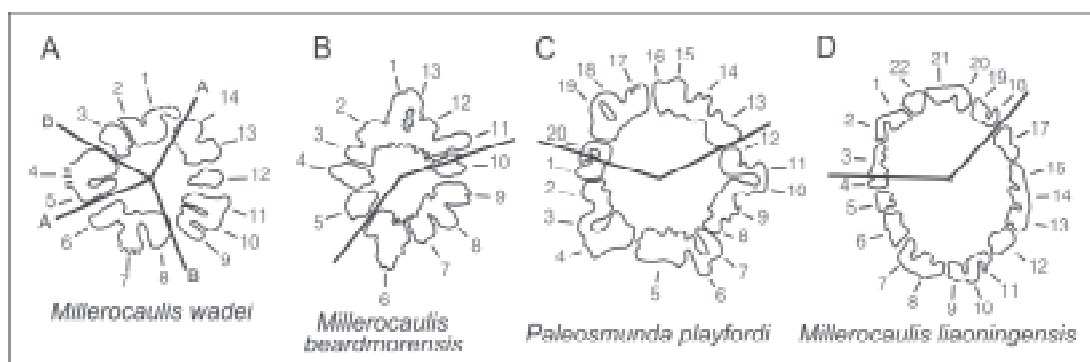


Fig. 2. Esquemas de los cilindros centrales con los haces xilemáticos y el ángulo de 137° marcado. **A.** *Millerocaulis wadei* (tomado de Tidwell & Rushford, 1970, fig. 3); **B.** *Millerocaulis beardmorensis* (tomado de Schopf, 1978, fig. 25 a); **C.** *Palaeosmunda playfordi* (tomado de Gould, 1970, fig. 4 a); **D.** *Millerocaulis liaoningensis* (tomado de Zhang Wu & Zheng Shao-lin, 1991, lám. 1 fig. 2).

aceptación del primero fue discutida en Herbst (2001) postura que también acepta Vera (com. pers.) por cuanto estos autores estiman que no existen suficientes argumentos para crear un género que prácticamente es indistinguible de *Millerocaulis*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Filotaxis

Expresado del modo más simple, la filotaxis (filo o *phyllo* = hoja, *taxis* = ordenación) es la manera en que se ordena la emisión de apéndices (hojas, ramas u otras estructuras vegetales) a la vuelta de-y a lo largo de-un caule en crecimiento; en lo que sigue nos referiremos a “hojas” como término general por lo que interesa para este trabajo, pero entendiendo que también vale también para ramas, brácteas, flores, etc. La disposición es, en general, muy regular y es el

resultado de un sistema de crecimiento que puede expresarse matemáticamente. Entre varios otros autores, Mitchison (1977) y Thornley *et al.* (1990) brindan interesantes discusiones sobre este tema con los tratamientos matemáticos pertinentes. La filotaxis puede expresarse (y así se hace en la práctica) como una fracción cuyo numerador es la cantidad de vueltas que debe recorrerse sobre un eje (caule) para que aparezca alineada una hoja posterior a lo largo de una línea vertical sobre ese eje, llamada ortóstico; el denominador indica la cantidad de hojas (sin contar la inicial, que se considera cero) que se encuentran en este recorrido. En general, se han descrito diversos tipos o valores de filotaxis, desde los más simples como la distiquía, donde las hojas emergen enfrentadas a 180° (por ejemplo en muchas Monocotiledóneas), las decusadas, donde se disponen de a pares en “verticilos” o nudos rotados 90° (por ejemplo en las Ma-

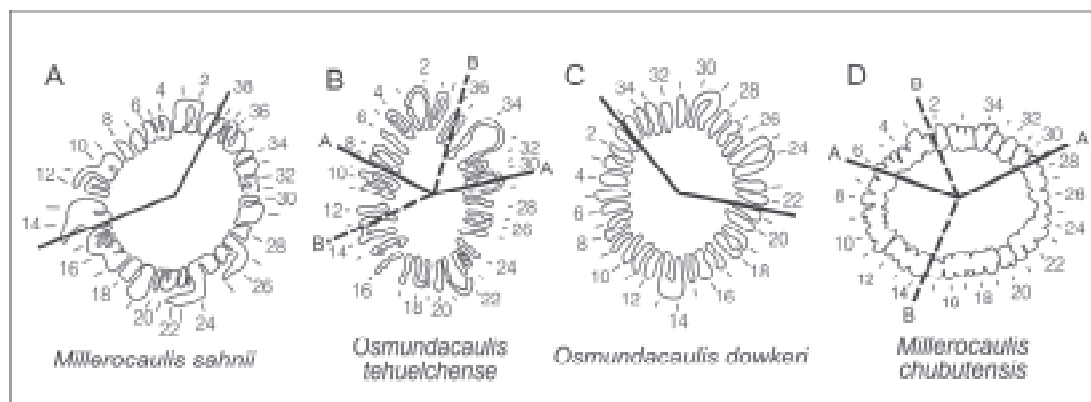


Fig. 3. Esquemas de los cilindros centrales con los haces xilemáticos y el ángulo de 137° marcado. **A.** *Millerocaulis sahnii* (tomado de Vishnu-Mittre, 1955, fig. 1); **B.** *Osmundacaulis tehuelchense* (tomado de Herbst, 2003, text-fig. 5 a); **C.** *Osmunda dowkeri* (tomado de Miller, 1971, text-fig. 1 B); **D.** *Millerocaulis chubutensis* (tomado de Herbst, 1977, fig. 34).

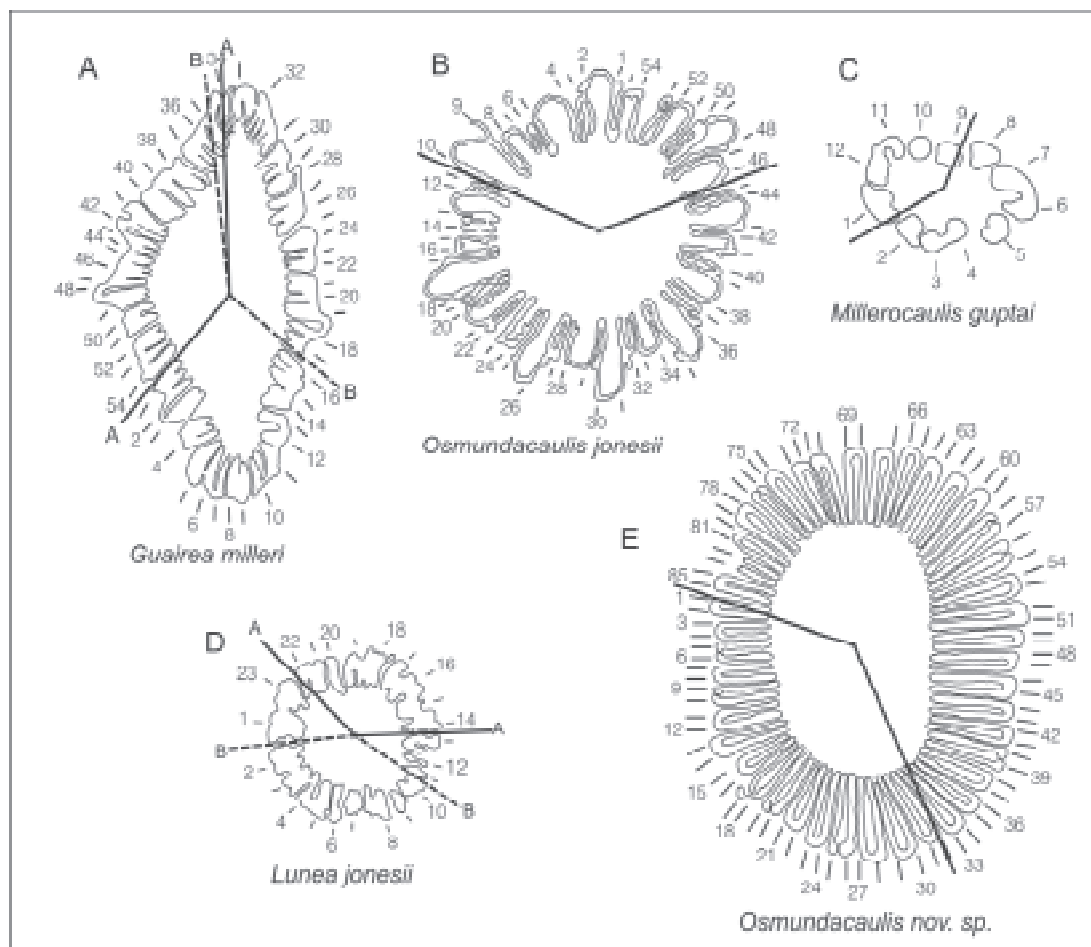


Fig. 4. Esquemas de los cilindros centrales con los haces xilemáticos y el ángulo de 137° marcado. **A.** *Guaireia milleri* (tomado de Herbst, 1981, Lam. 1 fig. 2); **B.** *Osmundacaulis jonesii* (tomado de Tidwell, 1987, fig. 1); **C.** *Millerocaulis guptai* (tomado de Sharma, 1973, text-fig. 4); **D.** *Luneia jonesii* (tomado de Tidwell, 1991, lam. 1 fig. 2). **E.** *Osmundacaulis* nov. sp. (tomado de Herbst, inédito).

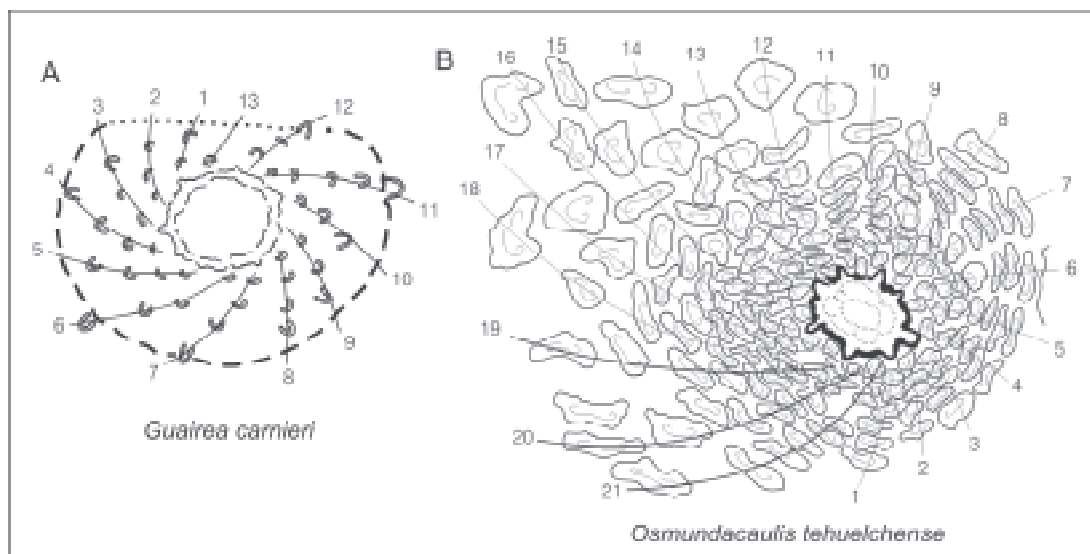


Fig. 5. Esquemas mostrando los ciclos de pecíolos y los números de rayos. **A.** *Guairea carneri* (tomado de Herbst, 1981, lám. 1 fig. 1); **B.** *Osmundacaulis tehuelchense* (tomado de Herbst, 2003, text-fig.3).

rattiales) hasta las condiciones más complejas reflejadas por diferentes fracciones, cuyos números siempre pertenecen a los de la llamada “serie de Fibonacci”. Unos pocos casos descritos en la bibliografía muestran que ocasionalmente los números no pertenecen a esta “serie”; Martínez & de la Sota, (2001) por ejemplo, describen el caso de una especie del género *Megalastrum*, donde la filotaxis es 3/14. Con absoluto rigor aún la condición dística es espiralada ya que no hay total contemporaneidad en la salida de los apéndices.

En las Osmundales, tema que aquí se trata, la complejidad suele ser grande debido a la dificultad de establecer claramente los ortósticos y de medir, en los fósiles, el ángulo de divergencia.

Obtención de datos

Las mediciones realizadas para este trabajo están basadas principalmente en las figuras, esquemas y fotografías, publicadas; en algunos casos se basan también en materiales disponibles al autor (*Millerocaulis herbsti*, *M. sanctaecrucis*, *Osmundacaulis tehuelchense*, *Guairea milleri*, entre otros). De los primeros existe solo una limitada cantidad de especies en las que se ha ilustrado el estípite con suficiente detalle para ser redibujado y establecer el número de haces, simpodia y rayos, de manera que esta circunstancia es condición limitante para el presente análisis. En todos los casos se ha esquematizado (redibujándolos a partir de las ilustraciones originales) los estípites, dejando fuera, para mayor

claridad, las raíces; las vainas esclerenquimáticas de los pecíolos se han bosquejado sin tomar en cuenta los espesores relativos (que en la mayoría de los casos aumentan de dentro hacia fuera del “tronco”). Los haces xilemáticos peciolares solo están indicados en algunos ejemplares pero desde luego bien marcados cuando faltan las vainas esclerenquimáticas (en las Thamnopteridoideae y Guaireaceae). Las ilustraciones presentadas adolecen de ciertas deficiencias ya que, por ejemplo, algunos de los dibujos y/o fotografías originales son bastante esquemáticos y quizás no siempre reflejan la realidad. En las fotografías, muchas veces no se puede distinguir claramente todas las trazas y pecíolos, y en algunos casos, debido a la deficiente preservación, estas estructuras faltan en parte. Como se verá abajo, para la definición de la filotaxis es necesario contar todos los haces xilemáticos del cilindro central, que tengan alguna extensión radial. Esto se logra adecuadamente en la mayoría de los casos, aunque la “definición” de cual es un haz “con extensión radial” algunas veces es difícil de decidir y es posible que diferentes observadores lleguen a números totales algo distintos aunque cercanos entre sí. Ejemplos de estos casos son las formas “sifonostéticas, por ejemplo *Australosmunda*, o especies con intersticios foliares muy angostos, por ejemplo *Millerocaulis chubutensis* o *Aurealcaulis crosii*.

Otras variaciones, o cifras variables, en las mediciones se producen si se considera que muchas de las especies están basadas en una sola superficie disponible (sección transversal) y debe

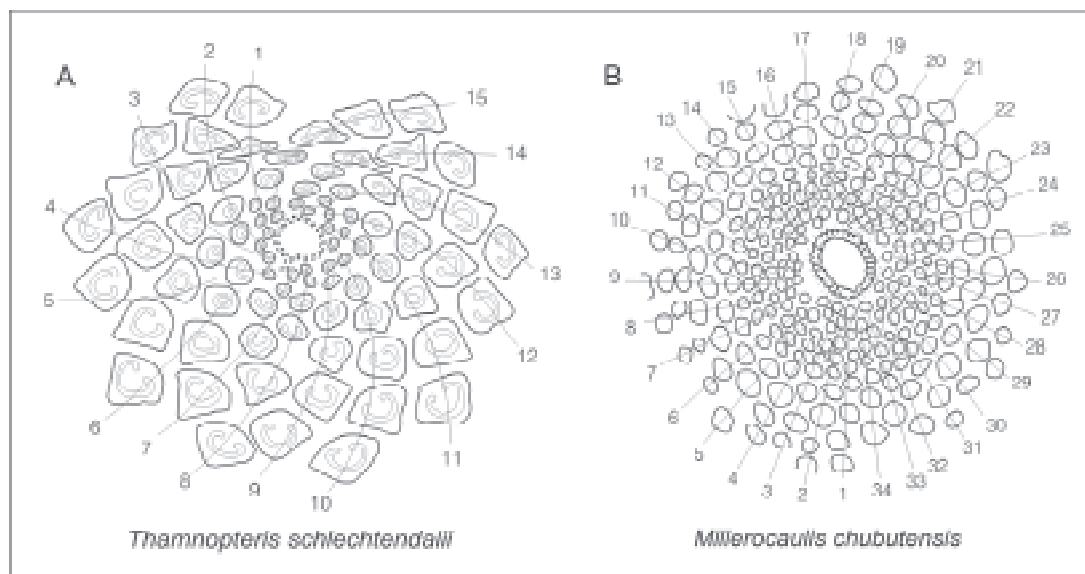


Fig. 6. Esquemas mostrando los ciclos de peciolo y los números de rayos. **A.** *Thamnopteris schlechtendalii* (tomado de Kidston & Gwynne-Vaughn, 1909, lám. I fig. 1); **B.** *Millerocaulis chubutensis* (tomado Herbst, 1977, fig. 32).

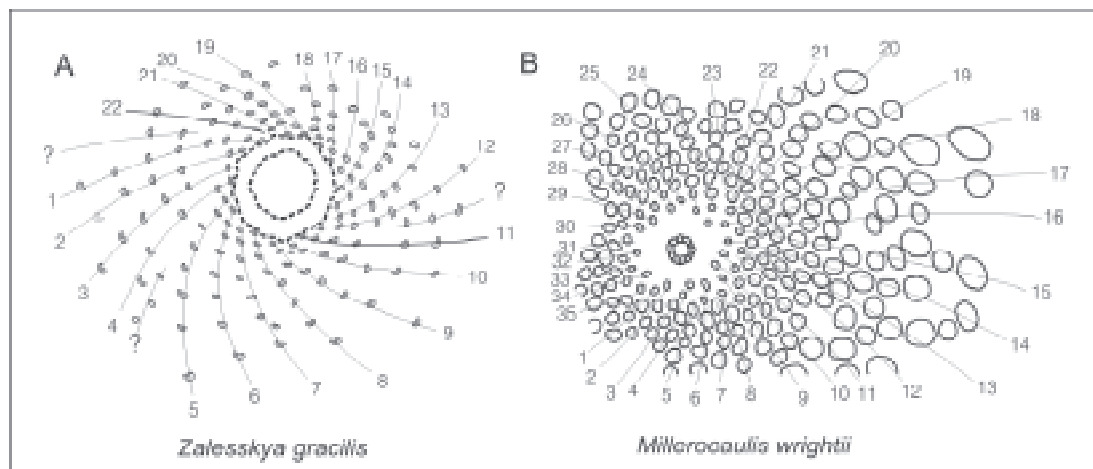


Fig. 7. Esquemas mostrando los ciclos de peciolo y los números de rayos. **A.** *Zalesskya gracilis* (tomado de Kidston & Gwynne-Vaughn, 1908, lám. II fig. 2); **B.** *Millerocaulis wrightii* (tomado de Tidwell *et al.*, 1991, lám. 1 fig. 1).

admitirse que la forma y el número de haces del cilindro central suele variar a lo largo del caule; esta condición fue demostrada fehacientemente para *Millerocaulis patagonica* (Herbst, 2001) y es posible admitirlo también para el conjunto de 4 “especies” que en realidad constituyen una sola, originalmente descritas por Sharma (1973) en el género *Osmundacaulis*, (actualmente en *Millerocaulis* Tidwell): *Millerocaulis rajmahalense*, *M. amarjolense*, *M. indica* y *M. guptai*, de las que se ilustra solo una de las formas. Algo

parecido, pero con menor certeza, se da también entre las especies *M. spinksii*, *M. websterii*, *M. johnstonii* y *M. swanensis* de Tidwell *et al.* (1991) mencionadas en Herbst (2001), que pueden ser meras variaciones de diferentes ejemplares de una misma especie, tomadas en distintos niveles de los caules. Esta característica vale también para las especies actuales: como ejemplo se ilustran dos ejemplares diferentes de *Leptopteris superba* presentados por Hewitson (1962); este autor, en su figura 10 muestra las variaciones del

cilindro central que tiene una misma especie (un mismo ejemplar) a lo largo de su caule. Estas consideraciones se ven avaladas, además, cuando se analizan las descripciones originales donde las cifras de los haces del cilindro central y el número de pecíolos varía entre los diferentes ejemplares de una misma especie. Finalmente, como también es necesario medir la cantidad de haces del cilindro central, en el ángulo de 137° (en las Osmundales), cuando la sección de este cilindro es circular, no hay problemas de medición, pero en aquellas especies donde éste se presenta achatado, ya sea por su condicional original (por ejemplo *Millerocaulis patagonica*, *M. kolbei*, *M. herbsti*, *Guairea milleri*) o bien como carácter de preservación, no es posible medir fácilmente el ángulo de 137°; no obstante, se ha logrado un adecuado resultado en la mayoría de estos casos.

La definición de los diferentes términos utilizados en las descripciones anatómicas de las Osmundales, como haz, simpodio ciclo y rayo, ya fue tratada por Herbst (2001).

RESULTADOS

Para definir la filotaxis de las Osmundales se sigue la regla práctica de Erasmus (1978), quien estableció que ésta puede obtenerse contando el número total de haces xilemáticos del cilindro central, con el método de contar todos los haces que tengan alguna extensión radial (método de Gould y de Erasmus) que será el denominador de una fracción en la que el numerador surge de la cantidad de haces que existen en el ángulo promedio de 137° (ángulo de Fibonacci). Esta fracción indica automáticamente la filotaxis de la especie analizada.

En el Cuadro I se proporcionan los datos de 8 diferentes géneros y 32 especies, seleccionadas entre las muchas descritas en la bibliografía, que contienen información aceptable del cilindro central (haces xilemáticos) y los ciclos de trazas/pecíolos que lo rodean. Se trató de diversificar al máximo la representación genérica y las edades. Los esquemas presentados en las figuras 2 a 4 son algunos ejemplos (quizás los más claros) de cilindro central con sus haces -numerados- y se marca en ellos el ángulo de 137°. En las figuras 5 a 7 se muestran algunos ejemplos de los estípites con sus trazas/pecíolos y los rayos que los unen.

Como se observa en los cuadros y figuras, los números, en algunos casos, no son exactamente coincidentes con la filotaxis de cada especie, y ello se debe a varios factores, ya señalados, que serían entre otros: (1) las deficiencias en el conteo que provienen de materiales poco claros, o deficientemente ilustrados, que atenta contra la

decisión para definir algunos haces, (2) el estado ontogénico de algunos ejemplares (por ejemplo antes de una dicotomía (figura 10 de Hewitson (1962), y los ejemplares de *Palaeosmunda playfordi* ilustrados por Gould (1970, text-figs. 3 y 4) y (3) el hecho que se tomó un ángulo exacto de 137°, aunque el ángulo para esta "serie" es algo variable, entre 135° para una filotaxis de 3/8 (que no se halló en este grupo) hasta 138° 46' para la filotaxis de 5/13 y hasta 137° 14' y 137° 45' para las de 8/21 y 21/55 respectivamente.

Otro aspecto analizado, del cual originalmente se sospechó que debía tener relación con la filotaxis, es el número de rayos (véase definición en Herbst, 2001) de cada especie. Si bien en varios casos esta cifra coincide con el número total de haces del cilindro central, en muchos otros, aunque se acerque algo, no es coincidente. Al estado actual, no se conoce esta presunta relación, pero en el Cuadro I se indican estos números cuando han podido ser analizados.

CONCLUSIONES

1. La filotaxis en las Osmundales, familias Osmundaceae (con las subfamilias Thamnopteroideae y Osmundoideae) y Guaireaceae es un carácter específico constante pero que puede variar bastante entre las especies de un mismo género y de los géneros entre sí (Cuadro I).
2. La filotaxis en las Osmundales, siguiendo los números de la serie de Fibonacci, es un carácter seleccionado favorablemente por lo menos desde el Pérmico y posiblemente bastante antes.
3. El sistema práctico de medición de la filotaxis propuesto por Erasmus (1978) parece funcionar perfectamente para las Osmundales (fósiles y actuales).
4. Los números relacionados con la filotaxis de las Osmundales fósiles, son siempre los de la serie de Fibonacci, pero en los conteos realizados, por diversas causas no siempre son absolutamente coincidentes. Cuando se dispone de varios o numerosos ejemplares, estos números suelen ser algo diferentes, dependiendo del "nivel de desarrollo" del estípite, esto es, el nivel ontogénico. Ejemplos claros son los de las especies actuales ilustrados por Hewitson (1962) y las especies fósiles de Sharma (1973).
5. La filotaxis en las Osmundales se limita, hasta ahora, solamente a 5 tipos: 5/13, 8/21, 13/34, 21/55 y 34/89, con una clara dominancia de las de 8/21 y 13/34, cada una con un 35% de total de especies analizadas. De la filotaxis

Tabla 2. Lista de algunas especies de Osmundales recientes (tomado de Hewitson, 1962).

TAXON	# haces en c.c.	# haces en 137 ^o	Filotaxis	figs. (aquí)	Fuente
<i>Osmunda cinnamomea</i>	19/23	8/9	8/21		Hewitson 1962 lám. 1 figs. 11,14, 15
<i>Osmunda cinnamomea</i>	22	9	8/21		Sinnott 1914 lám 37 fig. 8
<i>Leptopteris superba</i>	21	7	8/21	1.1	Hewitson, 1962, fig. 9 I
<i>Osmunda regalis</i>	19	8	8/21	1.2	Hewitson, 1962, figs. 8 B; 10 Y;lám. 1 fig. 13
<i>Osmunda claytoniana</i>	23/24	10	8/21	1.4	Hewitson 1962 lám 1 fig. 17
<i>Todea barbara</i>	20	7	8/21	1.3	Hewitson 1962 Fig. 10 X
<i>Osmunda claytoniana</i>	23/24	10	8/21		Hewitson 1962 fig. 8 E; lám. 1 fig.17
<i>Todea barbara</i>	20	7	8/21		Hewitson 1962 Fig. 10 J

34/89 se ha encontrado una sola especie (aún inédita), del Cretácico de Sud Africa. En términos muy generales, las filotaxis más complejas (mayor cantidad de hojas en mayor cantidad de vueltas) se encuentran en las formas más "avanzadas" del Jurásico y Cretácico, del género *Osmundacaulis*.

6. Erasmus (1978) asimismo señaló que los simpodios están compuestos por un número de haces que también corresponderían a los de la serie de Fibonacci. Sin embargo, en el presente análisis, si bien en algunos casos coinciden, en la mayoría de los casos estas cifras son aleatorias.
7. Por el momento se desconoce cual podría ser la exacta relación entre el número de rayos con la filotaxis.
8. Las especies actuales tienen todas unas filotaxis de 8/21. (Cuadro II).

AGRADECIMIENTOS

Los Dres. Alejandro Troncoso, Sergio Archangelsky y Lic. Ezequiel Vera han contribuido con ideas y comentarios que han enriquecido este trabajo. La Prof. Lidia Esper de Arias me ha explicado claramente el formulamiento matemático de la serie de Fibonacci.

BIBLIOGRAFÍA

- Arnold, C.A. 1952. Fossil Osmundaceae from the Eocene of Oregon. *Paleontographica B* 92: 63-78.
- Cantrill, D.J. 1997. The Pteridophyte *Ashicaulis livingstonensis* (Osmundaceae) from the Upper Cretaceous of Williams Point, Livingston Island, Antarctica. *New Zealand Journal Geology Geophysics* 40: 315-323.
- Erasmus, T. 1978. *The anatomy and evolution of Osmundacaulis Miller emend. With notes on the geometry of the xylem framework of the Osmundaceae stela*. Ph. D. thesis - University Pretoria (South Africa), 155 pp. (inédita).
- Faull, J.H., 1901. The anatomy of the Osmundaceae. *Botanical Gazette* 32 (6): 381-420.
- Gould, R.E. 1970. *Palaeosmunda* a new genus of siphonostelic osmundaceous trunks from the Upper Permian of Queensland. *Paleontology* 13 (1): 10-28.
- 1973. A new species of *Osmundacaulis* from the Jurassic of Queensland. *Proceedings Linnean Society New South Wales* 98 (2): 86-94.
- Herbst, R. 1977. Dos nuevas especies de *Osmundacaulis* (Osmundaceae, Filices) y otros restos de Osmundales de Argentina. *Facena* 1: 19-40.
- 1981. *Guaireia milleri* nov. gen. et sp. y Guaireaceae, nueva familia de las Osmundales (sensu lato) del Pérmico Superior de Paraguay. *Ameghiniana* 18 (1-2): 35-50.
- 2001. A revision of the anatomy of *Millerocaulis patagonica* (Archangelsky y de la Sota) Tidwell, (Filices, Osmundaceae) from the Middle Jurassic of Santa Cruz province, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial n° 8, XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*: 39-48.
- 2003. *Osmundacaulis tehuelchense* nov. sp. (Osmundaceae, Filices) from the Middle Jurassic of Santa Cruz province (Patagonia, Argentina). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 241: 85-95.
- Hewitson, W. 1962. Comparative morphology of the Osmundaceae. *Annals Missouri Botanical Garden* 49: 57-93.

- Hill, R.S., S.M. Forsyth, & F. Green. 1989. A new genus of Osmundaceous stem from the Upper Triassic of Tasmania. *Paleontology* 32 (2): 287-296.
- Hoffman, E. 1926. Ein Fund von *Osmundites Schemnicensis* Pettko. *Berg und Hüttemännisches Jahrbuch* 74 (2): 41-42.
- Kidston, R. & M.A. Gwynne-Vaughn. 1908-1914. On the fossil Osmundaceae. *Transactions Royal Society Edinburgh*, Part I, vol. 45 (3), Part II, vol.46 (9), Part III, vol. 46 (23), Part IV, vol.47 (17) y Part V, vol. 50 (16).
- Martinez, O.G. & E.R.de la Sota. 2001. La obconicidad caulinar de *Megalastrum pulverulentum* (Pteridophyta-Dryopteridaceae). *Boletín Sociedad Argentina Botánica* 36 (1-2): 105-109.
- Miller, C.N. 1967. Evolution of the fern genus *Osmunda*. *Contributions Museum Paleontology University Michigan* 21 (8): 139-203.
- 1971. Evolution of the fern family Osmundaceae based on anatomical studies. *Contributions Museum Paleontology University Michigan* 23 (8): 105-109.
- Mitchison, G.J. 1977. Phyllotaxis and the Fibonacci Series. *Science* 196 n° 4287: 270-275.
- Niklas, K. 1997. *The evolutionary biology of plants*. University of Chicago Press, pp.447.
- Rothwell, G.W., E.L. Taylor & T.N. Taylor. 2002. *Ashicaulis woolfei* n.sp.: additional evidence for the antiquity of Osmundaceous ferns from the Triassic of Antarctica. *American Journal Botany* 89 (2): 352-361.
- Schelpe, E.A.C.L.E. 1955. *Osmundites natalensis* – A new fossil fern from the Cretaceous of Zululand. *Annals Magazine Natural History* 8 (12): 652-656.
- Schopf, J.M. 1978. An unusual Osmundaceous specimen from Antarctica. *Canadian Journal Botany* 56: 3083-3095.
- Sharma, B.D. 1973. Anatomy of Osmundaceous rhizomes collected from the Middle Jurassic of Amarjola in the Rajmahal Hills, India. *Paleontographica B*140 (4-6): 151-160.
- Sharma, B.D., D.R. Bohra & R. Singh. 1979. *Osmundacaulis estipulare* sp. nov. a petrified rhizome from the Jurassic of Rajmahal Hills, India. *Phytomorphology* 29: 46-52.
- Stockey, R.A. & S.Y. Smith. 2000. A new species of *Millerocaulis* (Osmundaceae) from the Lower Cretaceous of California. *International Journal Plant Science* 161 (1): 159-166.
- Thornley, J.H.M. & I.R. Johnson. 1990. *Plant and crop modeling*. Chapter 19, Phyllotaxis. Clarendon Press (Oxford): 534-577.
- Tidwell, W.D. 1987. A new species of *Osmundacaulis* (*O. jonesii* sp.nov.) from Tasmania, Australia. *Review of Paleobotany and Palynology* 52: 205-216.
- 1990. A new Osmundaceous species (*Osmundacaulis lemonii* n. sp.) from the Upper Jurassic Morrison Formation, Utah. *Hunteria* 2 (7): 2-11.
- 1991. *Lunea jonesii* gen et sp. nov., a new member of Guaireaceae from the Mid-Mesozoic of Tasmania, Australia. *Paleontographica B* 223 (1-3): 81-90.
- Tidwell, W.D. & R. Jones. 1987. *Osmundacaulis nerii*, a new Osmundaceous species from Tasmania, Australia. *Paleontographica B* 204 (1-6): 181-191.
- Tidwell, W.D., G.E. Munzing & M.R. Banks. 1991. *Millerocaulis* species (Osmundaceae) from Tasmania, Australia. *Paleontographica B* 223 (4-6): 91-105.
- Tidwell, W.D. & L.R. Parker. 1987. *Aurealcaulis crossii* gen. et sp. nov., an arborescent Osmundaceous trunk from the Fort Union Formation (Paleocene), Wyoming. *American Journal Botany* 74 (6): 803-812.
- Tidwell, W.D. & K.B. Pigg. 1993. New species of *Osmundacaulis* emend. from Tasmania, Australia. *Paleontographica B* 230 (1-6): 141-158.
- Tidwell, W.D. & S.R. Rushforth. 1970. *Osmundacaulis wadei*, a new osmundaceous species from the Morrison Formation (Jurassic) of Utah. *Bulletin Torrey Botanical Club* 97 (3): 137-144.
- Vishnu-Mittre, 1955. *Osmundites sahnii* sp. nov., a new species of petrified Osmundaceous rhizome from India. *The Paleobotanist* 4: 113-118.
- Wang Ziquiang. 1983. *Osmundacaulis hebeiensis*, a new species of fossil rhizomes from the Middle Jurassic of China. *Review of Paleobotany and Palynology* 39: 87-107.
- Zalesky, M.D. 1924. On new species of Permian Osmundaceae. *Journal Linnean Society London* 46: 347-359.
- 1931. Structure anatomique du stipe du *Chasmatopteris principalis* n.gen. et sp., un nouveau representant des Osmundacees Permiennes. *Bulletin Academie Sciences d'URSS* 1931: 715-720.
- Zhang Wu & Zheng Shao-lin. 1991. A new species of osmundaceous rhizome from Middle Jurassic of Liaoning, China. *Acta Paleontologica Sinica* 30 (6): 714-727.

Recibido: 24-X-2007

Aceptado: 6-XI-2008