

HISTORIA NATURAL

Tercera Serie | Volumen 1 (2) | 2011/5-14

INDICADORES DE DIVERSIDAD VEGETAL FÓSIL DOS CASOS DE ESTUDIO: LOS MACRO Y MICROFÓSILES

Indicators of fossil plant diversity. Two case studies: Macro and microfossils

Josefina Bodnar ^{1,2} y Georgina Erra ^{1,3}

¹CONICET

² División Paleobotánica, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA, La Plata, Argentina. jbodnar@fcnym.unlp.edu.ar

³ Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Área de Paleontología. Ruta 5, km 2.5, CP. 3400, CC.128, Corrientes, Argentina.

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

Resumen. El conocimiento de la vida vegetal en el pasado resulta imprescindible para entender la biodiversidad actual. El objetivo de este trabajo es mostrar algunos indicadores de diversidad vegetal fósil. Se presentan dos casos de estudio: la megaflora de la Formación Cortaderita (Triásico Medio, provincia de San Juan, Argentina) y los microfósiles silíceos de la Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno-Holoceno, provincia de Entre Ríos). Como índice de biodiversidad se utilizó la riqueza específica, medida a partir de los morfotaxones presentes en cada unidad formacional. Las curvas de biodiversidad a lo largo de los estratos estudiados se obtuvieron a partir de matrices de presencia/ausencia y mediante el programa de software PAST. En el caso de la Formación Tezanos Pinto se encontraron alrededor de 40 morfotipos fitolíticos, principalmente producidos por gramíneas y palmeras. La curva de diversidad no tiene grandes variaciones. En el caso de la Formación Cortaderita, la riqueza específica de megafósiles llega a un número de 64 morfotaxones. De estos, más del la mitad pertenecen a corystospermas, peltaspermas, ginkgoales y cycadales. La curva de diversidad tiene importantes variaciones. Aunque en lo que se refiere a organismos vegetales, se encuentran en el registro fósil sólo partes del individuo entero, esto no disminuye su utilidad para identificar e interpretar eventos de extinción, origen de especies y diversificación biológica. Teniendo en cuenta la naturaleza de las plantas fósiles, estas constituyen una valiosa herramienta para brindar una idea de la diversidad vegetal en el pasado geológico.

Palabras clave. Megaflora, Biodiversidad, Triásico, Pleistoceno.

Abstract. Knowledge of plant life in the past is essential to understand the present biodiversity. The objective of this contribution is to show some fossil plant diversity indicatives. Two cases of study are presented: megaflora from Cortaderita Formation (Middle Triassic, San Juan province, Argentina) and siliceous microfossils from Tezanos Pinto Formation (Pleistocene, Entre Ríos province). Specific richness was used as biodiversity index, and it was obtained by means of morfotaxa present in each stratigraphic unit. Diversity curves through studied strata were obtained from presence/absence matrix, using the software program PAST. In the Tezanos Pinto Formation case, nearly 40 phytolitic morphotypes were obtained, produced by grasses and palms. Diversity curve does not exhibit important variations. In the Cortaderita Formation case study, specific richness of megafossils reaches 64 morfotaxa. Of them, more than half belongs to corystosperms, peltasperms, ginkgoales and cycadales. Diversity curve shows important variations. Although in fossil record only parts of the plant individuals are found, it does not reduce their utility for identification and interpretation of extinction patterns, species origination, and biological diversification events. Considering the nature of fossil plants, they constitute a valuable tool for inferences of plant diversity in the geologic past.

Key words. Megaflora, Biodiversity, Triassic, Pleistocene.

INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica o biodiversidad, es el término por el que se hace referencia a la amplia variedad de seres vivos sobre la Tierra y los patrones naturales que la conforman. La biodiversidad que hoy contemplamos es el producto de miles de millones de años de evolución. Es por ello que el conocimiento de la vida en el pasado geológico resulta necesario para la comprensión de la diversidad actual, su crisis y posible estado futuro (Melendi *et al.*, 2006).

La evolución biológica a lo largo del tiempo, ha tenido la capacidad de generar biodiversidad con períodos de florecimiento, estasis y merma, llevando a la desaparición de especies y de conjuntos de especies, que promovieron el surgimiento de nuevas formas vida. Como la biodiversidad actual es la expresión de un proceso evolutivo, es que resulta también esencial entender la biodiversidad pasada, cuyos “restos” se encuentran como información confinada en el registro fósil. Sólo así, integrando el pasado biológico y ambiental con los datos de la vida y sus escenarios actuales, se lograría su conocimiento integral y con ello, los elementos necesarios para contribuir a la preservación de su dinámico equilibrio natural (Melendi *et al.*, 2006).

El conocimiento sobre la evolución, eventos de diversificación y extinción de las plantas, es conocido a través de sus restos fósiles. A diferencia de otros organismos, las distintas partes de una misma planta se pueden preservar de manera separada y mediante diversos procesos de fosilización. Cuando se trabaja en depósitos de edades cercanas al presente, por medio de comparación con la flora actual, podemos realizar asignaciones más o menos directas sobre qué planta fue la que produjo aquel tejido u órgano que encontramos de manera

desarticulada en la columna estratigráfica. Mientras que alcanzar una aproximación de la diversidad vegetal para períodos tan antiguos como el Mesozoico es un desafío aún mayor.

En esta contribución se muestran algunos indicadores de biodiversidad por medio tanto de la megafloora como de los microrrestos silíceos (fitolitos), en dos áreas y tiempos geológicos diferentes. Se presentan dos casos de estudio como ejemplos de aplicación de estos análisis: la megafloora de la Formación Cortaderita (Triásico Medio, provincia de San Juan, Argentina) y los microfósiles silíceos de la Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno-Holoceno, provincia de Entre Ríos).

MATERIALES Y MÉTODOS

La riqueza específica (S) es el número total de especies obtenido por un censo de las comunidades. Es la forma más sencilla de medir la biodiversidad, ya que se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas (Moreno, 2001; Halffter *et al.*, 2001). Como indicadores de la riqueza específica en la columna estratigráfica, se utilizaron los morfotaxones presentes en cada unidad formacional estudiada. Un morfotaxón se define como un taxón fósil que, para propósitos nomenclaturales, sólo comprende una parte, una etapa del ciclo de vida o un estado preservacional representado por el correspondiente tipo nomenclatural (ICBN, Art. 1.2, McNeill *et al.*, 2006).

Las curvas de biodiversidad a lo largo de los estratos estudiados, se obtuvieron a partir de matrices de presencia/ausencia con las muestras en las filas y morfotaxones en las columnas, y mediante el programa de software PAST (Hammer *et al.*, 2001). Los

datos en este programa están sujetos a la premisa que las ausencias entre la primera y la última aparición de cada morfotaxón son tratadas como presencias. El origen y extinción de morfotaxones se presentan en números absolutos.

El primer conjunto de datos utilizado (caso 1) surge de las asociaciones fitolíticas estudiadas por Erra (2009), provenientes de la Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno-Holoceno) en el sudoeste de la provincia de Entre Ríos (Figura 1.A, 1.B). En total son

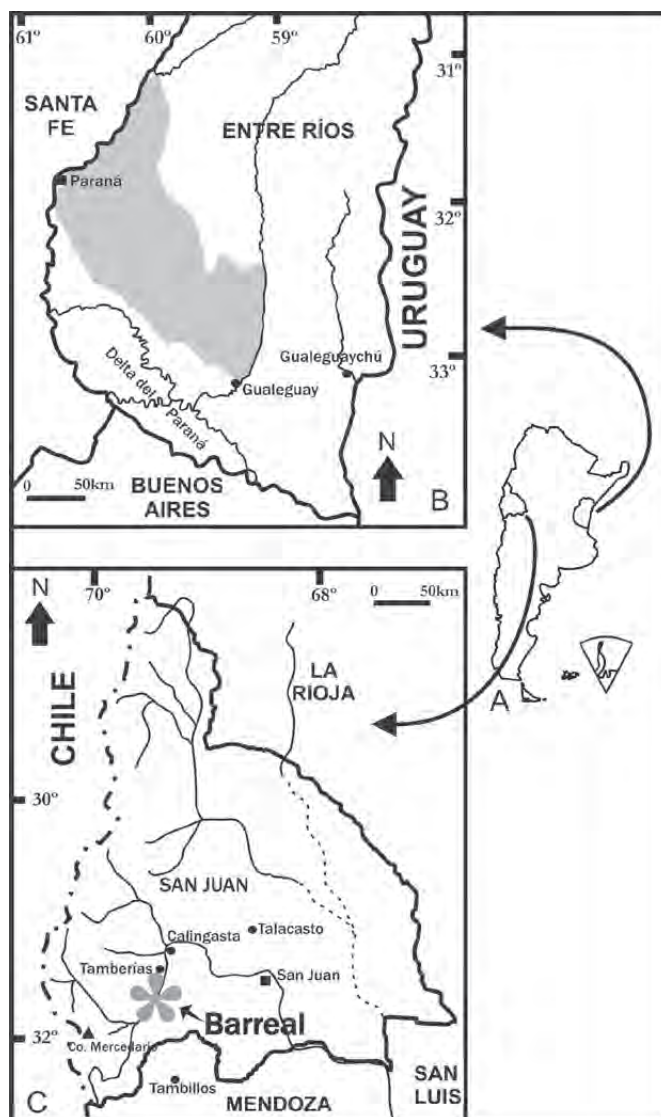


Figura 1 - A. Ubicación de las provincias de Entre Ríos y San Juan en la Argentina. B. Área muestreada de la Formación Tezanos Pinto en la provincia de Entre Ríos. C. localidad donde aflora la Formación Cortaderita en la provincia de San Juan.

23 muestras que abarcan un espesor de 4 m (representando un intervalo de tiempo de 30 mil años).

El segundo conjunto de datos (caso 2) deriva de los análisis de la megaflorea (impresiones-compresiones de hojas, tallos y estructuras reproductivas y permineralizaciones de troncos) efectuados por Bodnar (2010) en la Formación Cortaderita (Triásico Medio) en el sudoeste de la provincia de San Juan (Figura 1.A, 1.C). Se consideraron 6 estratos fosilíferos, que comprenden un espesor de 100 m (representando un intervalo de tiempo de 15 millones de años aproximadamente).

RESULTADOS

En el caso 1 (fitolitos de la Formación Tezanos Pinto) se encontraron alrededor de 40 morfotipos fitolíticos, muchos de ellos sin valor diagnóstico. Principalmente, estos microrrestos habrían sido producidos por gramíneas y palmeras. La curva de diversidad obtenida no tiene grandes variaciones (Figura 2.A). En ella se observa que entre las muestras 6 y 10 se llega a la máxima diversificación de morfotaxones. Tomando los datos en conjunto, se infiere que a lo largo de la secuencia estratigráfica, las tasas de origen y extinción han sido bastante bajas (Tabla 1).

En el caso 2 (megaflora de la Formación Cortaderita), la riqueza específica de megafósiles llega a un número de 64 morfotaxones. De estos, más del 50% pertenecen a corystospermas, peltaspermas, ginkgoales y cycadales (Figura 3). La curva de diversidad realizada tiene importantes variaciones (Figura 2.B). En la cual, a partir del estrato fosilífero 2 se alcanza la máxima diversificación de morfotaxones y es allí también en donde se darían

MUESTRA	diversidad	origen	extinción
1	38	0	1
2	43	6	0
3	44	1	1
4	46	3	0
5	46	0	0
6	49	3	1
7	48	0	2
8	46	0	1
9	48	3	1
10	48	1	4
11	45	1	1
12	44	0	0
13	44	0	0
14	45	1	0
15	45	0	0
16	46	1	1
17	45	0	1
18	44	0	1
19	43	0	1
20	42	0	1
21	41	0	1
22	41	1	4
23	37	0	0

Tabla 1 - Valores de diversidad, origen y extinción en número absoluto de morfotaxones de fitolitos por muestra a lo largo de la Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno tardío- Holoceno).

las mayores tasas de origen y extinción (Tabla 2).

En comparación, los intervalos temporales representados por cada uno de los casos, no son equivalentes debido a que proceden de diferentes períodos geológicos y que comprenden lapsos de tiempo desiguales (el caso 1, corresponde a un orden de decenas de miles de años, mientras que el caso 2, de decenas de millones de años). Sin embargo, la superposición de ambas curvas de biodiversidad en una misma escala de número de taxones y tiempo, evidencia que

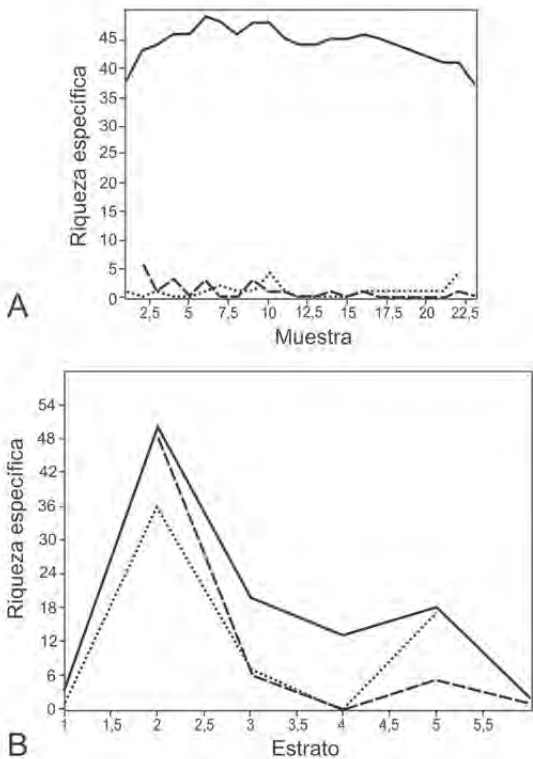


Figura 2 - Curvas de biodiversidad (línea entera), origen (línea entrecortada) y extinción (línea de puntos). A, morfotipos en la Formación Tezanos Pinto; B, morfotaxones en la Formación Cortaderita.

ESTRATO	Diversidad	Origen	Extinción
1	3	0	1
2	50	48	36
3	20	6	7
4	13	0	0
5	18	5	17
6	2	1	0

Tabla 2 - Valores de diversidad, origen y extinción en número absoluto de megafósiles plantíferos por estrato fosilífero a lo largo de la Formación Cortaderita (Triásico Medio).

aún en los momentos que parecen no tener fluctuaciones de diversidad vegetal, pueden haber realmente existido variaciones pero mínimas.

DISCUSIÓN

Generalmente lo que brinda el registro fósil consiste únicamente en segmentos o partes del organismo entero, tales como órganos o tejidos separados de las plantas, y son pocas las excepciones en las que los individuos completos son descubiertos. La dispersión y preservación diferencial de los órganos de la planta, previa a su entrada al registro fósil, crean un interesante problema paleobotánico: la reconstrucción de la planta entera a partir de sus partes (los diferentes órganos).

La preservación de los diferentes órganos de una planta depende del ambiente de deposición. Así, los lugares aptos para la fosilización de troncos (sedimento de grano grueso), no suelen ser los más propicios para que se preserven hojas u otro tipo de estructuras más delicadas que requieren sedimentos finos. El paleobotánico necesita reconstruir la planta para comprenderla como un organismo unificado, y para ello tiene en cuenta las conexiones y la similitud



Figura 3 - Porcentajes de representación en cada grupo taxonómico respecto a la diversidad vegetal total de la Formación Cortaderita. Briofitas, 5%; Lycofitas, 2%; Sphenofitas, 5%; Helechos, 8%; Corystospermas, 22%; Peltaspermas, 11%; Gimnospermas incertae sedis, 8%; Cycadales, 9%; Gnetales, 8%; Petriellales, 2%; Ginkgoales, 11%; Voltziales, 5%; Coniferales, 5%.

tud anatómica de los diferentes órganos o restos, y su asociación estrecha y repetida en los yacimientos fósiles.

Los silicofitolitos son biominerales de sílice formados en los tejidos vegetales. El silicio (Si) que las raíces absorben en forma de ácido monosilícico (H_4SiO_4) de la solución del suelo es depositado como sílice amorfa hidratada ($SiO_2 \cdot nH_2O$) en espacios inter o intracelulares (Blackman, 1971; Piperno, 1988, 2006). En general, el depósito toma la configuración de la célula que lo contiene, por lo que es posible asociar una forma fitolítica con una célula o un tejido. De la misma manera que los fitolitos reflejan morfologías que permiten reconocer tejidos, es posible identificar el taxón productor.

Numerosos estudios han demostrado la relación entre las formas fitolíticas y la sistemática (Twiss *et al.*, 1969; Brown, 1984; Piperno, 1988; Wallis, 2003). Esto implica la posibilidad de hacer algún tipo de aproximación entre el taxón productor y el fitolito preservado en el registro fósil.

Para el estudio de los fitolitos se debieron tener presentes las dos características que éstos poseen: la redundancia, que implica que un mismo morfotipo puede ser producido por distintos taxones; y la multiplicidad, lo que significa que un solo taxón puede producir varios morfotipos diferentes (Rovner, 1971).

En el caso 1 se encontraron cerca de 40 morfotipos fitolíticos (Figura 4). Los elementos presentes se corresponden básicamente con: formas rectangulares de bordes lisos, ondulados, serrados o dentados; en forma de abanico; de cono truncado ("rondel"); bilobadas de bordes rectos, cóncavos y convexos; polilobadas regulares e irregulares; esféricos equinados y lisos; aciculados; poliédricos; formas provenientes de elementos de conducción ovaladas lisas, triangulares, vermiformes; y en silla de

montar ("saddle"). Con estas formas fitolíticas se puede inferir que el paisaje desarrollado en el sudoeste de Entre Ríos, para el Pleistoceno tardío-Holoceno, estaría conformado principalmente por un pastizal de gramíneas y palmeras.



Figura 4 - Porcentajes de representación en cada forma fitolítica respecto a la diversidad total de la Formación Tezanos Pinto. Aciculares, 2%; en silla de montar, 6%; bilobados, 16,5%; en abanico, 1,5%; esféricos, 9%; elementos de conducción, 0,6%; elongados, 12%; polilobados, 2%; "rondel", 48%; poliédricos, 1,2%; otros, 0,8%; no identificados, 0,4%.

En el caso 2, presentado aquí, se cuenta con dos tipos de megafósiles: impresiones-compresiones y permineralizaciones. En cuanto al tipo de órganos, se han encontrado: talos de briofitas, tallos primarios, troncos con crecimientos secundario, hojas, ramas, estructuras reproductivas mega y microsporangias tanto enteras como sus partes individuales.

Si bien hay un sesgo tafonómico que provocaría la pérdida de datos sobre la biodiversidad, por otro lado la denominación independiente de cada una de las partes de una misma planta conduciría a un aumento de la paleodiversidad real. A este respecto, consideremos el ejemplo de la lista florística de la Formación Cortaderita. De los 64 morfotaxones, 6 podrían representar una

	Talos	Tallos	Troncos	Hojas	Estructuras reproductivas femeninas	Estructuras reproductivas masculinas
1.	<i>Thalites</i> sp. 1	---	---		---	---
2.	<i>Thalites</i> sp. 2	---	---		---	---
3.	<i>Muscites</i> sp.					
4.					<i>Lepidanthium sporiferum</i>	<i>Lepidanthium sporiferum</i>
5.		<i>Neocalamites</i> sp.				
6.		<i>Equisetites fertilis</i>		<i>Equisetites fertilis</i>		
7.		<i>Phylloleca australis</i>		<i>Phylloleca australis</i>		
8.				<i>Rienitsia arrondiana</i>		
9.				<i>Cladophlebis mendozaensis</i>		
10.				<i>Cladophlebis</i> sp.		
11.				<i>Dictyophyllum tenuifolium</i>		
12.				<i>Coniopteris?</i> sp.		
13.				<i>Dicroidium dubium</i>		
14.				<i>D. odontopteroides</i>		
15.				<i>D. lancifolium</i>		
16.				<i>D. crassum</i>		
17.				<i>Dicroidium argenteum</i>		
18.			<i>Rhexoxylon cortaderitaense</i>	<i>Zuberi feistmanteli</i> <i>Z. papillata</i> <i>Z. zuberi</i> <i>Z. barrealensis</i>	<i>Umkomasia macleani</i>	<i>Pteruchus barrealensis</i>
19.				<i>Johnstonia stelzneriana</i>		
20.				<i>Xylopteris argentina</i>		
21.				<i>X. elongata</i>		
22.				<i>Scytophyllum bonettiae</i>	<i>Peltaspermum</i> sp.	
23.				<i>Pachydermophyllum praecordillerae</i>		
24.				<i>P. papillosum</i>		
25.				<i>Lepidopteris stormbergensis</i>		
26.				<i>L. africana</i>		
27.				<i>Delnortea abbottiae</i>		
28.				<i>Linguifolium</i> sp.	<i>Cordaicarpus mackayi</i>	
29.				<i>Pseudoctenis ctenophylloides</i>		
30.				<i>P. longipinnata</i>		
31.				<i>P. falconeriana</i>		
32.				<i>P. anomozamoides</i>		
33.				<i>Pseudoctenis</i> sp. nov.		
34.				<i>Ginkgoites waldeckensis</i>		
35.				<i>Sphenobaiera sectina</i>		
36.				<i>S. schenkii</i>		
37.				<i>S. argentinae</i>		
38.				<i>S. stormbergensis</i>		
39.				<i>Baiera cuyana</i>		
40.				<i>Ginkgodium nathorsti</i>		
41.				<i>Yabeiella brackebuschiana</i>		
42.				<i>Y. mareyesiacca</i>	<i>Fraxinopsis andium</i>	
43.				<i>Y. wielandi</i>		
44.				<i>Y. spathulata</i>		
45.				<i>Taeniopteris carruthersi</i>		
46.				<i>T. macclellandi</i>		
47.				<i>T. plicatella</i>		
48.				<i>Rochipteris cyclopteroides</i>		
49.				<i>Kurtziana cacheutensis</i>		
50.				<i>Heidiphyllum elongatum</i>		
51.				<i>H. clarifolium</i>		
52.				<i>H. minutifolium</i>		
53.				<i>Rissikia media</i>		
54.				<i>Elatocladus plana</i>		
55.				<i>Pagiophyllum</i> sp.		

Tabla 3 - Lista de los 64 morfotaxones de megafósiles de la Formación Cortaderita, indicando a que tipo de órgano pertenecen y cuáles podrían ser combinados dentro de una misma especie vegetal.

misma planta: *Rhexoxylon cortaderitaense* (tronco), *Zuberia feistmanteli*, *Z. papillata*, *Z. zuberi*, *Z. barrealensis* (hojas), *Umkomasia macleani* (estructura reproductiva portadora de óvulos), y *Pteruchus barrealensis* (estructura reproductiva portadora de sacos polínicos). Otros morfotaxones (aquí de a pares) también corresponderían a una misma planta, tales como: *Yabeiella mareyesiacae* (hojas) con *Fraxinopsis andium* (estructuras ovuladas), *Linguifolium* sp. (hojas) y *Cordaicarpus mackayi* (estructuras ovuladas), y *Scytophyllum bonettiae* (hojas) con *Peltaspermum* sp. (estructuras ovuladas) (Tabla 3). Si consideramos estas cuestiones, la riqueza específica de la Formación Cortaderita se reduciría a 55 morfoespecies.

Un ecosistema actual equivalente con la paleocomunidad de la Formación Cortaderita es el Parque Chaqueño semiárido, en este último la diversidad vegetal alcanza las 35 especies por localidad (Giménez *et al.*, 2007). Mientras que, en una de las localidades del caso 2, (tomando las salvedades dichas anteriormente) se registra una riqueza específica de 39 especies. Por consiguiente, en lo que respecta a la estimación de biodiversidad, la tafocenosis preservada en la Formación Cortaderita puede considerarse representativa de las paleocomunidades que se desarrollaron y dejaron los restos que hoy en día encontramos.

CONSIDERACIONES FINALES

El registro fósil contiene información muy significativa para formular hipótesis fundamentadas y contrastables respecto a los eventos de la evolución biológica ocurridos durante la historia de la Tierra. Aunque es parcial y está sesgado, estas características no disminuyen la utilidad de los datos paleontológicos para identificar e

interpretar eventos de extinción, origen de especies y diversificación biológica.

En el presente trabajo, se ha demostrado que teniendo en cuenta la naturaleza de las plantas fósiles, estas constituyen una valiosa herramienta para brindar una idea de la diversidad vegetal en el pasado geológico.

AGRADECIMIENTOS

Los autoras agradecen especialmente a los revisores y al Comité Editor de la revista por las valiosas sugerencias aportadas que mejoraron sustancialmente el trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Blackman, E. 1971. Opaline silica bodies in the range grasses of southern Alberta. *Canadian Journal of Botany*, 49: 769-781.
- Bodnar, J. 2010. *La paleoflora triásica de la Formación Cortaderita en la quebrada homónima, cuenca de Barreal, Calingasta, provincia de San Juan, Argentina*. La Plata, 283 pp.
- Brown, D.A. 1984. Prospects and limits of a phytolith key for grasses in the Central United State. *Journal of Archaeological Science*, 11: 345-368.
- Erra, G. 2009. *Estudio fitolítico de la Formación Terrazos Pinto [Pleistoceno Tardío - Holoceno temprano] en la provincia de Entre Ríos, Argentina*. La Plata, 276 pp.
- Giménez, A.M., Hernández, P., Gerez, R. y Ríos, N.A. 2007. Diversidad vegetal en siete unidades demostrativas del Chaco semiárido argentino. *Madera y Bosques*, 13: 61-78.
- Halfpeter, G., Moreno, C.E y Pineda, E.O. 2001. Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera. *Manuales y Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa*, 2: 1-79.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2007. *Past—Palaeontological Statistics*, ver. 1.75, 86 pp. [versión original 2001, *Palaeontologia Electronica* 4(1):1-9].
- McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hawksworth, D.L., Marhold, K., Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J.E.,

- Wiersema, J.H. y Turland, N.J. (eds). 2006. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code). Adopted by the Seventeenth International Botanical Congress, Vienna, July 2005. *Regnum Vegetabile*, 146: 1-568.
- Melendi, D.L., Scafati, L. y Volkheimer, W. 2006. *Biodiversidad actual y fósil. Elementos para una interpretación dinámica*. Buenos Aires, 112 pp.
- Moreno, C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *Manuales y Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa*, 1: 1-83.
- Piperno, D.R. 1988. *Phytolith analysis: an archaeological and geological perspective*. San Diego, Academic Press, 280 pp.
- Piperno, D.R. 2006. *Phytolith. A comprehensive guide for archaeologist and paleoecologist*. Altamira Press, 238 pp.
- Rovner, I. 1971. Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction. *Quaternary Research*, 1: 343-359.
- Twiss, P.C., Suess, E. y Smith, R.M. 1969. Morphological classification of grass phytoliths. *Proceedings of the Soil Science of America*, 33: 109-115.
- Wallis, L. 2003. An overview of leaf phytolith production patterns in selected northwest Australian flora. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 125: 201-248.