

REVISION DE LAS BENNETTITALES
DE LA FORMACION BAQUERO (CRETACICO INFERIOR)

PROVINCIA DE SANTA CRUZ

I. HOJAS

POR SERGIO ARCHANGELSKY¹ Y ALICIA BALDONI²

ABSTRACT

The first paper of this series is devoted to the revision of the Bennettitalean leaves found in several new localities where the Baqueró Formation outcrops. This study is based on mummified specimens which yielded good cuticles. The following species have been found: *Dictyozamites minusculus* Men., *D. latifolius* Men., *D. areolatus* n. sp., *Otozamites parviauriculata* Men., *O. waltonii* n. sp., *Zamites decurrens* Men., *Z. grandis* (Men.) nov. comb., *Ptilophyllum antarcticum* (Halle) Sew. emend., and *Pterophyllum trichomatosum* n. sp. With the new taxa here described, the number of species of Bennettitalean leaves in the formation raises to 12, all but one with cuticles preserved.

The cuticular studies were carried on with a conventional optical microscope and also with the use of the Scanning Electron Microscope. The new equipment was used with six species, allowing a considerable enlargement of their descriptive characters.

A chapter is devoted to the stratigraphic distribution of the species studied and to their possible relations with similar taxa found in other argentinian localities. Further evidence for a younger (Uppermost Jurassic or Lower Cretaceous) age of the Graham Land taphoflora, is also presented.

¹ Profesor Titular de Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Carrera del investigador, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires.

² División Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Finally, some considerations on the anatomy of fossil Bennettitalean leaves, revealed by the use of the Scanning Electron Microscope, are included. The structure of the stomatal apparatus is discussed, and the new term "papilia" (Latin = butterfly) is proposed for the constant and regular dorsal thickenings of the guard cells. Some new data are also presented for the structure of the periclinal and anticlinal walls of the epidermal cells; also, the different types of trichomes are mentioned. Some final considerations on the microgranular elements of the cuticles, as seen with high power magnification, are included.

INTRODUCCION

La tafloflora de la Formación Baqueró ha sido objeto de estudio por parte de varios autores, especialmente durante la última década. Se trata de una de las taflofloras cretácicas más ricas de nuestro hemisferio, debido al abundante material, no pocas veces preservado en magnífico estado. Ello, ha permitido realizar estudios anatómicos de la epidermis de muchas gimnospermas. Los principales órdenes de este phylum, que cuentan con un mayor número de representantes, corresponden, en primer lugar a las Coníferas y luego a las Bennettitales. También son frecuentes las Cycadales, Ginkgoales y algunas Pteridospermales.

El único trabajo sobre el Orden Bennettitales, de esta tafloflora, fue realizado por Menéndez, quien en 1966 dio a conocer 9 especies de hojas, 5 de escamas de inflorescencias y 3 de inflorescencias. En dicho trabajo, se estudiaron tanto los caracteres morfológicos como los anatómicos de la mayor parte de las especies.

Los materiales estudiados por Menéndez, proceden todos del área del Anfiteatro de Ticó y de la zona Minera Aluminé. Ticó, fue la primera localidad que brindó excelentes cutículas. En años posteriores, uno de los presentes autores (S. A.) tuvo ocasión de efectuar nuevas recolecciones de material en el Anfiteatro de Ticó, y además, descubrió nuevos yacimientos de la misma formación en varias localidades ubicadas más hacia el norte, que no se conocían con anterioridad: Bajo Tigre, Bajo Grande y Las Mercedes. En esta última, el material coleccionado correspondía a improntas de hojas, y de ellas se citó una Bennettital (?), (Archangelsky, 1965). Las otras dos localidades, en cambio, brindaron varios niveles plantíferos con abundante material momificado, y que en parte ya fue dado a conocer. No se estudiaron las Bennettitales, que fueron dejadas para un tratamiento global, que es el que se presenta en esta contribución.

Esta revisión, ha permitido, por una parte, establecer la presencia de tres nuevas especies de hojas, que sumadas a las nueve ya conocidas, eleva a doce el número de taxones correspondientes a estos órganos, cifra realmente importante y que ubica a esta Formación como la primera en nuestro país en cuanto a cantidad de especies de Bennettiales. En segundo lugar, se han efectuado adiciones a las observaciones originalmente realizadas por Menéndez, que se basan en abundante material de nuevas procedencias geográficas; al mismo tiempo, se amplió la distribución estratigráfica de varias especies, halladas en niveles fosilíferos en los que previamente no se reconoció su presencia. Finalmente, se han podido efectuar estudios con microscopio electrónico de barrido de seis especies, que adicionan a las descripciones originales o nuevas una serie de observaciones que hasta el presente no podían realizarse por la carencia del instrumental usado en la presente ocasión.

Debido a la gran cantidad de piezas a estudiar, hemos decidido subdividir el trabajo sobre el Orden en varias partes. La primera, se refiere al estudio de las hojas. La segunda parte, actualmente en desarrollo, versará sobre el estudio de las escamas de las inflorescencias; finalmente, la tercera parte comprenderá la revisión de las inflorescencias completas, y de probables semillas vinculadas.

En una primera etapa de este trabajo, se efectuó el estudio de la cutícula epidérmica de todas las especies con un microscopio de transparencia común. Cuando el trabajo había finalizado, se tuvo ocasión de efectuar algunas pruebas con el nuevo microscopio electrónico de barrido, las que dieron un resultado satisfactorio con las cutículas fósiles del baqueroense. Decidimos entonces preparar, en todos los casos posibles, material de Bennettiales para su observación y fotografía con el nuevo instrumental, a fin de incluir los datos en el trabajo ya preparado. De esta manera, de las 9 especies que se estudiaron, 6 proporcionaron restos que fueron observados con el microscopio electrónico. Los resultados han sido vertidos en las correspondientes descripciones y comentarios, y se ha optado por presentar el mayor número posible de fotografías. Debemos destacar que, de acuerdo a nuestros conocimientos, esta sería la primera ocasión en que se estudian cutículas fósiles con el microscopio electrónico de barrido en nuestro hemisferio. Tal acontecimiento, exceptuado el corte novedoso que de por sí es trascendente, tiene mucha importancia por los resultados positivos que se han podido obtener y demostrar. Recién en los últimos años, aparecieron contados trabajos

en los que se estudiaron cutículas de hojas fósiles. En efecto Alvin (1970) adelantó algunos resultados que obtuvo estudiando material mesozoico europeo; en este trabajo se ilustran algunas estructuras de Bennettitales de la taoflora jurásica de Yorkshire (figs. 14-19). El otro trabajo (Boulter, 1970) trata sobre el estudio de engrosamientos de células de cierre en especies actuales y fósiles de las Taxodiaceae. Esto indica que recién nos hallamos en los comienzos de tales estudios en el nivel internacional. Queremos significar, especialmente, que esta nueva técnica tiene un futuro muy promisorio, puesto que posibilita una extraordinaria definición óptica, en relieve, de ciertas estructuras complejas que por transparencia, y con aumentos máximos de 1.200 X, no pueden ser interpretadas con precisión, o que simplemente no se observan. Ello es particularmente notable con los aparatos estomáticos, los que justamente en las Bennettitales suelen ser difíciles de interpretar y se han prestado, en más de una ocasión, a variadas definiciones. Creemos que en este trabajo se alcanza a dar una definición más precisa de los aparatos estomáticos del orden, lo que puede representar un punto de partida para futuras investigaciones con esta técnica.

Como el nivel óptico es de una definición y aumento muy superiores, en las descripciones y diagnosis correspondientes iniciamos estas observaciones con las palabras "A nivel electrónico...", lo cual significa que las características anotadas en las frases siguientes, corresponden a las observaciones hechas con el microscopio electrónico de barrido.

En las a veces extensas listas de materiales estudiados, indicamos los números de las piezas, todas ellas correspondientes a la colección paleobotánica del Museo de Ciencias Naturales de La Plata (sigla LP Pb). Todos los preparados microscópicos también se hallan depositados en la colección de la División Paleobotánica del Museo de La Plata, con una numeración independiente a la colección de megafósiles. Las indicaciones de los niveles fosilíferos, corresponden a los definidos anteriormente por uno de nosotros (Archangelsky, 1967). Todos los materiales vistos, corresponden exclusivamente a la Formación Baqueró, y la antigüedad de las capas fosilíferas, como ya fue establecido previamente, corresponde al Cretácico inferior (posiblemente Barremiano). Asimismo, tanto en el texto como en las leyendas de las láminas, utilizamos las sigla M.E.B. para el Microscopio Electrónico de Barrido.

En cuanto a las técnicas de preparación del material cuticular, co-

rresponden a las usuales: eliminación de los ácidos húmicos (cuando existían) mediante una leve oxidación con solución Schulze. Sin embargo, en muchos casos, ha sido suficiente un suave tratamiento con álcali para obtener una diafanización satisfactoria. Las preparaciones para su estudio con el M.E.B. han tenido el mismo tratamiento preliminar. Obtenida la cutícula, se la trata con vibración ultrasónica en medio acuoso, lo cual permite limpiar numerosas impurezas adheridas, que de esa manera se desprenden.

Hemos efectuado ensayos comparativos para observar si se producía alguna alteración o destrucción de la cutícula con este tratamiento. Los resultados han demostrado claramente que, luego del tratamiento con ultrasonido, la cutícula queda mucho más limpia de adherencias, y que no se modifican ni lesionan sus distintas estructuras. Tampoco se han observado posibles cambios microtexturales. Luego de la limpieza, la cutícula se seca y se adhiere a un pequeño porta objetos metálico circular; en todos los casos, se ha cuidado de ofrecer a la observación ambas caras de cada cutícula, puesto que en la vista externa se ven los tricomas, papilas y pelos, además de las bocas de los aparatos estomáticos; en la interna, en cambio, se observan las paredes anticlinales de las células epidérmicas, los aparatos estomáticos, y otras estructuras que suelen ser los asientos de tricomas. Estos preparados, fueron sometidos a un baño de oro-paladio, que resultó satisfactorio para la observación y fotografía de los detalles esculturales y estructurales. Las fotografías y observaciones con el microscopio de transparencia fueron efectuadas con un equipo Leitz (Orthoplan-Orthomat) de la División Paleobotánica del Museo de Ciencias Naturales de La Plata. Las fotografías con el microscopio electrónico fueron efectuadas por el Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Buenos Aires, institución a la que agradecemos por permitirnos el uso de dicho instrumental. Debemos asimismo agradecer al Sr. Natalio De Vicenzo por las fotografías obtenidas con el microscopio electrónico. Nuestro agradecimiento se extiende al Sr. L. Ferreyra, del Museo de La Plata, quien realizó las fotografías del material megascópico de las principales piezas estudiadas. Finalmente, agradecemos a la Comisión de Investigaciones Científicas de la Universidad Nacional de La Plata, que proporcionó un subsidio mediante el cual pudo llevarse a cabo el presente trabajo.

DESCRIPCIONES SISTEMATICAS

Género **DICTYOZAMITES** Oldham et Morris, 1863

Especie tipo *Dictyopteris falcata* Morris 1863 pg. 38

Dictyozamites minusculus Menéndez

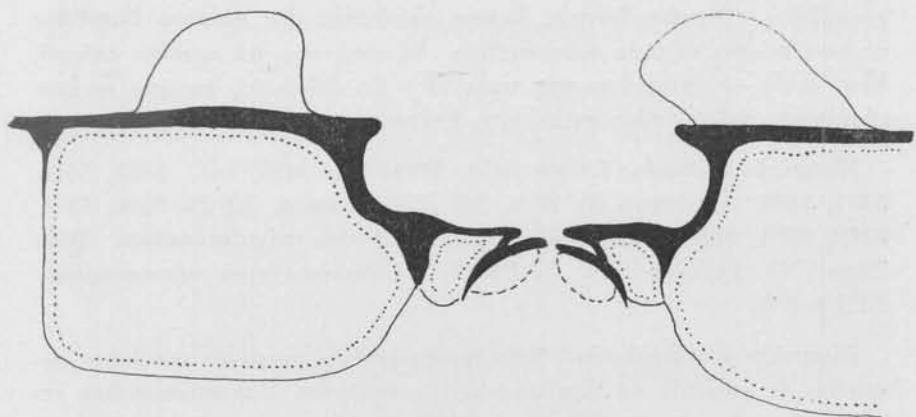
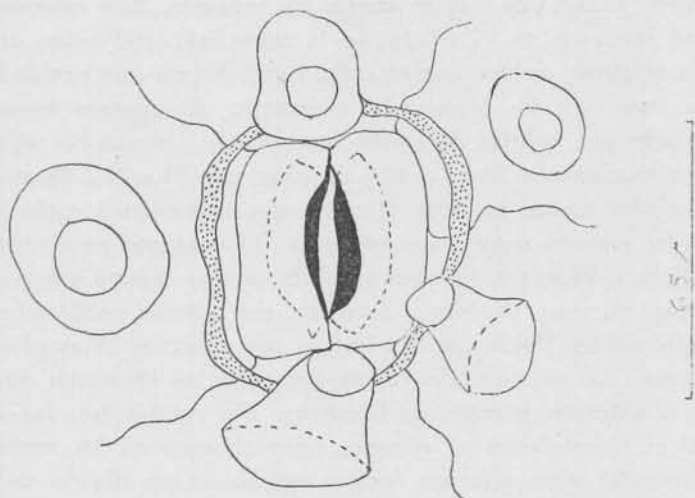
Lám. I, fig 1; Lám. IV, figs. 1-4

1966. *Dictyozamites minusculus* Menéndez, pág. 8, lám. 3, figs. texto 13, 17.

Descripción: Disponemos de varias porciones de hoja que varían en tamaño desde 1,5 cm de largo \times 1,5 cm de ancho las menores, hasta 5 cm de largo \times 3 cm de ancho las mayores (siempre incompletas). Los folíolos mayores que se han visto, miden 1-1,5 cm de largo \times 4 mm de ancho, y los menores, 6 mm de largo \times 3 mm de ancho. Se trata, evidentemente, de una especie que tenía hojas de tamaño pequeño, en comparación con las demás presentes en este yacimiento. Los folíolos son oblongo-elongados, se disponen juntos pero no se imbrican, tienen márgenes paralelos hasta la mitad, y luego convergen para terminar en un ápice redondeado o agudo (especialmente en los folíolos mayores); se insertan al raquis con ángulo de 65-70°. El raquis tiene un ancho de 2-3 mm. La inserción de los folíolos se produce por el sector central de la base del folíolo y se efectúa sobre la superficie superior del raquis; ambos ángulos basales son simétricos y están redondeados. Las venas centrales son gruesas (aproximadamente de 1 mm de espesor), en su origen paralelas, y las laterales forman un leve ángulo. Suelen ramificarse y anastomosarse formando aréolas de varios milímetros de largo. La concentración máxima de venas es de 8 en 4 mm.

La cutícula superior es más gruesa que la inferior (3-3,5 μ , medida en pliegues), y tienen células de paredes anticlinales muy sinuosas, sin papilas ni tricomas; las células están orientadas longitudinalmente, y las que se ubican sobre las venas son algo más largas que las demás (100 \times 30 μ). La cutícula inferior es delicada, con células de paredes anticlinales sinuosas, poco marcadas. En rigor, es difícil observar los contornos celulares. La mayor parte de las células lleva una papila hueca, de membrana también muy delicada, traslúcida, que suelen ubicarse en el centro de las células y tienen tamaños variables, hasta casi ocupar todo el contorno celular.

Los estomas se ubican entre las venas, se orientan transversalmente



Dictyozamites minusculus Men. Dibujo esquemático de un aparato estomático mostrando las células oclusivas y anexas levemente hundidas en una amplia cavidad bordeada por un engrosamiento continuo (punteado). Abajo, reconstrucción ideal de un corte transversal del mismo aparato estomático (levemente ampliado), mostrando la extensión de las capas de cutina (negro) sobre las células de cierre, anexas y epidérmicas circundantes, que forman una amplia cámara, con papilas que en parte la rodean. LP. pm 893.

a las mismas, y frecuentemente se hallan protegidos por papilas; ocasionalmente, tienen sus células anexas en contacto. Los estomas pueden estar ubicados en el plano de la superficie (tal como reza la diagnosis original) o bien suelen estar hundidos en una cavidad epistomática (que son los casos más comunes). El aparato estomático está formado por células de cierre fuertemente cutinizadas (que miden aproximadamente de 35 a 40 μ de largo por 30 a 32 μ de ancho el par) y células anexas no muy grandes, que típicamente están engrosadas en las paredes anticlinales externas. El conjunto puede estar en la superficie, o bien, puede estar hundido en una cámara epistomática subcircular, no muy profunda, formada por células epidérmicas comunes que suelen llevar papilas huecas que obturan la amplia boca del aparato. La abertura de la cámara tiene un diámetro que casi equivale al diámetro máximo de la misma. Por compresión, las células epidérmicas circundantes se pliegan, especialmente en las vecindades de la abertura; estos pliegues suelen reproducir un círculo casi continuo que delimita el conjunto del aparato estomático. La amplia cavidad epistomática está siempre rellena por sustancias minerales granulosas. Ocasionalmente, hemos observado dos estomas hundidos en una misma cámara epistomática. El conjunto del aparato estomático, mide aproximadamente unos 70 μ de diámetro, aunque se han observado valores algo menores o levemente mayores.

Material estudiado: LP Pb 5424, 5428-5434, 5435, 5437, 5438, 5472, 5484, 5488, Anfiteatro de Ticó, NF *Williamsonia*. LP Pb 5308, 5316, 5319, 5321, 5323, 5329, 5330, 5332, NF *Ticoa magnipinnulata*. Bajo Tigre, NF *Ptilophyllum*, LP Pb 5672. Preparaciones microscópicas, LP Pb 893.

Discusión y comentarios: Sólo hemos podido preparar porciones pequeñas de cutícula de algunas piezas estudiadas. Las mismas han revelado interés por cuanto se ha podido establecer que el aparato estomático puede tener una estructura más complicada que la definida originalmente. Nuestras observaciones, coinciden en todos los aspectos con las de Menéndez (1966), y nada podemos agregar de sustancial a la diagnosis original en cuanto a morfología de los folíolos y caracteres cuticulares generales. Debemos simplemente agregar que los estomas pueden ser superficiales, pero que normalmente, están hundidos en una curiosa cámara epistomática subcircular, de poca profundidad, rodeada por células epidérmicas comunes que suelen llevar papilas huecas similares a las presentes en el resto de la misma epidermis.

Para estos estomas, ofrecemos una ilustración interpretativa, con un corte transversal ideal, en la cual se puede apreciar la existencia de la cámara. Los diferentes niveles focales de esta cámara también se han captado fielmente en las fotografías.

Esta especie, presenta folíolos de tamaño pequeño, y por lo tanto, se diferencia de la mayor parte de las especies hasta ahora conocidas; al no presentar folíolos falcados, no es posible confundirla con *Dictyozamites falcatus*, especie típica del género; la venación relativamente grosera, es también un carácter distintivo. La cutícula presenta asimismo dos rasgos exclusivos: la concentración de papilas huecas en las células de la epidermis inferior y el hundimiento de los estomas en una cámara de amplia abertura.

Dictyozamites minusculus parece hallarse confinada al Anfiteatro de Ticó. Los especímenes estudiados por Menéndez corresponden a los niveles fosilíferos que hemos denominado *Ticoa magnipinnulata* y *Taeniopteris*. Ahora, hallamos abundante material en el NF *Williamsonia*. No la hemos observado en las demás localidades (excepto en Bajo Tigre) donde aflora la Formación Baqueró.

***Dictyozamites latifolius* Menéndez**

Lám. I, fig. 3; Lám. IV, fig. 5; Lám. V, figs. 1-5

1966. *Dictyozamites latifolius* Menéndez, pág. 12, lám. 4, figs. 17-20; lám. 5, figs. 23, 24; figs. texto 21-24.

Descripción: En el nivel inferior del perfil Bajo Grande, se hallaron varios ejemplares de esta especie. El más completo (LP Pb 7488) corresponde a un fragmento de hoja de 8 cm de ancho que lleva folíolos insertados al raquis con un ángulo de unos 50°, y que miden hasta 5 cm de largo × 1 cm de ancho en la parte basal. Los márgenes laterales son subparalelos hasta el sector apical, donde se contraen bruscamente hacia un ápice agudo pero redondeado. Los folíolos se insertan al raquis por un sector central reducido, y los dos ángulos basales están redondeados asimétricamente. Los folíolos, en un mismo ejemplar, pueden estar levemente imbricados, juntos o algo separados (otros ejemplares más fragmentados, LP Pb 6567 y 6592, presentan folíolos francamente separados). Un haz de venas centrales recorre los folíolos hasta cerca del sector apical; las venas laterales se arquean muy suavemente y llegan a los márgenes con un ángulo agudo; las venas en los ángulos basales del folíolo se arquean fuertemente y llegan

a disponerse paralelamente al raquis. Hemos podido observar el raquis en un ejemplar; es delicado y tiene 1 mm de ancho (llevando folíolos de hasta 5 cm de largo); en otro ejemplar muy fragmentario, el raquis alcanza a medir 3 mm de ancho.

La cutícula superior presenta células desde subcuadradas a levemente elongadas, sin una orientación preferida. Entre las venas miden unos 60μ de largo \times 40μ ; sobre las venas, las células suelen formar 5 o más hileras juntas, midiendo cada una 50μ de largo \times 30μ de ancho; las paredes anticlinales miden unos 4μ de espesor, son marcadamente sinuosas, con 24 curvaturas cada 100μ , siendo la profundidad de las mismas de 10μ . En los ejemplares vistos, no hemos observado papilas, tricomas o bases de pelos.

Las cutículas superior e inferior, en el sector basal de inserción, tienen células subsodiamétricas o alargadas en el sentido del raquis, con paredes anticlinales fuertes, rectas, las que a medida que se internan en el limbo se vuelven paulatinamente sinuosas. En este sector, las células hipodérmicas también están cutinizadas, son delgadas y pronunciadamente largas en el sentido perpendicular al raquis. Ocasionalmente, las células epidérmicas presentan perforaciones en las paredes anticlinales. Ambas cutículas muestran las células epidérmicas modificadas sobre las venas.

La cutícula inferior presenta células entre las venas de forma irregular, de unos 50μ de largo \times 40μ de ancho; sobre las venas, son algo más angostas (30μ). Células sobre las venas pueden tener papilas que tienen una posición subcentral. Las paredes anticlinales son menos sinuosas, de 16 curvaturas cada 100μ y una profundidad de $4-6 \mu$.

Los estomas en general están orientados transversalmente a las venas, separados o juntos. Células de cierre (45μ de largo \times 13μ de ancho) y células anexas fuertemente cutinizadas. Células anexas pequeñas, llevando papilas que obturan la boca estomática. Papilas huecas, a veces grandes, presentes sobre las células epidérmicas ubicadas en los polos de los estomas, obturando la boca. Papilas similares o bases de pelos, dispuestos muy espaciadamente en las células epidérmicas. El aparato estomático mide aproximadamente unos 45μ de largo \times 27μ de ancho.

A nivel electrónico se observan las papilas obturantes de las bocas de los aparatos estomáticos. Estas papilas, se orientan sobre las células anexas y se proyectan sobre la cavidad de la boca, o bien, la constriñen levemente. En las zonas polares, siempre en vista externa, se observan fuertes crestas transversales que se hallan más desarrolladas

en las vecindades de la boca, y luego disminuyen en magnitud hasta perderse en el nivel de la superficie¹.

En vista interna se observa la cutícula de las papilas que se presenta engrosada alrededor de la boca estomática; este sector, está hundido; de tal manera, las células oclusivas debían estar combadas, con sus polos arqueados hacia la superficie. Las bases de pelos, en vista externa presentan un fuerte anillo cuticular rodeando el orificio central.

Cutícula del raquis con células subrectangulares de paredes anticlinales muy poco sinuosas de unos 40 μ de largo \times 30 μ de ancho.

A nivel electrónico, las paredes anticlinales en el nivel más inferior, se presentan compactas, pero hacia la superficie desarrollan leves sinuosidades que aparecen en forma de columelas juntas que se hunden en las paredes periclinales. Ello significa que las sinuosidades son normales a la superficie y por ello no se observan en el microscopio de transparencia.

Algunos ejemplares han sido incluidos en la especie con cierta reserva. Presentan características morfológicas externas similares, pero su cutícula difiere levemente en la estructura del aparato estomático, el cual tiene papilas obturantes en menor cantidad, y faltan totalmente aquellas que suelen obturar los polos de las células de cierre. En este sentido, se asemejan más al aparato estomático de *Dictyoza- mites crassinervis* Men. Como los dos ejemplares vistos son fragmentarios, no podemos estar seguros de que se trate de un taxón diferente, o bien, que pueden corresponder a la misma especie.

Material estudiado: LP Pb 5169, Anfiteatro de Ticó, NF *Zamites grandis*. LP Pb 6544, 6547, 6548, 6555, 6557, 6564, 6567, 6575, 6578, 6579, 6583, 6584, 6591, 6592, 6605, 6634 (3), 6650, 7475, 7476, 7483, 7485, 7488, 7524, Bajo Grande, NF *Araucarites*. NF *Taeniopteris*. LP Pb 5287, NF *Ticoa magnipinnulata* LP Pb 5331. Est. La Esmeralda, Nivel Basal, LP Pb 5950. Preparaciones microscópicas LP Pb 878-881, 892-LP Pb 900 (baño oro-paladio).

¹ Proponemos acá el término "papilia" (del latín, que significa mariposa) para designar concretamente a los engrosamientos dorsales de las células de cierre que tienen siempre una forma amariposada. Con ello, queremos designar a una estructura que es constante en los aparatos estomáticos de las Bennettitales, y el término puede usarse sólo para los engrosamientos dorsales mencionados en este orden. Nuevas investigaciones en otros grupos, permitirán establecer si esta estructura se halla presente en los mismos, en cuyo caso, el término podrá extenderse.

Discusión y comentarios: La diagnosis original contempla casi todos los aspectos que han sido observados en este nuevo material. Sin entrar a discutir aquellos ejemplares que hemos asignado con reserva a la especie, tenemos leves adiciones a la descripción original; quizá la adición más significativa sea la de que los folíolos no están siempre típicamente en contacto, como versa la diagnosis, dado que en un mismo ejemplar, de otra procedencia, hemos observado la variabilidad de este carácter. Tampoco hemos observado bases de pelos en la cutícula superior, carácter que por lo tanto pasa a ser más bien raro en la especie. Asimismo, se agregan acá datos descriptivos sobre la morfología del raquis y sobre la estructura anatómica de la cutícula del mismo, que faltan en la diagnosis original; también, hemos agregado algunas medidas, para completar el rango de variación de ciertos parámetros (como la profundidad y compacidad de las sinuosidades de las células epidérmicas). Finalmente, agregamos las observaciones realizadas con el M.E.B., que adicionan ciertos caracteres estructurales que no se habían observado anteriormente.

Algunos folíolos que se observan en esta especie, parecen ser levemente falcados; en tal sentido, la misma presenta un grado de semejanza con las especies de folíolos francamente falcados, tales como la típica del género. Ya Menéndez ha establecido las diferencias al respecto, que aceptamos en este trabajo.

Esta especie ha sido registrada hasta ahora en los NF *Zamites grandis*, *Taenopteris* y *Ticoa magnipinnulata* del Anfiteatro de Ticó; en el NF *Araucarites* de Bajo Grande, y en el perfil Ea. La Esmeralda, NF basal.

Dictyozamites areolatus n. sp.

Lám. I, fig. 4; Lám. V, fig. 6; Lám. VI, figs. 1-6; Lám. VII, figs. 1-2

Diagnosis: No se conoce la hoja entera ni el raquis; folíolos (suel-
tos), los mayores de 7,5-8 cm de largo \times 2,5-3 cm de ancho, este último
es máximo en la base y en el centro de la lámina, disminuyendo hacia
el ápice. Folíolos oblongos, de ápice agudo u obtuso; margen basal
truncado, ángulos basales redondeados, simétricos; inserción por el
sector basal medio. Venación reticulada, robusta; venas centrales 9 a
10, paralelas en todo su recorrido; venas laterales curvándose e inter-
sectando los márgenes con ángulos de 25-30° en la base y 80-90° en el
ápice del folíolo. Venas atravesando la lámina con una concentración
de 9-15 por centímetro. Reticulos de hasta 2 cm de largo en el centro
del folíolo, disminuyendo a 4-5 en los márgenes.

Cutícula superior con células de forma irregular, las mayores de $70 \mu \times 40 \mu$ de ancho, las más frecuentes de $50 \mu \times 30 \mu$ de ancho. Paredes periclinales finamente granuadas; las anticlinales fuertemente cutinizadas en profundidad, de $4-6 \mu$ de espesor. sinuosidades de 20 curvaturas cada 100μ , desarrolladas desde la superficie en profundidad, no llegando al fondo de la célula (profundidad de curvaturas unos 10μ); en vista interna, las paredes anticlinales no son sinuosas.

Cutícula inferior con células entre venas de forma irregular, sin una definida orientación, de $60 \mu \times 30 \mu$ de ancho; sinuosidades en número de 2-3 cada 100μ , con profundidad de hasta 6μ . Paredes anticlinales de 3μ de espesor. Células sobre venas subrectangulares, con leve orientación longitudinal.

Bases de pelos presentes en ambas cutículas, sobre venas y entre ellas, con una estructura especializada, compuesta de dos o más células con paredes anticlinales y periclinales fuertemente cutinizadas, y una perforación subcircular que se ubica en el centro de la estructura en la membrana externa (periclinal). Partes basales de pelos se elevan a partir de estas estructuras. Bases de pelos más robustos sobre las venas. No se observan papilas en las células epidérmicas.

A nivel electrónico, las sinuosidades de las paredes anticlinales en ambas cutículas están marcadamente engrosadas. Estos engrosamientos pueden o no extenderse hasta fusionarse y conformar verdaderas aréolas que son oquedades en forma de cavernas que se intercomunican por debajo de las trabéculas de las membranas anticlinales. Ello suele ocurrir con mayor frecuencia en los ángulos de unión de las células vecinas. La microesculturación de la cutícula de las membranas anticlinales es granular y los elementos más pequeños de contorno definidos miden $1/3$ de μ . Las bases de tricomas que se asientan sobre varias células son visibles. En vista interna se observan las células de un tamaño algo menor que las epidérmicas circundantes sobre las que se asientan bases subcirculares fuertemente cutinizadas y que en el centro presentan una perforación subcircular. Se observan, externamente, pelos unicelulares que se ensanchan hacia el ápice que es redondeado; la forma de los pelos es clavulada. Los diámetros basales de las bases de pelo parecen variar notablemente, en relación al número de células epidérmicas que concurren en la estructura.

Estomas indistintamente orientados, pero en las cercanías de las bases de pelo pueden estar radialmente orientados a la estructura. Aparato estomático ovalado, de unos 35μ de largo \times 23μ de ancho.

Células de cierre engrosadas de 35μ de largo \times 10μ de ancho; células anexas pequeñas. Ocasionalmente aparecen débiles papilas sobre las células anexas que obturan la boca estomática. Estomas no hundidos.

A nivel electrónico se observan las células anexas que conforman un aparato estomático ovalado (o sea más largo que ancho). Dichas células se hallan fuertemente cutinizadas marginalmente, en profundidad. Las células anexas presentan las típicas papilias que en la región de la boca estomática tienen un engrosamiento conspicuo desarrollado en profundidad, en forma de un labio que rodea íntegramente dicha boca. Esta estructura de protección adicional puede presentar diminutas papilias que atraviesan la boca hasta llegar al labio opuesto. Las papilias en las regiones polares centrales forman oquedades por las cuales ascienden hacia la superficie los polos de las células de cierre. La microescultura de las papilias en las cercanías de la boca es granular; hacia los márgenes, presenta canaliculos irregulares que conforman un contorno festoneado de la estructura.

Holotipo: LP Pb 6587 (p.m. 876), Bajo Grande, NF *Araucarites*.

Material adicional: LP Pb 6519, 6526, 6546, 6549, 6553, 7560, 6563, 6566, 6590, 6600, 6610, 6611, 7480, 7481, 7523, Bajo Grande, NF *Araucarites*. LP Pb 5171, 6185, Anfiteatro de Ticó, NF *Zamites grandis*. NF *Ticoa magnipinnulata* LP Pb 5317.

Preparaciones microscópicas, LP Pb 875, 877. LP Pb 904 (baño oropaladio).

Comentarios: Esta especie se conoce sólo por los folíolos sueltos que nunca fueron hallados con restos de raquis. Por ello, la forma de la hoja y la estructura del raquis nos es desconocido. De las especies de *Dictyozamites* del Baqueroense, es la que presenta folíolos mayores, por cuyo tamaño podemos sospechar que la hoja tenía dimensiones considerables. La estructura epidérmica es sumamente característica, especialmente en la cutícula superior, que presenta células epidérmicas con paredes anticlinales sinuosas; estas sinuosidades presentan leves engrosamientos, los cuales suelen constreñir la base de los senos, formando en apariencia una aréola. En ejemplares levemente corroídos, se preservan las partes engrosadas dando un aspecto característico de aréolas marginales en cada célula, que constituyen una malla (a este carácter alude el epíteto específico *areolatus*). Los engrosamientos de los senos entre dos células vecinas, se juntan originando un sistema anastomosado en profundidad.

Con el microscópico electrónico, se pueden observar claramente es-

tas aréolas, las que deben ser naturales y no artefactos de fosilización. Otro aspecto novedoso que no puede ser observado con microscopio óptico de transparencia es la estructura del estoma en lo relativo a las células de cierre. Estas, presentan las típicas papilias, pero además, presentan un conspicuo engrosamiento o labio que rodea la boca estomática. Esta estructura, la interpretamos como un elemento más en la protección de las delicadas células de cierre; pequeñas papilas que se desarrollan sobre sus labios y que atraviesan el orificio de la boca, parecen corresponder a saliencias que le dan cierta rigidez a la misma. Evidentemente, el movimiento de apertura o cierre de las células oclusivas estaba regulado por una serie de estructuras de protección que actuaban a modo de envolturas o corazas de cutina.

Comparaciones: Varias especies de *Dictyozamites* se han descrito para las tafofloras neomesozoicas de Japón. Ninguna se conoce con los caracteres epidérmicos conservados. *D. kawasakii* Tateiwa (según Kimura, 1961: 24) difiere de *D. areolatus* por los folíolos reniformes a ovalados (en especímenes siberianos descritos por Krasilov, 1967: 154) y por el plan de venación que presenta aréolas más pequeñas y menos alargadas. De acuerdo a Kimura (*l.c.*, pág. 22) *D. kawasakii* se encuentra en las tres provincias paleoflorísticas reconocidas en Japón para el Jurásico-Cretácico; en la provincia Toyora, la especie se distribuye en el Jurásico medio y superior; en la provincia de Naktong, en el Cretácico inferior (Berriasiano), y en la provincia de Hida en el Jurásico superior y Cretácico inferior (Berriasiano). En Primorie (Siberia), la especie se registra en el Cretácico inferior (Valanginiano).

Dictyozamites imamuræ Oishi emend. Kimura, difiere por presentar folíolos con base asimétrica, levemente falcada; son también menores y las aréolas que forman las venas son más largas. Esta especie se cita exclusivamente para la provincia de Hida, en el Cretácico inferior (Berriasiano).

Dictyozamites reniformis Oishi, difiere por la forma de los folíolos.

También esta especie es exclusiva de la provincia de Hida en sedimentos berriasianos.

Dictyozamites grossinervis Yokoyama, tal como la describe Krasilov (1967: 153) en base a ejemplares aptianos de Primorie (Siberia oriental), tiene algunos rasgos morfológicos similares; la forma y aún el tamaño de los folíolos pueden compararse, al igual que el plan de venación; sin embargo, nuestra especie presenta aréolas del haz cen-

tral de venas de hasta 2 cm de largo las mayores, contra 0,6 cm en las formas siberianas. En cuanto a la cutícula, hay coincidencia entre ambas especies en la orientación indistinta de los estomas, ausencia de papilas en ambas epidermis, presencia de bases de pelos pluricelulares en la cutícula superior, espesor de las paredes anticlinales de las células en la cutícula superior. Las diferencias fundamentales estriban en que la especie siberiana y japonesa tiene células muy distintas sobre las venas y entre ellas (en ambas cutículas), en un tamaño sensiblemente mayor de las células y del aparato estomático, y en la forma del mismo. Las formas originales de Japón (Yokoyama 1889) que por ciertos autores se refieren a *D. falcata*, son aceptadas por Krasilov como diferentes, manteniendo por lo tanto la validez de la especie; en Japón, esta especie se cita para el Jurásico.

Dictyozamites cordatus (Kryshtofovich) Prynada, de la misma procedencia geográfica (también del Barremiano-Aptiano) difiere marcadamente por la forma de los folíolos y por el plan de venación; no se conoce la estructura epidérmica.

D. hawellii Seward, del Jurásico medio de Yorkshire, Inglaterra, presenta folíolos más pequeños y las aréolas en el sector medio de los mismos también son menores (8 mm). La cutícula superior no tiene bases de tricoma, y los estomas tienden a disponerse transversalmente (Harris 1969).

Dictyozamites assertoi Barnard, del Liásico de Dorud (Irán del Norte) (Barnard 1965), difiere por presentar folíolos marcadamente falcados y con una aurícula basal notablemente desarrollada; bases de tricoma se hallan ausentes en la cutícula superior y los estomas están orientados transversalmente en la cutícula inferior; además, las bases de tricoma presentes en la epidermis inferior son simples y no compuestos por varias células como en *D. areolatus*.

Dictyozamites falcatus (Morris) Meddlicott et Blanford, *D. indicus* Oldham et Morris y *D. hallei* Shani et Rao, difieren por poseer folíolos falcados y de un tamaño sensiblemente menor. Son especies jurásicas y sólo *D. falcatus* ha sido mencionada para el Berriasiano de Primorie (Krasilov, l.c.).

De las especies argentinas, *D. areolatus* difiere por los siguientes caracteres. *D. latifolius* Men. presenta folíolos menores; las aréolas que forman las venas en el sector medio de los folíolos son más cortas y angostas; el tamaño de las células epidérmicas en ambas cutículas es menor y el espesor de las paredes anticlinales es más reducido; no se observan bases de pelos en la cutícula superior y la orientación de

los estomas es transversal; hay papilas en las células epidérmicas de la cutícula inferior.

Dictyozamites minusculus Men. tiene folíolos mucho más pequeños, pero el tamaño de las células epidérmicas de la cutícula superior es mayor; no presenta bases de pelos en la cutícula superior pero tiene numerosas papilas huecas en la cutícula inferior; la orientación de los estomas es transversal y el tamaño del aparato estomático es mayor (con una estructura muy diferente).

Dictyozamites crassinervis Men. es la especie más parecida (tamaño y venación de los folíolos); difiere en que los estomas se orientan transversalmente, en la presencia de papilas en la epidermis inferior y en un mayor tamaño del aparato estomático; además, no tiene bases de pelos compuestos en la epidermis inferior. En este sentido, interesa señalar que *D. crassinervis* presenta muchos caracteres comunes con *D. grossinervis* Yokoyama.

Halle (1913) describió fragmentos de *D. falcata* de sedimentos posiblemente Jurásicos de Bahía Tekenika en Tierra del Fuego (Chile). Estos ejemplares pueden ser referidos al grupo de especies con folíolos falcados, y que parecen predominar en el Jurásico. En efecto, Cazaubon (1947) prefiere reunir los ejemplares de Halle junto con los que estudió de una localidad eojurásica de Chubut, en una nueva especie; se basó en leves diferencias que observó con respecto a los ejemplares típicos de India. Propuso para esta nueva forma el nombre de *D. hallei*, nombre que lamentablemente ya había sido utilizado con anterioridad por Sahní y Rao (1931: 196) para material hindú, específicamente distinto del material patagónico. En una nota aparte, los autores de este trabajo proponen para esta especie el nuevo nombre *D. cazaubonii* (Archangelsky y Baldoni, 1972) aclarando el caso de homonimia. La especie hindú (*D. falcatus*) quedaría representada en la taoflora de Esquel por un único ejemplar (LP Pb 21320).

Hemos revisado estos ejemplares de Esquel, depositados en las colecciones paleobotánicas del Museo de La Plata, y encontramos que difieren marcadamente de nuestra especie por el tamaño, forma y venación de los folíolos.

Distribución geográfica y estratigráfica del género "Dictyozamites"

A través de más de un siglo, se han descripto pocas especies del género *Dictyozamites*. Este género es quizás el más característico dentro del orden por las hojas que llevan folíolos retinervados; es impo-

sible confundirla con los demás representantes del grupo. Su pertenencia al orden Bennettitales se determinó por el estudio de la epidermis que presenta estomas sindetocélicos (Thomas y Bancroft 1913). No es posible afirmar, por el momento, que esta entidad sea natural a nivel de género. El análisis de los rasgos morfológicos y anatómicos parece indicar que todas las especies tienen caracteres comunes entre sí, y que las variaciones son, en general, cuantitativas (tamaños); todas las especies se vinculan por caracteres cualitativos, incluso minúsculos, y, cuando podemos definir alguna estructura típica a una sola especie, la misma suele tener importancia que sólo podemos aceptar como de rango específico. Básicamente, las hojas son siempre hipostomáticas, los estomas son siempre sindetocélicos, las paredes anticlinales de las células epidérmicas son siempre sinuosas, los estomas nunca se disponen en bandas o en hileras, la venación es siempre reticulada, las hojas son siempre monopinnadas, y los folíolos siempre tienen márgenes enteros.

Las principales diferencias que podemos notar, aparte de las cuantitativas (tamaño de folíolos, células o estomas) y que usamos para diferenciar especies, se reducen a la orientación de los estomas y a la ausencia o presencia de tricomas y papilas en una o ambas epidermis. Desde un punto de vista paleontológico, *Dictyozamites* es, pues, un género muy bien caracterizado, con una estrecha circunspección de caracteres.

Es importante, asimismo, la curiosa distribución geográfica del género. Originalmente citado en India, fue luego hallado en Europa (Suecia y G. Bretaña) y en Japón; más adelante, en Irán, Siberia Oriental, y finalmente en Argentina y Chile austral. Quizás, este último registro llame la atención puesto que el área austrosudamericana donde hallamos *Dictyozamites* es prácticamente antipódica a los demás registros (al menos de aquellos donde hay una mayor concentración de especies). Quizás, el hecho más llamativo es que en nuestra área tengamos definidas 6 especies (4 de ellas con cutícula preservada), cifra que iguala el registro de mayor concentración en Asia Oriental (Siberia oriental y Japón), donde se han definido hasta ahora 7 especies, y supera a la India, donde se conocen 4 especies.

Dictyozamites tiene indudablemente interés estratigráfico. Los registros más antiguos corresponden al Liásico (en Irán y en Argentina ?), pero el acmé se ubica en el Cretácico inferior; la extinción se produce en el Aptiano. Luego, el género, con una veintena de especies, abarcó un intervalo equivalente a un período geológico. En

Europa e Irán, los registros son los más antiguos (Jurásico inferior y medio), pero el número de especies es reducido (apenas 3); no hay registros más modernos del género. Aparentemente, los biocrones más extendidos corresponden al Este asiático (Japón y Siberia), donde se cita el género desde el Jurásico medio hasta el Aptiano. En nuestras taflooras, *Dictyozamites* presentaría también uno de los biocrones más extendidos. Su presencia en Esquel, con dos especies, indica la importancia de este elemento ya en el Jurásico inferior (a medio?). De acuerdo a los datos geológicos y estratigráficos existentes, no se puede establecer con certeza la edad de la tafloora de Esquel. No se puede usar el género *Dictyozamites* como indicador del Liásico, tal como sugirió Cazaubon (1947), y como ya lo puntualizaron correctamente Groeber, Stipanovic y Mignramm (1953: 314). El hallazgo de varias especies en sedimentos indudablemente eocretácicos exime de comentarios ulteriores. Sin embargo, Herbst (1968: 149) se inclina por incluir la tafloora de Esquel en el Liásico. Un argumento posiblemente importante para avalar esta antigüedad es la presencia de *Goeppertella* (Dipteridácea) que tiene una marcada tendencia a una distribución restringida a esa época. Sin embargo, otros autores sostienen que las capas portadoras de esta tafloora pueden representar un Bayociano (Stipanovic y Bonetti 1970: 106). Nada podemos decir de las capas fosilíferas de Bahía Tekénika, puesto que son muy pocos los elementos vegetales para definir una edad; simplemente las referimos al Jurásico.

En resumen, tenemos que en Argentina se conocen dos especies para el Jurásico (Liásico o Bayociano), una especie no descripta fue citada para el Caloviano de Neuquén (Groeber, Stipanovic y Mignramm 1953), y cuatro especies se conocen para el Barremiano de Santa Cruz. En este sentido, la tafloora Baqueroense registra el acmé del género en nuestro país, y marca al mismo tiempo la extinción del mismo.

Género **OTOZAMITES** Braun, 1842

Especie tipo (de acuerdo a Harris, 1969) *Filicites bechei* Brongniart o *Filicites bucklandii* Brongniart.

Otozamites es uno de los géneros más importantes de hojas en el Orden Bennettitales, y el número de sus especies puede llegar a un centenar. En principio, su morfología foliolar es muy característica; tanto es así que Harris (1969) no emendó el concepto que se tenía sobre este género, a pesar de que optó por emendar los demás. Los

folíolos son asimétricos en su base y el margen acroscópico se desarrolla mucho más, formando una aurícula conspicua. Hay, sin embargo, algunas especies que se ubican en géneros afines (especialmente *Zamites*) que pueden considerarse intermedios.

En la taoflora baqueroense, se habían descrito dos especies del género: *Otozamites parviauriculata* Men. y *O. grandis* Men. Esta última, la hemos combinado al género *Zamites*, por motivos que se exponen en el correspondiente capítulo. Agregamos acá, una nueva especie, *O. waltonii*, que fue encontrada en varios niveles plantíferos durante las dos últimas campañas. En rigor, ambas especies poseen una aurícula basal, pero no muy bien desarrollada, y en tal sentido pueden corresponder a ese lote de taxones que presentan caracteres intermedios entre dos o más géneros. Por otra parte, es natural que ello ocurra desde un punto de vista estratigráfico. Las típicas especies de *Otozamites* encuentran su mejor distribución en el Jurásico inferior y medio. Ello acontece paralelamente en nuestro ámbito y en la provincia paleoflorística europea; en esta última (Vajrameiev 1964), el género está representado por 16 especies en el Liásico y por 25 en el Dogger; solamente 4 pasan al Cretácico inferior (Neocomiano). En nuestro país, de las 18 especies que se conocen, 12 están restringidas al Lias (algunas pasando quizás al Dogger), 3 estarían en el Jurásico superior y 2 quedarían en el Cretácico inferior (Formación Baqueró), estas últimas con las dudas ya mencionadas en párrafos precedentes. No conocemos especies del género en sedimentos más modernos de nuestro país.

***Otozamites parviauriculata* Menéndez**

Lám. III, fig. 3; Lám. VII, figs. 3-6; Lám. VIII, figs. 1-6

1966. *Otozamites parviauriculata* Menéndez, pág. 4, lám. 1, figs. 1-3; lám. 2, figs. 7, 8, figs. texto 1-7.

Descripción: Fragmentos de hoja de forma desconocida, el mayor visto de 6 cm de ancho \times 11 cm de largo, el menor de 1,4 cm de ancho y un largo de 4 cm. Raquis de 3-4 mm de ancho, liso o levemente estriado en sentido longitudinal. Folíolos mayores vistos de 3 cm de largo \times 1 cm de ancho, y los menores de 1,5 cm \times 0,6 cm. Folíolos insertándose a la cara superior del raquis con ángulos que varían entre 75-85°, desde algo separados a imbricados, subopuestos, de bordes enteros y paralelos hasta cerca del ápice; en el sector apical, el borde inferior se curva, rematando en un ápice obtuso, ligeramente redon-

deado; los folíolos se insertan por el centro de la base, y el sector acroscópico forma una aurícula débilmente desarrollada, mientras que el basicópico está simplemente redondeado. Las venas salen radialmente desde la base, las centrales perpendiculares al raquis, paralelas entre sí, y las laterales formando ángulo con el raquis; las venas son fuertes, de hasta 1 mm de espesor, y se dicotomizan con frecuencia; la concentración es de unas 29-30 venas por centímetro.

Epidermis superior con una cutícula de 2.3μ de espesor, mostrando células típicamente rectangulares ($80 \times 40 \mu$ las mayores, $60 \times 40 \mu$ las menores), a veces isodiamétricas (40μ), dispuestas o no en hileras longitudinales, que están marcadas sobre las venas, márgenes y adyacencias; entre las venas, las células no tienen una distribución definida. Paredes anticlinales gruesas, 3.4μ , sinuosas, contándose 23-26 sinuosidades en 100μ con una profundidad de 17.18μ . Paredes periclinales lisas a levemente microgranuladas. No se observan estomas ni tricomas. A nivel electrónico, las paredes anticlinales se muestran robustas, y se proyectan perpendicularmente hacia el interior, pero con constantes alabeos; o sea, que la cutícula que forma los senos está inclinada con un ángulo agudo con respecto al plano superficial (periclinal); la verticalidad absoluta sólo se observa en cortos tramos, donde se registra el paso de un seno a otro vecino. La microesculturación de las paredes anticlinales se compone de gránulos o crestas que se disponen formando hileras bien definidas en el sentido de las sinuosidades, o sea, en planos paralelos a la superficie. Tal escultura puede interpretarse como "fluidal".

Cutícula inferior de 1.2μ de espesor, con estomas que se ubican entre las venas formando bandas. Las células epidérmicas entre y sobre las venas tienden a ser cortas y rectangulares, mostrando una cierta orientación. Células entre y sobre las venas presentando típicamente papilas, hasta 5 por célula, las que se ubican indistintamente sobre la superficie de la célula portadora. Papilas siempre huecas, de formas muy variables, de base anular, en herradura, o bien compuestas. Bases de tricoma frecuentes, siempre ubicadas cerca de los estomas, formadas por una hasta 6 células de superficie engrosada, o por una célula que lleva una base en forma de anillo. Células con paredes anticlinales débilmente marcadas y sinuosas, $2.2.5 \mu$, mucho menos que en la cutícula superior. Células mayores de $65 \times 43 \mu$ y menores de $43 \times 35 \mu$, siendo las más comunes de unos 50μ . Se observan 11-12 sinuosidades en 100μ , con una profundidad de 18μ . A nivel electrónico, la superficie externa no presenta marcas de células, y no es

plana, sino que por el contrario se halla llena de oquedades que suelen estar rodeadas de papilas. Las papilas pueden ser simples o compuestas; las primeras, son típicamente globosas, de contorno preferentemente circular; las papilas compuestas suelen tener una base desde subisodiamétrica a irregularmente alargada, que sobresale del nivel cuticular; sobre esta base se desarrollan nuevas papilas en número variable, generalmente 3-4. La superficie de las papilas es microgranulada y está constituida por elementos que en superficie muestran una forma muy irregular; los elementos esculturales menores vistos, de contornos definidos, miden $1/5$ de μ . La irregularidad superficial de las papilas podría quizá deberse a efectos de corrosión durante el proceso de fosilización (ya que no han sido atacados químicamente por reactivos corrosivos); sin embargo, otras estructuras similares (tricomas) no muestran este tipo de escultura y son perfectamente lisas; posiblemente, entonces, las microrúgulas descritas puedan ser características naturales de las papilas. Se observa dos tipos de tricomas. El primero es infundibuliforme, con apertura externa de máximo diámetro, que se angosta hacia la base y se asienta sobre la superficie, que allí presenta una perforación. El segundo tipo de tricoma, es una estructura globosa que tiende a cerrarse apicalmente, de superficie externa lisa, y que también se asienta sobre la cutícula con una perforación en el medio. Las paredes de estos tricomas son delicadas y se resquebrajan con facilidad. La conexión del exterior con el interior de la lámina es evidente, y en tal sentido, estos tricomas han debido funcionar para cierto tipo de intercambio entre dos medios: el orgánico y la atmósfera. No parecen existir evidencias de que estos tricomas sirvan de base o asiento de otras estructuras, tales como pelos.

Células del raquis cortas, de hasta 75μ de largo \times 55μ de ancho, de paredes anticlinales gruesas (hasta 15μ) y perforadas, a veces algo sinuosas; se observan abundantes bases de tricomas que llegan a ocupar toda la superficie celular.

Estomas en bandas, ubicados entre las venas y transversalmente orientados, separados, esparcidos irregularmente pero con frecuencia formando cortas hileras longitudinales. El aparato estomático, de unos 40μ de ancho \times 33μ de largo, se compone de una cámara epistomática muy desarrollada, y del estoma (células de cierre con sus anexas), el cual se ubica en el fondo de dicha cámara. Cámara amplia, de contorno ovalado a subcircular, formada por dos a tres ciclos de células hipodérmicas parcialmente cutinizadas, las que en superficie se resuelven en un ciclo de células epidérmicas comunes, que radial-

mente convergen a una boca que se encuentra constricta por papilas huecas, de paredes gruesas, en número de una o más por célula. Estoma ubicado en el fondo de la cámara, compuesto por dos células de cierre con sus polos engrosados, y dos células anexas fuertemente cutinizadas; se observa frecuentemente una papila que obtura la boca estomática. Cámara epiestomática usualmente de más de 100μ de profundidad. A nivel electrónico, en vista externa, se observa la boca del aparato estomático que típicamente está constricta o reforzada por un anillo engrosado, formado por papilas que pueden ser simples o compuestas, y que son semejantes a las papilas que encontramos en el resto de la cutícula inferior. En vista interna, se observa la existencia de una profunda cavidad epiestomática, formada o limitada por varios ciclos de células hipodérmicas y epidérmicas, las cuales presentan membranas anticlinales sinuosas. El fondo de la cavidad está ocupado por dos células anexas engrosadas en forma pareja; en el centro, se ubican las papilias; una de ellas puede o no desarrollar una pequeña papila que atraviesa la boca del estoma. Esta estructura es bien robusta, y corresponde a un engrosamiento parcial de las células de cierre, de posición dorsal o superior. Otro vestigio de las células de cierre está dado por las cavidades en forma de horqueta, ubicadas a ambos lados de la abertura del estoma, las que rematan en los polos donde hay otros engrosamientos relacionados. De acuerdo a lo que se observa en las fotografías acá presentadas, los engrosamientos polares están vinculados directamente a las membranas anticlinales de las células anexas, y, por otra parte, a las papilias de las mismas células de cierre. De tal manera, podemos concluir que las células de cierre estaban alojadas en una cavidad que en el sector central estaba algo hundida, y se encontraban protegidas por una papilia de forma y contornos definidos que, en ese sector central envainaba dichas células dorsal y lateralmente. En los polos, en cambio, las células de cierre disponían de cavidades por las cuales ascendían en nivel (hacia la superficie), pero también estaban limitadas en su extensión por fuertes membranas cuticulares que actuaban de molde, reproduciendo sus formas. La verdadera boca estomática, o sea, el orificio por donde se producía el intercambio hídrico, parece estar restringido sólo al sector central, regulado por la rígida abertura de las papilias. Finalmente, la vista interna de las papilias presenta una microsculturación granular, con algunos indicios de canaliculos dispuestos transversalmente, en especial en los sectores marginales. En microscopía por transparencia, en los mejores ejemplares, pueden observarse estrías que sin duda corres-

ponden a estos canaliculos que hemos observado con microscopio electrónico. La constancia de esta microestructura, puede ser una característica natural de la planta.

Sobre el sector de las venas, aparecen frecuentemente estructuras espaciadas, de forma subrectangular, de unos 60μ de largo, fuertemente cutinizadas; pueden corresponder a bases de tricomas o bien a estomas en vías de diferenciación.

Material estudiado: LP Pb 5159, 5170, 5176, 5180, 5181, 5183, 5192, 5304, 5417, 5524, Anfiteatro de Ticó, NF *Zamites grandis*; LP Pb 5439, Anfiteatro de Ticó, NF *Williamsonia*; LP Pb 6560, 6572, 6689, 7468, 7508, 7512, Bajo Grande, NF *Araucarites*. Preparaciones microscópicas 862-864, 899 (baño oro-paladio).

Comentarios: Básicamente, hemos conservado los caracteres diagnósticos originales de Menéndez. Agregamos acá la descripción de algunos elementos nuevos que han sido observados con el microscopio electrónico de barrido. Además, hemos agregado mediciones de ciertos elementos que no fueron considerados en la diagnosis original.

Uno de los problemas que se plantea es la ubicación de esta especie en el género *Otozamites*. Ya, una de ellas, ha sido pasada por nosotros al género *Zamites* (*Z. grandis*). Esta forma, sin embargo, posee una débil aurícula, la que puede faltar. No podemos decidirnos a cambiar esta especie al género *Zamites* por cuanto no hemos podido observar en la base de los folíolos una callosidad que suele ser característica de ese género. Aceptamos, pues, que esta especie quede ubicada en *Otozamites* pero dejamos constancia de que las características morfológicas de los folíolos no son muy decisivas en este sentido.

Esta especie, la hemos registrado en nuevos niveles de la Formación Baqueró (NF *Williamsonia* del Anfiteatro de Ticó y en el NF *Araucarites* de Bajo Grande). Tiene por lo tanto una distribución bastante amplia.

La posibilidad de observar material con M.E.B., ha permitido profundizar el conocimiento de ciertas estructuras que no pueden resolverse con tanta nitidez con el microscopio de transmisión que usualmente se usa. Un detalle interesante, del que dejamos momentáneamente constancia, es la gran variedad de estructuras que se presentan en la cara externa de la cutícula inferior. Las papilas suelen ser desde simples hasta muy complejas, habiendo una notable gama de variedades intermedias; pero es importante la presencia de otras estructuras que incluimos en el término general de tricoma. Estos tricomas, evi-

dentemente pueden ser de tipos muy diferentes (dos de los cuales han sido explicados en nuestra descripción). Finalmente, los aparatos estomáticos complejos, como el de esta especie, que presentan cámaras epiestomáticas profundas, son difíciles de interpretar con el microscopio común. Con el electrónico, en cambio, se observa claramente la profundidad y estructura de la cámara, y, lo cual es quizás más interesante, se pueden observar claramente las partes constitutivas del estoma en el sentido estricto (anexas y células de cierre) y sus vinculaciones con las células circundantes. Los típicos engrosamientos dorsales de las células de cierre de las Bennettitales (papilias) se observan acá nítidamente, y tienen una forma amariposada definida, construyendo la boca estomática, por una parte, y alojando, con una defensa robusta, a las células de cierre.

Comparaciones: Esta especie difiere de *Otozamites waltonii* tanto por la morfología de los folíolos como por la estructura epidérmica, en especial por los estomas fuertemente hundidos en una cámara. En cuanto a estructura epidérmica, con este tipo de estoma se conocen varias especies de *Otozamites*, todas exóticas, que tienen desarrollada una fuerte cámara epiestomática. *Otozamites beani* (L. et H.) Brongniart, del Jurásico de Yorkshire (Harris 1969), difiere en la morfología de los folíolos. El aparato estomático tiene una cámara epiestomática menos profunda, y su boca no presenta papilas obturantes tan desarrolladas. *Otozamites graphicus* (Lenckenby) Phillips, de la misma procedencia geológica y geográfica, presenta folíolos con una aurícula basal bien desarrollada y con ápices más agudos. El aparato estomático tiene una cámara epiestomática menos desarrollada, y las células epidérmicas que construyen la boca no tienen papilas: solamente están levemente engrosadas (Harris *l.c.*, fig. 7B). Esta diferencia se registra con otra especie de la misma procedencia, *Otozamites leckanbyi* Harris (1969: 23). Posiblemente, la estructura estomática que más se asemeja a la de *O. parviauriculata* sea la de *O. parallelus* Phillips (non Feistmantel, 1879)¹. Esta especie presenta la

¹ Existe un evidente caso de homonimia entre *Otozamites parallelus* Feistmantel, 1879, y *Otozamites parallelus* Phillips, 1875, nombre específico éste que fue tomado por Seward (1900) para redactar una diagnosis basada en especímenes europeos. Al no existir una diagnosis e ilustración formal en Phillips, 1875, el nombre de Feistmantel posiblemente tenga validez o prioridad. Por otra parte, Seward incluyó en la especie de Phillips, ejemplares italianos que Zigno, 1853, había descrito como *Otozamites mattiellianus*. Llamamos la atención a nuestros colegas ingleses e hindúes sobre el particular, puesto que para resolver el problema se precisa la bibliografía y los materiales en cuestión que no se hallan a nuestro alcance.

boca obturada por papilas; otras semejanzas son la presencia de papilas en las células epidérmicas de la cutícula inferior, y aún la forma de la hoja y la morfología de los folíolos con una aurícula débilmente desarrollada (Harris 1969, fig. 14 A, D). Una diferencia de nivel específico está dada por la ausencia de tricomas en las formas de Inglaterra; la cámara epiestomática de esta especie, parece ser menor que en la forma argentina.

Las comparaciones con materiales argentinos fueron efectuados ya por Menéndez. Cabe señalar acá que ninguna de las especies de *Otozamites* descritas por Halle (1913 a) para el Jurásico alto (o Cretácico más inferior) de la península Antártica, no tiene parecido con la nuestra, en la morfología de los folíolos. Tampoco *Otozamites sancte-crucis* Feruglio, del Jurásico alto de Santa Cruz y Chubut lleva parecido con la especie de Baqueró. Un análisis comparativo más detallado será presentado en un trabajo posterior, donde se describirá la epidermis de la especie de Feruglio, recientemente descubierta en materiales procedentes de la Formación Spring-Hill. La misma, no presenta estomas tan hundidos; también tiene una notable gama de diferentes tipos de papilas en la cutícula inferior.

Otozamites waltonii n. sp.

Lám. I, fig. 2; Lám. II, fig. 2; Lám. IX, figs. 1-6; Lám. X, figs. 1-5

1913. ?*Otozamites linearis* Halle (p.p.), pág. 61, lám. 7, figs. 8, 9, 11 (non 1-4).

1913. ?*Otozamites* sp. Halle, pág. 68, lám. 7, fig. 10.

Diagnosis: Hojas pinnadas; la mayor vista 7,5 cm de largo \times 3 cm de ancho (incompleta), angostándose paulatinamente hacia la base y el ápice. Raquis fuerte, 2-3 mm de ancho en toda su extensión, estriado, mostrando bases de tricoma. Folíolos levemente falcados, alternos, separados a contiguos, insertados en la superficie superior del raquis con ángulo abierto, de 70-80°, por una porción central de la base; folíolos con márgenes enteros y paralelos hasta cerca del ápice, donde el borde proximal se curva resolviéndose en un ápice agudo, ligeramente redondeado. Folíolos mayores 10 mm de largo \times 4 mm de ancho, con una aurícula basal poco desarrollada en el borde adaxial, redondeada, que se superpone al raquis; el borde abaxial, en la base, es redondeado, levemente constricto, sin formar aurícula. Venas fuertes, saliendo de la base en forma radiada; las venas centrales son

paralelas, las marginales forman ángulo con las centrales; venas mayores dicotomizándose hasta dos veces en su recorrido, la última dicotomía situada cerca del ápice. Densidad de venas 20-25 por cm.

Cutícula delicada, la superior hasta $2\ \mu$ y la inferior de $0,5\ \mu$. Células epidérmicas diferentes en ambas epidermis, sin orientación preferida. Cutícula hipostomática. Cutícula superior con células de forma elongado-subrectangular, de paredes anticlinales muy sinuosas; sinuosidades de hasta $20\ \mu$ de amplitud, hasta 17 en $100\ \mu$; superficie celular lisa a finamente microgranular. Células de $40\ \mu$ de largo \times $30\ \mu$ de ancho, y las membranas celulares con espesores muy variables, desde muy delicadas hasta $2\ \mu$. No se observan bases de tricoma ni papilas.

Epidermis inferior con células subsodiamétricas entre las venas, con paredes anticlinales poco sinuosas (hasta 11 sinuosidades en $100\ \mu$); sinuosidades de $7-11\ \mu$ de amplitud; superficie celular lisa; células hasta $86\ \mu$ de largo \times $65\ \mu$ de ancho, las más comunes de unos $65\ \mu$ de diámetro. Membranas anticlinales con espesores de hasta $2-2,5\ \mu$. Células sobre las venas rectangulares a subcuadradas, con el eje mayor paralelo a la dirección de las venas; estomas y tricomas ausentes. En los márgenes de los folíolos, las células epidérmicas son siempre más alargadas. En la cutícula inferior, las células epidérmicas suelen tener papilas huecas, más frecuentes en los sectores entre las venas, las que ocupan una posición subcentral. Cutícula del raquis más gruesa, con células marcadamente elongadas en el sentido del mismo; paredes anticlinales levemente sinuosas, células mayores de unos $120\ \mu$ de largo \times $20\ \mu$ de ancho. Es frecuente la presencia de bases de tricomas formadas por un anillo de varias células especializadas, muy engrosadas. Se observan estructuras traumáticas.

A nivel electrónico, las células epidérmicas entre las venas, en la cutícula inferior, presentan paredes anticlinales claramente sinuosas; las sinuosidades no son muy profundas pero presentan los característicos alabeos mediante los cuales las membranas anticlinales forman un ángulo con la superficie y no son perpendiculares a la misma. Tanto las membranas anticlinales como membrana periclinal, en vista interna, presentan una microesculturación granulosa; los microgránulos, se hallan compactamente distribuidos sobre las membranas anticlinales, y algo más separadas sobre las periclinales. La cutícula del raquis presenta células alargadas, cuyas membranas anticlinales son suavemente sinuosas, casi rectas; se observan claras perforaciones ovoides (bases de tricomas) que suelen ocupar el espacio de varias cé-

lulas. En vista externa, suelen observarse papilas subcirculares, de diámetros muy variables, generalmente ubicadas en los sectores adyacentes a los estomas. Dichas papilas presentan una microgranulación regular compacta.

Estomas presentes en la cutícula inferior, sólo entre las venas, no formando hileras largas, pero sí breves, orientados transversalmente u oblicuamente a las venas, separados, a veces en contacto. Aparato estomático alargado transversalmente; células de cierre levemente hundidas en una cavidad ovalada, de unos 45μ de largo \times 15μ de ancho, con sus polos llegando hasta la superficie, engrosados. Estomas superficiales, formados por células anexas levemente engrosadas, las que en los polos reciben las células de cierre. Células subsidiarias levemente más gruesas que las epidérmicas comunes, llevando generalmente una fuerte papila cerca de, o en la boca estomática, obturándola sensiblemente.

A nivel electrónico, se observa que los estomas son superficiales y que no están hundidos con respecto al nivel externo de la epidermis; o sea que no se forma una cámara epiestomática. En vista externa, las células anexas forman una boca ovalado-rectangular y se engrosan distalmente. Estos engrosamientos se hunden sensiblemente en el mesófilo y delimitan claramente las cavidades donde se alojaba la sustancia protoplasmática. En el contacto de esta parte distal de las células anexas con las células epidérmicas vecinas, se desarrollan trabéculas de cutina que delimitan cavidades subcirculares a ovaladas, las que ocasionalmente pueden observarse con el microscopio óptico de transmisión. Las células epidérmicas que ocupan una posición polar con respecto a los estomas, con frecuencia presentan papilas huecas que se observan tanto en vista interna como externa. Las células de cierre presentan la típica papilia que las envaina, fuertemente cutinizada, y que regula la apertura de la boca, en este caso junto con las células anexas. Los polos de las células de cierre se curvan hacia la superficie y tienen salida por orificios simétricos. De esta manera, las células de cierre se hallan fuertemente arqueadas y envainadas, en su sector medio y alrededor de la boca, por las papilias.

Holotipo: LP Pb 5127 (prep. micr. 873 y 873'). Anfiteatro de Ticó, NF *Ticoa harrisii*.

Material adicional estudiado: LP Pb 5020, 5023-5032, 5089, 5090, 5115, 5118, 5119, 5126, 5128, 5129, Anfiteatro de Ticó, NF *Ticoa harrisii*; LP Pb 5304, Anfiteatro de Ticó, NF *Ticoa magnipinnulata*; LP

Pb 5409, Anfiteatro de Ticó, NF *Williamsonia*; LP Pb 5909, 5910, NF Minera Aluminé; LP Pb 5737, 5739, Bajo Tigre, NF *Ptilophyllum*; preparaciones microscópicas; LP Pb 851, 860, 871, 872, 874. LP 905 (baño oro-paladio).

Observación: Dedicamos esta especie al destacado paleobotánico John Walton, recientemente fallecido.

Comentarios: Para la descripción de esta nueva especie, nos hemos basado principalmente en los especímenes que proceden del nivel fosilífero *Ticoa harrisii* del Anfiteatro de Ticó, donde es más abundante. En general, es una especie poco frecuente en las asociaciones paleoflorísticas de la Formación Baqueró, y sólo después de intensas búsquedas hemos tenido la suerte de encontrar varios fragmentos suficientemente representativos como para diagnosticar la especie. Los caracteres morfológicos externos, se observan mejor en el ejemplar LP Pb 5024, pero la cutícula epidérmica está mejor preservada en el espécimen que hemos seleccionado como holotipo.

La inclusión de la especie en el género *Otozamites*, se justifica principalmente por la presencia de una aurícula basal, no muy desarrollada, pero claramente visible en los folíolos completos. En tal sentido, es fácil diferenciar esta especie de otras que tienen un hábito más o menos similar, referidas al género *Zamites*.

La cutícula epidérmica, es en general delicada, especialmente aquella de la parte inferior que, medida en pliegues, nunca alcanza a tener 1μ de espesor. La orientación de los estomas, si bien transversal como norma, también puede ser oblicua; muchos estomas están separados, pero en algunos sectores se nota una agrupación de los mismos, hecho que les permite tener las células anexas en contacto entre dos aparatos vecinos. Un carácter que omitimos en la diagnosis, pero que es frecuente en los aparatos estomáticos, es el de un engrosamiento en forma de banda que en la región polar atraviesa las células anexas transversalmente. Puede deberse a factores de compresión durante el proceso de fosilización, o bien pueden ser bandas que originalmente se hallaban presentes en esa posición.

La observación con el M.E.B. permite una interpretación muy completa del aparato estomático. Fundamentalmente se pueden destacar las fuertes membranas cutinizadas de las células anexas que se hunden tanto o más que las paredes anticlinales de las células epidérmicas comunes; por otra parte, las papilias también están fuertemente cutinizadas y alojan o envainan a las células de cierre de una manera

muy rígida, dejando libres los sectores polares, por donde estas células delgadas buscan su salida hacia la superficie. Las trabéculas que se observan en el margen externo de las células anexas, parecen corresponder a estructuras secundarias de refuerzo, para darle mayor rigidez a la cutícula que aloja el contenido protoplasmático. Hemos obviado en la diagnosis la presencia de unas estructuras aparentemente infundibuliformes, con una microesculturación uniforme compuesta por espínulas cónicas. Puede tratarse de un tipo de tricoma, pero puede también, corresponder a un objeto extraño, adherido a la cutícula.

Es interesante destacar que, en esta especie al menos, en vista externa no se puede observar la unión de la parte ventral de las papilias con las células anexas; solamente vemos la pared superficial de las anexas.

Comparaciones: En las taflooras jurásicas y cretácicas de Argentina, se han descripto numerosas especies de *Otozamites*. Este género es especialmente abundante en nuestro Liásico; las especies de esta antigüedad, no pueden compararse con la nuestra debido a que presentan rasgos morfológicos de los folíolos que difieren marcadamente de los de *O. waltonii*. Por otra parte, ninguna de las especies liásicas se conoce con cutícula. Pasando a nuestro Jurásico superior, tenemos la especie *Otozamites sanctae-crucis* Feruglio (1951), hallada en sedimentos de Santa Cruz y posteriormente en Chubut (Bonetti, 1963). Esta especie, presenta folíolos muy próximos a imbricados, con ápice obtuso y una aurícula basal bien desarrollada. Uno de los autores (S. A.) ha tenido ocasión de hallar esta especie en sedimentos del subsuelo de la Cuenca Austral (Formación Spring-Hill), que se datan actualmente en un Jurásico superior (quizá Cretácico más inferior). Estos ejemplares presentan una cutícula preservada, la cual es sumamente característica y difiere de nuestra especie principalmente por la presencia de numerosas papilas, pelos huecos, y variados tricomas, gemados fusionados, etc. Esta especie, merecerá una comparación detallada con *Otozamites linearis* Halle, del Jurásico superior de la Península Antártica.

Halle (1913 *a*) definió la nueva especie *Otozamites linearis* para la tafloora de la Península Antártica. Este autor, reunió formas que presentan cierta variación morfológica y que, según dice él mismo (*l.c.*, pág. 61) pueden representar especies diferentes. Sin embargo, se inclinó a unificar todos los especímenes en un taxón, aceptando la posibilidad de que los tipos que más se alejaban de sus formas típicas

podrían representar hojas juveniles. Las formas que Halle consideró como típicas de su nueva especie (Lám. 7, figs. 1-4 y fig. de texto 15), tienen suficientes diferencias morfológicas con *Otozamites waltonii*: 1) los folíolos son más largos y más falcados; 2) los folíolos están típicamente muy separados entre sí; 3) los folíolos presentan una conspicua aurícula basal; 4) la venación nace en un sector basiscópico desplazado hacia el borde opuesto a la aurícula. En cambio, los ejemplares que Halle consideró como atípicos (Lám. 7, figs. 8, 9, 11) tienen menos diferencias con nuestra especie: 1) el tamaño de los folíolos es más similar y los mismos no son tan falcados; 2) los folíolos están más juntos; 3) la aurícula basal es menos conspicua. En virtud de estas diferencias, pensamos que las formas que Halle consideró como juveniles, podrían en rigor pertenecer a la misma especie que proponemos para la tafollora de Baqueró. Por ello, incluimos estos especímenes de Antártida en sinonimia con los nuestros, pero con ciertas reservas; seguimos entonces con el criterio que hemos adoptado en este trabajo, y que está detalladamente expuesto en la discusión de *Ptilophyllum antarcticum*.

Otro fragmento de la misma tafollora (Halle: 68, lám. 7, fig. 10) fue referido al género, sin asignación específica. Este fragmento, tal como menciona el autor sueco, es muy similar a *O. linearis*, especialmente a las formas atípicas (incluso, en la lámina está ubicado al lado de esas formas). La semejanza con nuestros ejemplares es notable, y la única diferencia, que consiste en una venación más gruesa o visible, no justificaría una separación a nivel de especie, ya que este fragmento es de una porción basal de hoja, donde los folíolos, como norma, tienen siempre una venación más marcada. Por lo tanto, incluimos este fragmento, con las mismas reservas, en nuestra especie *O. waltonii*.

Las otras especies de *Otozamites* de la Formación Baqueró, difieren por sus caracteres morfológicos y anatómicos (*O. parviauriculata* y *O. grandis*).

Numerosas especies exóticas se conocen con cutícula preservada. Reymanovna (1963) describió *Otozamites obtusus* L. et H. y *O. raciborskii* Reym. para el Liásico de Polonia. Ambas difieren de nuestra especie por un tamaño sensiblemente menor y por los caracteres epidérmicos.

Harris (1969) definió un importante lote de especies para el Jurásico medio de Yorkshire, Inglaterra. *O. beani* (L. et H.) Bgt. difiere en la forma de los folíolos, densidad de venación y en el hundimiento de los estomas.

O. bunburyanus Zigno (especie también hallada en Italia), tiene pinnas suborbiculares y difiere en la estructura de los estomas. *O. gramineus* (Phillips) Harris, tiene folíolos más largos, aurícula basal pronunciada, mayor concentración de venas y estructura epidérmica diferente. *O. gracilis* Phillips es mayor y los folíolos tienen una concentración superior de venas; difiere también por los estomas muy hundidos. *O. penna* Harris, es más semejante en la forma de los folíolos pero tiene una mayor concentración de venas (40-50 por cm). Los estomas, asimismo, están hundidos en cavidades formadas por las células epidérmicas circundantes. *O. graphicus* (Leckenby) Phillips es mayor y los folíolos presentan aurículas bien desarrolladas; los estomas se ubican en bandas. *O. thomasi* Harris es mayor y la cutícula no presenta tricomas. *O. leckenbyi* Harris tiene una cutícula más delicada y las células subsidiarias de los estomas no llevan papilas. *O. venosus* Harris, presenta folíolos que salen del raquis con un ángulo agudo de 30° y tiene una concentración de venas muy superior (50-60 por cm). *O. parallelus* (Phillips) Seward, es una hoja más larga, con folíolos apretados, en contacto, y una concentración mayor de venas; las células subsidiarias de los estomas no presentan papilas. *O. simpsonii* Harris, difiere también en la forma de los folíolos y en caracteres epidérmicos (falta de papilas en las células anexas de los estomas, etc.). *O. anglica* (Seward) Harris presenta folíolos que se insertan con ángulo recto y tienen una menor concentración de venas; la cutícula es asimismo más delicada. *O. mimetes* Harris, es una hoja más delgada, con folíolos de ápice redondeado-truncado a obtuso; los estomas forman bandas. *O. falsus* Harris, presenta estomas en bandas y células subsidiarias sin papilas. *O. marginatus* Saporta, tiene folíolos diferentes con una mayor concentración de venas (50 por cm); las células subsidiarias de los estomas no tienen paredes anticlinales sinuosas.

Douglas (1969) ha descripto varias especies de Bennettitales del Cretácico inferior de Australia, incluyéndolas todas en el género *Ptilophyllum*. Sin embargo, algunas especies encontrarían mejor ubicación en otros géneros del mismo grupo. Una de ellas, *Ptilophyllum fasciatum* Douglas, tiene rasgos que la aproximan a una especie de *Otozamites*, en especial por la presencia de una aurícula basal, adaxial, en los folíolos. Esta especie tiene folíolos más falcados que los de *O. waltonii*, con un largo semejante pero más delgados (3 mm). Las células epidérmicas de la cutícula superior son más elongadas, y forman hileras. El aparato estomático difiere en las células subsidiarias que

distalmente están cubiertas por numerosas papilas originadas en las células epidérmicas circundantes.

Género **ZAMITES** Brongniart, 1828

Especie tipo: *Zamia gigas* Lindley et Hutton 1835: 45, lám. 165.

La última diagnosis emendada de este género fue presentada por Harris (1969: 3). En ella, no se menciona uno de los caracteres que solían usarse como diagnósticos: la callosidad basal de los folíolos. En cambio, se indica que los ápices de los folíolos son agudos. Es muy difícil usar, o no, estos dos caracteres a nivel genérico. Ciertas especies, como algunas acá descritas, no presentan el ápice agudo; sin embargo, en todos los demás rasgos coinciden con la diagnosis, tanto de Harris como de otros autores previos. Es interesante señalar acá que, en líneas generales, todas las especies de *Zamites* suelen presentar una callosidad basal media en los folíolos, que se observan claramente en las improntas. El origen de esta callosidad no está claramente establecido, y puede deberse al proceso de fosilización. Harris (*l.c.*, pág. 7) opina que esta callosidad, más que un engrosamiento de la base foliolar, puede deberse a efectos de fosilización. Es nuestra impresión que ambos factores pueden concurrir a la presencia de dicha callosidad. En primer lugar, es probable que el mesófilo de los folíolos en la base era grueso, y el sector de la inserción tenía una forma lenticular, ubicado en el centro de la base. Un excelente ejemplo lo proporcionan las figuras 2 y 3, lámina 37 del trabajo de Krasilov (1967) en la especie *Zamites borealis* Heer. En la figura 2, especialmente, se observa con nitidez que el sector de inserción tiene un reborde o engrosamiento de cutina bastante conspicuo. Por otra parte, la inserción de los folíolos se produce en la superficie superior del raquis, de tal manera que una de las cutículas puede extenderse algo más que la otra. Mediante un simple proceso de compresión, el contorno lenticular de la callosidad necesariamente quedará impreso sobre el raquis y, si la cutícula está asimismo engrosada, esta impresión adquirirá un relieve más destacado. Todo esto indicaría, a nuestro entender que, como norma, el mesófilo en la base de los folíolos de la mayor parte de las especies de *Zamites* ha debido ser grueso y, en ciertos casos, la cutícula adyacente también debía estar engrosada. En contraste, las especies de otros géneros de hojas, que presentaban folíolos en la superficie superior del raquis, tenían limbos delicados y por ello no dejaban marcas en forma de callosidad, dado que las epidermis supe-

rior e inferior estaban separadas por poco espacio. Es interesante señalar que asimismo ciertas especies de *Otozamites* presentan también callosidades en las bases de las improntas de los folíolos; pero éstas, como norma, están desplazadas hacia el margen basiscópico, que sería una de las diferencias genéricas fundamentales entre ambos taxones.

Es evidente, y en ello coinciden todos los investigadores modernos, que es harto difícil trazar definiciones genéricas con las hojas de Bennettitales, puesto que hay una extensa gama de caracteres que suelen ser comunes a más de un género. Si usamos el criterio morfológico de manera muy estricta, tendríamos que establecer un número muy elevado de géneros. Ello no concordaría con lo que conocemos sobre las inflorescencias del grupo, que presentan, al menos en la familia Williamsoniaceae, uniformidad estructural llamativa. Por otra parte, los rasgos anatómicos de la epidermis de las hojas tampoco ofrecen características que pueden servir en diagnósticos a nivel genérico. Así lo ha entendido Harris, quien prácticamente omite tales caracteres, salvo los más generales (paredes sinuosas o no de las células epidérmicas y hojas hipostomáticas) que son comunes en casi todas las nuevas diagnósis que este autor propone. Es evidente que, de acuerdo a los estudios realizados acá con microscopio electrónico, tampoco en un nivel óptico más preciso, podemos hallar caracteres genéricos cuticulares, que puedan vincularse con los morfológicos de las hojas. Hay, en efecto, una marcada superposición de los mismos en diferentes morfogéneros.

Todos estos elementos negativos, que obviamente pueden irritar a los investigadores, indican claramente un hecho, que a nuestro entender tiene su significación importante. El Orden Bennettitales presenta, por una parte, órganos que son conservativos en sus caracteres (inflorescencias, troncos) y otros que, por otra parte, son muy polimorfos (hojas). No extrañaría pues, que más de un tipo (morfogénero) de hojas, haya tenido el mismo tronco y las mismas inflorescencias. De esta manera, en este orden particular, las hojas sólo sirven como elementos para asegurar una clasificación en el taxon mayor o bien, para establecer buenas especies; son malos elementos, salvo quizás alguna excepción, para caracterizar buenos géneros (en el sentido botánico) o familias. Es por ello que adherimos a la postura que adoptan los paleobotánicos conservadores, quienes prefieren trabajar con pocos nombres genéricos, dándoles una definición amplia, puesto que sería inútil (al menos por ahora) atomizar los géneros existentes, dado

que éstos no corresponderían a la realidad ni desde un punto de vista botánico ni desde otro punto de vista como es el estratigráfico. En este último caso, es interesante señalar que los morfogéneros de hojas de Bennettitales, tienen sin embargo ciertas preferencias en cuanto al número de especies en la distribución de la columna geológica; y ello parece válido para las diferentes regiones paleoflorísticas. Por ejemplo, *Anomozamites* o *Pterophyllum* se encuentran preferentemente en el Mesozoico inferior y medio; *Zamites* en el Mesozoico medio; *Dictyozamites* en el Mesozoico medio a superior, etc.

En la tafoflora de Baqueró, se había citado una sola especie de este género, *Zamites decurrens* Men. En este trabajo, en base a nuevo y abundante material, hemos agregado una nueva especie, antes ubicada en el género *Otozamites*, *Zamites grandis* (Men.) nov. comb. Al mismo tiempo, existirían dudas sobre una tercera especie, *Otozamites parviauriculata* Men., que eventualmente podría ser combinada también al género *Zamites*. Por lo tanto, este género estaría mejor representado en la Formación Baqueró, y luego de *Dictyozamites*, sería el de mayor importancia, por su número de especies y por su distribución en varios niveles.

Zamites decurrens Menéndez

Lám. 2, fig. 1; Lám. XI, figs. 1-6; Lám. XII, figs. 1-6

1966. *Zamites decurrens* Menéndez, pág. 18, láms. 8, 9, figs. texto 35-39.

Descripción: Las hojas son anchas, presentando un raquis robusto de hasta 8 mm. El material revisado en esta ocasión permite identificar hojas que tienen un ancho de hasta 10,5 cm. Los folíolos, de forma lineal a espatulada, se insertan separados, o bien se tocan, y aún llegan a imbricarse. Suelen angostarse en la base, y aumentan paulatinamente su ancho hacia el ápice, redondeado, decreciendo su ancho en el tercio superior. En la base de inserción, los folíolos pueden ser levemente decurrentes, observándose ocasionalmente una constricción basal. La inserción de los folíolos es generalmente lateral al raquis, pero en algunos casos los mismos se insertan en la superficie superior del raquis, aunque el encimamiento nunca es pronunciado. También, ciertos folíolos presentan una clara depresión lenticular, que puede interpretarse como una callosidad basal, y que sería característica del morfogénero. Los folíolos mayores vistos tienen 4 cm de largo \times 8 mm de ancho, y el ángulo de inserción al raquis es de unos 60-70°. Las venas son robustas, de hasta 1 mm de ancho, bifurcándose

ocasionalmente, rematando ya sea en el sector apical las centrales, o en los márgenes las laterales.

Cutícula superior de unos $2\ \mu$ de espesor, con células uniformes, algo elongadas, sin una dirección preferida, sólo sobre las venas donde suelen ser más rectangulares y longitudinalmente orientadas, de unos $85\ \mu \times 35\ \mu$; las células mayores vistas tienen $85\ \mu \times 50\ \mu$ y las menores $35\ \mu \times 25\ \mu$ y el tamaño más frecuente oscila entre los $50\ \mu \times 35\ \mu$. La superficie es lisa, y no se observan tricomas o estomas. Paredes anticlinales muy sinuosas, con un porcentaje de 25 senos cada $100\ \mu$, y una profundidad de senos de $14\ \mu$; espesor de las paredes anticlinales de unos $3\ \mu$.

Sobre el raquis, las células tienen paredes anticlinales rectas de unos $3,3\ \mu$ de espesor, con perforaciones; las células más típicas miden $40\ \mu \times 30\ \mu$.

Células de la cutícula inferior de forma subcuadrada a subpentagonal; entre las venas, se encuentran los estomas y algunas bases de tricomas. Las papilas pueden ocupar hasta la superficie total de las células; son huecas y tienen diferente forma; ocupan generalmente la parte central de la célula. Paredes anticlinales de $2\ \mu$ de espesor, cutinizadas en profundidad, poco sinuosas (15 sinuosidades cada $100\ \mu$ con profundidad de unos $6\ \mu$). Sobre las venas, las células son isodiamétricas y se ubican en hileras longitudinales; tienen un tamaño medio de $43\ \mu \times 34\ \mu$. Sus paredes aparecen engrosadas debido a que originalmente esas células posiblemente fuesen globosas, y que, durante el proceso de compresión se engrosaron; estas células miden unos $43\ \mu$ de diámetro, y tienen paredes rectas. Superficie celular microgranulada, con bases de tricomas poco frecuentes. El espesor de la cutícula inferior es levemente mayor al de la cutícula superior ($3\ \mu$).

Estomas numerosos, orientados transversalmente a las venas, con células anexas, frecuentemente en contacto, en hileras longitudinales, bien marcadas y continuas. Las células epidérmicas ubicadas en los sectores marginales a las venas, proyectan sus engrosamientos sobre los sectores intervenosos y alcanzan a sobreponerse a algunos estomas vecinos, hecho que parece indicar, falsamente, la presencia de estomas sobre las venas. Aparato estomático ovalado, de $40\ \mu$ de ancho $\times 40\ \mu$ de largo; cada célula de cierre engrosada, aproximadamente de $20\ \mu$ de ancho $\times 40\ \mu$ de largo. Estomas hundidos en una cámara de aproximadamente $4\ \mu$ de profundidad. Boca generalmente abierta, sin estar obturada por papilas. Células subsidiarias sin engrosamientos, y a veces tan largas como las células epidérmicas comunes.

A nivel electrónico se observa en la cutícula inferior un marcado contraste de células entre venas y sobre venas. Entre las venas, se observa que la cutícula en vista externa presenta depresiones longitudinales donde se alojan los estomas y numerosas papilas. Sobre las venas, la cutícula es saliente y está formada por células globosas, que ocasionalmente llevan bases de pelos. Estas células globosas, en realidad constituyen verdaderas papilas que suelen ocupar todo el contorno de la pared periclinal; otras veces, sobre esta pared periclinal, se forman dos o más papilas de menores dimensiones. La forma y dimensiones de las papilas son semejantes, tanto en las depresiones como en las elevaciones (entre y sobre venas respectivamente); se nota una menor cantidad de papilas en las áreas deprimidas. En vista interna, se observa que todas las papilas son huecas y se forman por una extensión domiforme de la pared periclinal. Las paredes anticlinales de la cutícula inferior, aparecen levemente sinuosas, los senos a veces no son muy visibles. Los estomas suelen ubicarse con preferencia en hileras. Las bocas de los aparatos pueden o no estar obturadas por papilas. Las células anexas y las papilias, están cutinizadas en profundidad; la boca del estoma presenta asimismo un leve engrosamiento. Las células circundantes a los aparatos estomáticos, llevan siempre papilas, desde grandes, que ocupan todo el perímetro celular, hasta más reducidas. Bases de tricomas se hallan ocasionalmente sobre las venas, y suelen estar fuertemente cutinizadas en forma de anillo conspicuo.

La cutícula superior, presenta células con membranas anticlinales marcadamente sinuosas. Entre las sinuosidades, suelen formarse huecos semejjando verdaderas microaréolas. La microesculturación de las paredes periclinales, en su cara interna, está constituida por formaciones granulosas subsodiamétricas a levemente alargadas. En cambio, las membranas anticlinales contrastan por una escultura y estructura más compacta, sin intersticios, con elementos microgranulares de un diámetro mucho menor.

Las células epidérmicas sobre el raquis, son típicamente rectangulares y se disponen en hileras. Las paredes anticlinales, son gruesas y rectas.

Material estudiado: LP Pb 5293-5295, Anfiteatro de Ticó, NF *Ticoa magnipinnulata*; LP Pb 5403, 5404, 5422, 5424-5426, 5489, Anfiteatro de Ticó, NF *Williamsonia*; LP Pb 5526, Anfiteatro de Ticó, NF basal perfil 1961; LP Pb 5158, Anfiteatro de Ticó, NF *Zamites grandis*. Preparaciones microscópicas 865-867, 912 (baño oro-paladio).

Comentarios: Esta especie se ha encontrado únicamente en algunos niveles fosilíferos del Anfiteatro de Ticó: *Williamsonia*, *Zamites grandis*, *Ticoa magnipinnulata* y perfil basal 1961.

Los caracteres que hemos observado, coinciden con aquellos dados originalmente por Menéndez. Hemos efectuado adiciones que consisten fundamentalmente en medidas y en la descripción de la epidermis que se encuentra sobre el raquis de las hojas. Debemos señalar aquí, que un estudio detallado de la manera en que se insertan los folíolos, permite establecer que, como norma, es lateral, ocasionalmente sobrepuesta al raquis, pero muy levemente; también se observan, no con tanta frecuencia, impresiones de callosidades basales que pueden interpretarse como las características del género.

Por otra parte, el margen basal catadrómico suele ser levemente decurrente (aé allí el epíteto específico), mientras que el margen anadrómico es recto o levemente constricto. Normalmente, el angostamiento basal de los folíolos, en ambos márgenes, es pronunciado, pero nunca se llega a formar un pecíolo. Tampoco hemos observado que la inserción de los folíolos se produzca de una manera inclinada al raquis, envainándola; de esta manera, podemos descartar la ubicación de esta especie en el género *Zamiophyllum*.

Comparaciones: Los folíolos de esta especie se insertan, como norma, lateralmente al raquis, y en tal sentido no coinciden con la diagnosis emendada del género propuesta por Harris (1969: 3), la cual indica que los folíolos se insertan sobre la parte superior del mismo. Sin embargo, como se ha observado, algunos folíolos parecen estar dispuestos levemente hacia la superficie superior del raquis. Pensamos, entonces, que esta leve diferencia (que no es constante) no justifica la separación de esta especie en otro género. Los demás caracteres coinciden, en especial la base simétrica y la forma de los folíolos. Podrían existir ciertas dudas sobre la inclusión de esta especie en el género *Zamiophyllum* Nathorst 1890. Este género presenta, en la base de los folíolos, una inserción oblicua al raquis, de tal forma que una parte llega a la superficie superior del mismo. Ello origina un leve efecto de torsión en el sector basal de los folíolos, que no hemos podido observar en nuestros ejemplares, como ya se ha discutido anteriormente.

No muchas son las especies de *Zamites* que se conocen con cutícula. La especie tipo del género, *Zamites gigas* Lindley et Hutton, del Jurásico medio de Yorkshire, tiene diferencias morfológicas y anatómicas

que ya fueron puntualizadas por Menéndez (*l.c.*). *Zamites quinia* Harris, de la misma procedencia geográfica y geológica, difiere también por una inserción de los folíolos sobre la parte superior del raquis, los que asimismo presentan su ancho máximo cerca de la base, y apicalmente son muy agudos. La cutícula inferior, no presenta las típicas áreas longitudinales deprimidas, que observamos en *Z. decurrens*.

Zamites vachrameevii Doludenko (Doludenko y Svanidze, 1969: 67) del Jurásico superior de Gruzia, difiere en que presenta folíolos más largos y angostos, los cuales están típicamente separados entre sí; estos folíolos, también se insertan en la parte superior del raquis. Las células epidérmicas de la cutícula superior son cuadradas, y están claramente dispuestas en hileras (*l.c.*, lám. 75, figs. 3 y 4); los estomas de la cutícula inferior no están hundidos en áreas longitudinales, como ocurre en *Z. decurrens*.

Zamites borealis Heer, tal como la describe Krasilov, del Cretácico inferior de Primorie (Siberia), difiere en que los folíolos tienen su ancho máximo cercano a la base, y no de forma lanceolada como en *Z. decurrens*. Los estomas de la cutícula inferior, se orientan indistintamente y no se observan papilas.

No hallamos parecido morfológico con ninguna especie de *Zamites* descrita para Argentina. Las formas que Halle (1913 a) ha descrito para la tafloflora de la Península Antártica, difieren todas por un tamaño más reducido, y porque los folíolos se insertan francamente sobre la parte superior del raquis.

Las formas que Bonnetti (1963) describió como *Zamites cf. gigas* para el Jurásico de Chubut, también presentan diferencias sustanciales en la forma de inserción de los folíolos.

***Zamites grandis* (Menéndez) nov. comb.**

Lám. II, fig. 3; Lám. XIII, figs. 1-5

Otozamites grandis Menéndez 1966: 6, lám. I, figs. 4-6; lám. II, figs. 9, 10; figs. texto 8-12.

Descripción: Se encontraron fragmentos de hojas, de hasta 12 cm de ancho. Los folíolos son coriáceos, alternos, los menores de 2 cm de largo \times 1 cm de ancho y los mayores de hasta 5,5 cm de largo \times 3 cm de ancho; se insertan al raquis con un ángulo cercano al recto, y pueden estar separados o imbricados; sus márgenes son lisos, algo paralelos y el ápice es redondeado. Los folíolos se insertan a la superficie

superior del raquis en forma simétrica por la parte media del margen basal; dicha base, presenta una callosidad bien marcada y no se puede observar el desarrollo de una aurícula evidente; a veces, existe un débil desarrollo laminar basal que contrasta muy levemente a ambos lados del sector de inserción, y que fue considerado como "aurícula poco desarrollada". Raquis fuerte, de 4 mm de ancho en toda su extensión, liso o tenuemente estriado en sentido longitudinal. Venas robustas, hasta 1 mm de ancho, irradiándose regularmente desde la base, ramificadas pocas veces, con una concentración de 20-29 por cm.

Cutícula superior de los folíolos de $2,5 \mu$ de espesor con células rectangulares ($55 \mu \times 35 \mu$) más frecuentes que cuadradas (35μ a 43μ); también se observan células de forma irregular. Paredes anticlinales con sinuosidades muy cerradas que se presentan en un porcentaje de 22 cada 100μ , con una profundidad de hasta $8,5 \mu$; el espesor de las paredes anticlinales es de hasta $3,5 \mu$. La superficie de las células (paredes periclinales) es lisa a microgranulada. No se observan estomas ni tricomas, y sobre las venas, las células tienden a orientarse longitudinalmente a las mismas.

Cutícula inferior más delgada, de hasta $0,5 \mu$, con células de paredes anticlinales poco marcadas, de hasta $2,5 \mu$ de espesor; células alargadas, de hasta $86 \mu \times 43 \mu$. Entre venas, las células poseen sinuosidades irregulares, poco notorias, del orden de 11 cada 100μ con una profundidad de 11μ . En cambio, a lo largo de las venas, las sinuosidades son más regulares en las células, del orden de 27 cada 100μ con una profundidad de 21μ . Las células sobre las venas no presentan estomas pero sí papilas huecas de las más diversas formas, y también algunas bases de pelo. Las células entre las venas presentan numerosos estomas y es frecuente observar papilas compuestas, muy características de esta especie, constituyendo rosetas formadas por 3-6 papilas.

Cutícula del raquis presenta células rectangulares, con paredes anticlinales gruesas, hasta 7μ de espesor, levemente sinuosas y con perforaciones. El tamaño de las células es de unos $55 \mu \times 25 \mu$. En la superficie, es frecuente la presencia de papilas y bases de pelo.

Estomas ubicados en bandas anchas entre las venas, transversalmente orientados, irregularmente espaciados y no formando hileras. Células de cierre cutinizadas fuertemente, en parte elevadas con respecto a las circundantes, de unos 25μ de largo \times 17μ de ancho. Aparato estomático con células subsidiarias de 42μ de ancho, de forma ovalada en sentido transversal, sin engrosamientos. Es poco común la presencia de papilas sobre las células subsidiarias que obturan la boca esto-

mática, pero en cambio la misma está frecuentemente obturada por papilas compuestas o simples que nacen en las células epidérmicas circundantes.

Material estudiado: LP Pb 1594, 5146, 5152, 5154, 5155, 5157-5159, 5176, 5181, Anfiteatro de Ticó, NF *Zamites grandis*; LP Pb 6606, Bajo Grande, NF *Araucarites*. Preparaciones microscópicas 852-859, 861.

Comentarios: Esta especie, domina en el nivel fosilífero *Zamites grandis* del Anfiteatro de Ticó, donde fuese originalmente descripta; nuevos materiales, han permitido identificarla en la localidad de Bajo Grande, NF *Araucarites*.

En líneas generales, nuestra descripción coincide con la que diese originalmente Menéndez (1966); agregamos acá datos sobre medidas y también datos sobre caracteres de la epidermis en el raquis. El nuevo material que hemos estudiado, permite definir con una mayor precisión la parte basal de los folíolos, que no es exactamente tal como la interpretó Menéndez. En efecto, ciertos folíolos muestran claramente una inserción al raquis por el sector medio de la base, y además, ese sector presenta una marcada callosidad. Los márgenes basi y acroscópicos, están redondeados, y puede existir una leve asimetría entre ambos, pero nunca como para conformar una aurícula conspicua, tal como se observa en las especies del género *Otozamites*. Ello nos ha movido a proponer una combinación de esta especie al género *Zamites*, puesto que en él hallaría mejor ubicación esta especie.

Comparaciones: Esta especie difiere de *Zamites decurrens* Menéndez de la misma formación, en la morfología de los folíolos y también en la estructura epidérmica. *Zamites grandis* no presenta las áreas deprimidas longitudinales que alojan a los estomas, en la cutícula inferior; además, *Z. grandis* presenta una gran variedad de papilas, pelos, tricomas, que la hacen fácilmente distinguible de las otras especies presentes en los mismos sedimentos. Ninguna otra especie argentina se asemeja a ésta en la morfología de los folíolos.

Zamites grandis difiere de la especie típica del género *Z. gigas*, por la forma aguda de sus folíolos y por la relación ancho-largo de los mismos.

Zamites quiniaie Harris, del Jurásico de Yorkshire, difiere en la forma de los folíolos, más agudos, y en la estructura epidérmica (agrupación estomática y tricomas).

Zamites vachrameevii Doludenko, tiene folíolos mucho más largos

y angostos; en cambio *Zamites borealis* Heer, de acuerdo a Krasilov (1967) tiene folíolos más semejantes en forma e inserción; pero las hojas son más angostas (2,4 cm); consecuentemente, los folíolos son también más pequeños, con una menor cantidad de venas. La epidermis inferior es muy diferente, puesto que faltan papilas y tricomas.

Género **PTILOPHYLLUM** Morris, 1840

Especie tipo: *Ptilophyllum acutifolium* Morris: 327

Ptilophyllum antarcticum (Halle) Seward, emend.

Lám. III, figs. 1, 2; Lám. XIV, figs. 1-7

1913. *Zamites antarcticus* (p.p.) Halle, pág. 58, lám. 7, figs. 23, 24, non figs. 19, 20, 28; fig. texto 13.
1913. (?) *Ptilophyllum (Williamsonia) pectinoides* (Phill.), Halle, pág. 69, lám. 7, figs. 25-27.
1913. *Ptilophyllum acutifolium* Morris (p.p.), Halle, pág. 35, lám. III, figs. 11, 12.
1917. *Ptilophyllum antarcticum* (Halle), Seward, pág. 527, figs. 598 A, A'.
1935. (?) *Ptilophyllum hislopi* (Oldh.), Frenguelli, pág. 73, figs. 2, 3, 4.
1966. *Ptilophyllum longipinnatum*, Menéndez, pág. 14, lám. 6, figs. texto 25-31.

Diagnosis emendada: Hojas de más de 20 cm de largo, con un ancho máximo visto, en el sector medio, de 10 cm; ápice redondeado. Foliolos típicamente lineares, rectos, ocasionalmente algo falcados, subalternos, los mayores vistos de 4,5 cm de largo \times 4 mm de ancho (relación ancho-largo típicamente alrededor de 1:10); folíolos de ápice agudo y base truncada, sin ensanchamiento o contracción notable, separados por intervalos reducidos e insertados a la parte superior del raquis con ángulos de 45-80° (que puede ser menor en sectores apicales de la hoja). Venas paralelas, fuertes, con una concentración de 40-50 por cm. Raquis de 2-3 mm de ancho, estriado longitudinalmente, con pequeñas depresiones circulares.

Cutícula superior con células alargadas, estrechándose sobre las venas, con paredes anticlinales muy sinuosas, típicamente de unos 75 μ de largo \times 35 μ de ancho; superficie lisa, sin estomas ni tricomas.

Cutícula inferior con células similares, más alargadas sobre las venas, las típicas de unos 55 μ de largo \times 35 μ de ancho, con paredes anticlinales menos sinuosas. Estomas presentes entre las venas, formando hileras, transversalmente u oblicuamente orientadas. Papilas

presentes sobre y entre las venas, numerosas, simples o compuestas, marcadamente cutinizadas. Bases de pelos frecuentes; pelos unicelulares, de base circular y forma cilíndrica.

Aparatos estomáticos en superficie con células de cierre levemente hundidas y engrosadas; células subsidiarias normales, con papilas que pueden obturar la boca estomática.

A nivel electrónico, se observan células anexas del aparato estomático fuertemente cutinizadas; pueden llevar en el centro de la boca del aparato una robusta papila, que se ubica frente a otra similar en la célula anexa opuesta. Las papilias se hallan desarrolladas en profundidad y se insertan casi en la superficie celular, en el sector de la boca; de tal manera hay una coincidencia entre la boca del aparato y la boca del estoma. Numerosos estomas presentan, en contacto directo, bases de tricomas que están fuertemente cutinizados hacia el interior y también en superficie.

Cutícula del raquis con células de forma subrectangular, de paredes anticlinales algo sinuosas, gruesas. Frecuentes malformaciones celulares que afectan a dichas células en conjunto (correspondientes a las pequeñas depresiones circulares que se observan con poco aumento). Hipodermis cutinizada.

Observación: Los tipos (sintipos) corresponderían a los dos ejemplares de la colección de Halle (lám. 7, figs. 23, 24), depositados en la colección paleobotánica del Museo de Ciencias Naturales de Stockholm, Suecia. La diagnosis emendada, se basa, en sus caracteres morfológicos, en estos ejemplares y en los vistos de la Formación Baqueró (todas las citas de Menéndez, 1966, como *Ptilophyllum longipinnatum*, y en los nuevos especímenes cuya numeración se agrega más adelante). Los caracteres epidérmicos, se han descrito en base a los ejemplares de la Formación Baqueró, únicamente.

Descripción: Hojas pinnadas de 2 a más de 13 cm de largo; ancho variable, generalmente de 6-10 cm en la región media, disminuyendo paulatinamente hacia el ápice. Folíolos rectos, de forma linear, subalternos, de variados tamaños: 3,5-4,5 cm de largo \times 3-4 mm de ancho; el tamaño varía en relación con la posición en la hoja. Folíolos de base redondeada a recta, no expandida, insertados en la superficie superior del raquis, llegando a taparlo ocasionalmente; ápices agudos. Los folíolos se insertan al raquis con un ángulo de 40-45°, que disminuye hacia el ápice, donde puede tener 10° o menos. Base de los folíolos paralela a la dirección del raquis, o levemente oblicua. Folíolos

algo separados en la región media, pero contiguos en el sector apical. Venas paralelas, delgadas y poco ramificadas, 30-40 por cm. Raquis de 2-3 mm de ancho, longitudinalmente estriado, con pequeñas depresiones circulares.

Cutícula superior con células de forma diferente a las de la cutícula inferior, alargadas, rectangulares, orientadas en un sentido paralelo a las venas, estrechándose en la región de las mismas. El tamaño más frecuente oscila en los 75μ de largo \times 35μ de ancho. Las células tienen sinuosidades muy marcadas e irregulares, de $14-15 \mu$ de profundidad aproximadamente, y con 13 curvaturas cada 100μ . La superficie celular es lisa, y no presenta estomas ni tricomas. El grosor de las paredes anticlinales es de $3-4 \mu$.

La cutícula inferior presenta células de forma diferente entre o sobre las venas. Entre las venas, las células son subcuadradas, de unos 52μ de largo \times 37μ de ancho. Sobre las venas, las células son subrectangulares, de unos 75μ de largo \times 30μ de ancho. Las células en los márgenes son alargadas, de superficie lisa, de unos 75μ de largo \times 23μ de ancho. Las paredes anticlinales son poco sinuosas, con 10 curvaturas cada 100μ ; las sinuosidades son asimismo poco profundas, de unos 6μ . Las paredes anticlinales tienen 2μ de ancho. Sobre las venas, la epidermis no presenta estomas, en cambio es notoria la presencia de papilas. Entre las venas, hay estomas y papilas. Básicamente, se observan variados tipos de papilas, todas de paredes muy gruesas, casi sólidas, de base anular o en forma de media luna, gemadas y alargadas verticalmente, con 2 a 3 lóbulos sobresalientes; a veces, las papilas se unen en número de 3 a 4 y dan lugar a estructuras complejas, más desarrolladas. Preferentemente, las papilas se ubican en el centro de las células. Bases de pelos también numerosas; los pelos que se han observado son unicelulares, de base circular y forma cilíndrica.

Las células del raquis tienen forma subrectangular, de paredes anticlinales algo sinuosas, de unos 52μ de largo \times 37μ de ancho, de unos 5μ de espesor. Suelen presentarse malformaciones que afectan a muchas células en conjunto, y que se destacan como áreas subcirculares densas. Su origen es desconocido (quizás traumático?).

Estomas ubicados entre las venas de la cutícula inferior, formando hileras, orientadas transversalmente a las venas. El aparato estomático tiene unos 45μ de largo \times 30μ de ancho, incluyendo las células anexas. Las células de cierre están levemente hundidas y engrosadas. Las células subsidiarias son pequeñas y presentan 1-2 papilas que pueden obturar o no la boca estomática.

Material estudiado: LP Pb 5173-5175, 5172, Anfiteatro de Ticó, NF *Zamites grandis*; LP Pb 5205, 5209, 5214-5216, 5221-5224, 5228-5230, 5888, 5898, Anfiteatro de Ticó, NF *Ptilophyllum antarcticum*; LP Pb 5248, 5249, 5255, 5270, 5271, Anfiteatro de Ticó, NF *Cladophlebis tri-pinnata*; LP Pb 5473, 5479, 5490, Anfiteatro de Ticó, NF arriba *Williamsonia*; LP Pb 5306, 5320, 5321-5323, 5337, Anfiteatro de Ticó, NF *Ticoa magnipinnulata*; LP Pb 5651, 5654, 5656-5669, 5671, 5730-5735, 5742, Bajo Tigre, NF *Ptilophyllum*; LP Pb 6099, 6468, 6553, 6557, 6559, 6560, 6562, 6565, 6568, 6571, 6572, 6577, 6580, 6581, 6589, 6606, 6609, 6619, 6621, 6640, 6739, 7470, 7471, 7473, 7484, 7489, 7490, 7499, 7510, 7511, 7512, 7520, Bajo Grande, NF *Araucarites*; LP Pb 6573, 6603, Bajo Grande, NF II. Preparaciones microscópicas 868, 869, 870. LP 907 (baño oro-paladio).

Comentarios: Esta especie es muy característica por su frecuencia en esta formación. Había sido registrada ya en varios niveles fosilíferos del Anfiteatro de Ticó; con el nuevo material coleccionado, su presencia se extiende al Anfiteatro de Bajo Tigre y a Bajo Grande. Aparte de estos registros, podemos señalar que en ciertos niveles esta especie es la más abundante en cantidad de individuos. Ciertamente, es la especie más importante del orden en esta tafoflora.

Incidentalmente, podemos mencionar que uno de los autores (S. A.) ha encontrado esta especie en la Formación Spring-Hill, que aflora más hacia el S.W., en la provincia, y se reconoce ampliamente en el subsuelo de la Cuenca Austral (Argentina y Chile). La asociación en que aparece *P. antarcticum* es distinta a la de Baqueró, con especies que no han sido registradas en esta tafoflora (*Otozamites sanctae-crucis*, *Brachyphyllum feistmantelii*, *Ticoa* n. sp., etc.). La antigüedad de las capas de esta formación, corresponde muy posiblemente al Cretácico más inferior (o al Jurásico más alto).

Discusión y comparaciones: Creemos justificada la inclusión de esta especie en el género *Ptilophyllum*. El mismo, ha tenido y aun tiene diversas interpretaciones, en cuanto a la morfología de los folíolos en su sector de inserción. Recientemente, Harris (1969) ha presentado una diagnosis emendada, muy simplificada. De acuerdo a la misma, la base de los folíolos es asimétrica, con el margen basiscópico decurrente y el acroscópico contraído. Pero esta característica puede reducirse a una decurrencia o contracción mínima, casi nula. En estas últimas formas, como la nuestra, la decurrencia basiscópica y la contracción acroscópica pueden estar en función de la inserción oblicua

de los folíolos, y quizá, sin descartar totalmente la posibilidad, ello se deba a efectos de compresión durante la fosilización. En tal sentido, pensamos que en *Ptilophyllum* el carácter más importante, que permite diferenciar morfológicamente el género de otros afines (*Zamites* u *Otozamites*), es que los folíolos se insertan por su base íntegramente. En efecto, en *Zamites*, la inserción se produce por un sector (frecuentemente con una callosidad) menor al ancho total de la base, lo cual origina una distribución radial de las venas. En *Otozamites*, pasa exactamente lo mismo, pero el sector de inserción está desplazado hacia el margen basiscópico y origina, en el margen opuesto, una conspicua aurícula (especialmente en las formas que tienen folíolos alargados).

Quizá más semejantes a esta especie sean algunas formas que se incluyen en el género *Pterophyllum*, que suelen tener folíolos de un hábito parecido (largos y angostos). Sin embargo, la base de inserción de los folíolos, como norma, es basi y acroscópicamente ensanchada (aún en los folíolos que forman ángulo agudo con el raquis). Además, los folíolos suelen insertarse lateralmente al raquis en *Pterophyllum*, lo cual marca una diferencia importante con todas las especies de *Ptilophyllum* de hábito similar.

Por lo expuesto, pensamos que esta especie encuentra su mejor ubicación en el género *Ptilophyllum*, aunque no responde fielmente a los caracteres diagnósticos propuestos por Harris (1969). Es obvio, por otra parte, que no se pueden intentar nuevas subdivisiones genéricas que se basen en diferencias morfológicas mínimas, y que no tengan un aval por la inconstancia de los caracteres epidérmicos.

Los especímenes que hemos estudiado, sin lugar a dudas corresponden a aquellos descritos por Menéndez (1966) como *Ptilophyllum longipinnatum*. Este autor, luego de diagnosticar su nueva especie, efectúa muy breves comparaciones, pero no entra a considerar formas de morfología similar sin cutícula preservada, de áreas cercanas y horizontes geológicos afines.

La revisión de la bibliografía sobre distintas formas de *Ptilophyllum* en nuestras tafofloras, nos ha llevado al hallazgo de ciertas especies que si bien se conocen sólo por la morfología de las hojas, presentan indudable similitud con los materiales de la Formación Baqueró. Dichas formas, fueron asignadas por diferentes autores a especies ya conocidas del hemisferio septentrional. De esta manera, han proliferado varios nombres específicos que relacionarían directamente las formas australes con las nórdicas. El hallazgo de abundantes y bien preser-

vados materiales en el mismo ámbito austral, permite ahora encontrar, en base no sólo a caracteres morfológicos sino también anatómicos, especies características, que en la mayoría de los casos pueden diferenciarse claramente de las especies euroasiáticas, cuyos epítetos específicos han sido utilizados en nuestro ámbito. Por ello, creemos firmemente que es preferible iniciar una nueva reordenación con un criterio regionalista, toda vez que disponemos de buenos materiales. Ello, necesariamente llevará a la supresión de nombres que son ajenos a nuestras tafofloras, quitando argumentos que se esgrimían en consideraciones de tipo cronológico; pero, por otra parte, ello llevará a uniformizar ciertos aspectos de la estratigrafía regional.

En este trabajo, hemos decidido seguir el criterio de relacionar taxones que pueden conocerse sólo en base a morfología externa con otros que presentan, además, evidencias anatómicas. Pensamos que con ello, simplificaremos algo las largas listas específicas, y presentaremos definiciones que incluyan diversos materiales que están por lo menos vinculados en un nivel de caracteres (nivel morfológico). La segunda posibilidad, por la cual no hemos optado, llevaría forzosamente a aceptar dos categorías de especies: la primera con formas que se conocen sólo en base a su morfología externa, y la segunda, con formas que presentan, además, caracteres anatómicos. Con el criterio que acá sugerimos, la caracterización de las especies adquiere una dimensión más elevada, puesto que tienen una mayor gama de elementos diagnósticos; pero no dejan de ser, por ello, especies artificiales, o morfoespecies, desde un punto de vista botánico.

Halle (1913 a) describió varios ejemplares de la Península Antártica que incluyó en una especie, *Zamites antarcticus*. Algunos de ellos, se corresponden claramente con aquéllos que Menéndez describió como *Ptilophyllum longipinnatum* para la Formación Baqueró. Un análisis comparativo, permite establecer:

- 1) Los folíolos están insertados con los mismos ángulos.
- 2) Los folíolos se hallan insertados a la superficie superior del raquis.
- 3) Las bases de los folíolos están truncadas de la misma manera y no presenta expansiones o contracciones notables.
- 4) Las bases de los folíolos son paralelas a la dirección del raquis o levemente oblicuas (carácter que se observa en el mismo individuo).
- 5) La forma de los folíolos es linear y tienen un ápice agudo.
- 6) La concentración de las venas es idéntica.

La única diferencia es de orden cuantitativo: tamaño menor de los folíolos del material de Halle; pero, la relación de ancho-largo de los folíolos es idéntica (1:10), y constante. No consideramos acá la diferencia que puede surgir del ángulo de inserción de los folíolos en el raquis, que es un carácter que varía en un mismo individuo, de acuerdo a la madurez de las hojas, su edad, condiciones de fosilización, etc.

En esta especie, Halle incluyó con dudas varios ejemplares que no son coincidentes en algunos rasgos morfológicos. En nuestra opinión, sugerimos restringir el epíteto específico *antarcticus* solamente para los ejemplares ilustrados en la lámina 7, figs. 23 y 24 (Halle 1913), y que fueron los que ese autor consideró como característicos. El ejemplar ilustrado en la lámina 7, fig. 28, es sumamente fragmentario y nada se puede asegurar sobre su identidad; los otros dos ejemplares (lám. 7, figs. 19 y 20) corresponden a otra especie. En efecto, los folíolos son en general falcados, más cortos con un ancho similar (o sea que la relación ancho-largo es menor de 1:10) y el raquis aparece más robusto.

Un factor que puede haber tenido influencia en la no confrontación de *Zamites antarcticus* y *Ptilophyllum longipinnatum*, es la diferencia en antigüedad; factor éste decisivo para algunos autores, no tanto para otros, pero que tiene indudable importancia. Al respecto, debemos señalar que hasta hace muy poco, la taoflora de Graham Land era considerada como mesojurásica. Sin embargo, un estudio crítico de todas las especies descritas por Halle, permite afirmar que muchos elementos fueron determinados en comparación con taxones de las taofloras de Rajmahal (India) y de Yorkshire (Inglaterra). Estas determinaciones fueron en parte corregidas; en base a estas correcciones, Stipanovic y Bonetti (1970) concluyeron que la mejor ubicación cronológica de la taoflora de Bahía Esperanza estaría en los niveles más altos del Jurásico, sin descartar la posibilidad de que puedan pasar al Cretácico inferior. Uno de nosotros (S. A.) ha efectuado un detallado estudio de varias especies, con cutícula preservada, de la Formación Spring Hill de la Cuenca Austral (Argentina y Chile). En el trabajo, ha llegado a las mismas conclusiones luego de haber efectuado el análisis crítico de las especies antárticas. Se puede adelantar, entonces, que es muy probable que la taoflora de Bahía Esperanza sea casi o directamente sincrónica con la taoflora de Spring-Hill. Como el fechado de esta última no parece ofrecer dudas en cuanto a su ubicación en el jurásico más alto o en el Cretácico inferior (Gon-

zález *et al.*, 1965, Charrier y Lahsen, 1968), se desprende que la misma antigüedad puede postularse para la tafollora de Antártida. Por otra parte, la presencia de varios elementos comunes o muy similares con la tafollora de Baqueró, que ya fuesen repetidamente señalados (Archangelsky 1963: 90; 1966: 273; 1967: 151, 152, etc.) indican claramente una proximidad cronológica que necesariamente ha de ubicarse en los términos antes mencionados.

Con estos argumentos, no extraña entonces, que pueda existir una identidad específica entre las formas que Halle describió como *Zamites antarcticus* y Menéndez como *Ptilophyllum longipinnatum*.

En cuanto a la asignación genérica, ya Seward (1917: 527) combinó la especie de Halle al género *Ptilophyllum*. Aceptamos acá esa combinación, y proponemos formalmente la diagnosis emendada con la inclusión de caracteres anatómicos y morfológicos.

Ptilophyllum (*Williamsonia*) *pectinoides* (Phill.) Morris, descripta por Halle para la tafollora de la Península Antártica, es también similar a esta especie. Analizando comparativamente los caracteres dados por Halle para *P. pectinoides* y aquellos de *P. antarcticum*, de acuerdo a la nueva definición, tenemos: 1) coinciden las inserciones de los folíolos en la parte superior del raquis; 2) las bases de los folíolos se curvan hacia abajo al juntarse con el raquis; 3) los folíolos son lineares, se angostan muy gradualmente (hecho registrado por Menéndez para algunos ejemplares de Ticó) y tienen un ápice agudo; 4) los folíolos están levemente separados entre sí. Las diferencias serían: a) algunos folíolos parecen tener una leve decurrencia basal en los especímenes de Halle; b) el tamaño de los folíolos es levemente menor. No se conoce la venación para los ejemplares de Antártida. Tenemos por lo tanto que hay dos diferencias con las formas de Santa Cruz; la de tamaño, es cuantitativa, y no puede ser tomada en consideración, dado que la relación ancho-largo es siempre del orden 1:10. La preservación de este material (sólo dos especímenes) es deficiente (no se observa la venación) y por ello, de acuerdo a las ilustraciones, la decurrencia basal de los folíolos puede ser dudosa; en efecto, observando cuidadosamente las figuras 25-27 de Halle, notamos que ciertos folíolos no tienen tal decurrencia. Vale la pena señalar, que en una misma especie pueden presentarse diferencias en la base de los folíolos, que pueden ser decurrentes o pueden estar constrictos, como por ejemplo en *P. pectinoides* de Yorkshire (ver Harris 1969: 57). En consecuencia, pensamos que existen probabilidades de que las formas de Antártida sean conespecíficas con otras de la misma procedencia

y con las de Santa Cruz. Las incluimos con dudas en la lista de sinónimos. Estas formas de Halle, además, no pueden compararse con la especie *pectinoides*, actualmente muy bien conocida en su morfología externa y anatomía epidérmica. Al separarla de la especie holártica, por ahora encuentra esta forma su mejor ubicación en *Ptilophyllum antarcticum*.

Halle (1913 *b*) describió varios ejemplares que refirió a *Ptilophyllum acutifolium* Morris, del Cretácico inferior del lago San Martín. Este autor reunió formas que presentan una variación morfológica amplia en los folíolos. Incluye en el grupo dos fragmentos que difieren por presentar folíolos más alargados y angostos, algo separados entre sí, y con poca evidencia de una decurrencia basal (lám. III, figs. 11, 12). El mismo Halle, dudó en incluir estos fragmentos en la especie de Morris (*l.c.*, págs. 35 y 37). En nuestra opinión, estos fragmentos pueden ser decididamente incluidos en *Ptilophyllum antarticum*; para registrar esa identidad, incluimos en las ilustraciones de este trabajo una fotografía de un bloque fosilífero con *P. antarcticum* que muestra la variación morfológica de los folíolos (e incluso el ángulo de inserción de los mismos al raquis); uno de los fragmentos de hojas (lám. 3, fig. 1) es marcadamente similar al que ilustró Halle en la lámina III, fig. 11. Es posible, por otra parte, que el resto del material de Halle represente a más de un taxón específico (los ejemplares de las figs. 1, 2, 3, 4 pueden ser distintos a los de las figs. 5-9, por ejemplo).

Hallamos un notable parecido de *Ptilophyllum antarcticum* con aquellos ejemplares que Frenguelli (1935) describió como *Ptilophyllum hislopi* (Oldham) de sedimentos que atribuyó al Titoniano, en el Lago San Martín, Santa Cruz. El tamaño de los folíolos varía de 17-33 mm, y son por lo tanto algo más cortos que en la forma de Baqueró; el ancho, en cambio, es de 3-4 mm; hay coincidencias, asimismo, en la leve separación de los folíolos, que es constante, y en la base de los mismos, que no es decurrente. Una leve diferencia se nota en la robustez del raquis; en efecto, los especímenes de Frenguelli presentan un raquis de 4-5 mm, mientras que en los ejemplares acá descritos esta medida varía entre 1-3 mm. Por lo expuesto, incluimos las formas de Frenguelli en la lista sinonímica, pero con dudas.

Los restos que Menéndez (1957) describió como *Ptilophyllum hislopi* (Oldham) Seward, del Jurásico medio de Neuquén, difieren en que presentan folíolos mucho más breves; la epidermis inferior pre-

senta papilas, pero no se han reconocido formas compuestas de estas estructuras; finalmente, las bandas estomatíferas están mejor marcadas en las formas de Neuquén.

Las comparaciones con material exótico, las efectuaremos sólo con aquellas especies que presentan folíolos de hábito similar y que tengan epidermis preservada.

Ptilophyllum pectinoides (Phill.) del Jurásico medio de Yorkshire (Harris, 1969: 56) es una especie que tiene similitud en la morfología de los folíolos, que en parte tienen base de inserción como en nuestra especie (aunque es un carácter más raro); el tamaño de los folíolos difiere, puesto que las formas patagónicas tienen medidas mayores (hasta 4,5 cm contra 2 cm que ocasionalmente tienen los folíolos del material inglés). Es también comparable la concentración de las venas. La cutícula superior presenta en la especie de Phillips células de paredes anticlinales rectangulares, sin tricomas ni papilas; la diferencia más notoria es la poca cantidad de papilas en las células de la cutícula inferior en la especie de Yorkshire; la especie nuestra presenta más bases de tricomas. Las diferencias señaladas, unidas a una mayor antigüedad del material inglés, permiten descartar la presencia de *P. pectinoides* en nuestras tafofloras neojurásicas y eocretácicas.

Douglas (1969) describió varias especies de *Ptilophyllum* del Cretácico inferior de Australia. Es curioso que ninguna de las especies descritas presenta un parecido, aunque sea leve, con la especie patagónica. En rigor, varias de estas especies no presentan la característica genérica en la base de los folíolos, los que suelen tener una callosidad basal; este hecho las acercaría al género *Zamites* y aún *Otozamites*.

Las notables variaciones morfológicas y anatómicas que pueden producirse en una misma especie, han sido puestas de manifiesto por Doludenko y Svanidze (1969) en la especie *Ptilophyllum caucasicum*, que describieron para el Jurásico del Cáucaso. Las ilustraciones de las láminas 70 y 71, representan en general individuos diferentes a los nuestros; sin embargo, en la lámina 71, figs. 3, 4, 6, 8 y 9, se muestran individuos que tienen folíolos angostos y alargados con medidas que se aproximan a las de *P. antarcticum*. La especie rusa difiere, sin embargo, en los caracteres epidérmicos, por presentar bandas muy definidas de estomas y conjuntos de papilas que se disponen sobre las paredes anticlinales de las células, formando verdaderos círculos. Tal disposición de papilas nunca se ha observado en nuestro material.

Jacob y Jacob (1954) estudiaron varias especies de *Ptilophyllum* de los estratos de Cutch (Cretácico inferior) y Jubbalpore (Jurásico superior) de India. Todas las especies citadas por estos autores, presentan folíolos menores y con bases marcadamente decurrentes; la especie que más se parece a la nuestra es *P. jabalpurensis*, por los folíolos de márgenes rectos, sin decurrencia notable en la base; pero los mismos son menores (hasta 13 mm de largo \times 2 mm de ancho). El aparato estomático de esta especie está más especializado puesto que está rodeado por 8-12 papilas, regularmente dispuestas.

Posiblemente, India represente el centro de mayor frecuencia de *Ptilophyllum*; allí se han descrito, para el Jurásico y Cretácico, muchas especies, y de ellas, varias se conocen con sus caracteres epidérmicos. La mayor parte de esas especies, presenta folíolos más pequeños, y tienen la decurrencia basal que menciona Harris en su diagnóstico genérica.

Sharma (1967) describió dos especies de *Ptilophyllum* para el Jurásico de Amarjola, Rajmahal Hills, India. *P. Guptai*, tiene folíolos de un ancho semejante a *P. antarcticum*, pero son más cortos (hasta 2,6 cm). La epidermis inferior presenta estomas no ubicados en claras bandas, marcadamente hundidos, sin papilas. En cambio, las células epidérmicas presentan papilas, aunque no del tipo compuesto. La otra especie, *P. sparsifolium*, es muy diferente por presentar folíolos más reducidos, muy separados, y por la falta de papilas en la cutícula inferior.

Finalmente, otras dos especies hindúes, *Ptilophyllum gladiatum* Bose et Dev. (1957) de Jabalpur, y *P. nipanica* Vishnu Mitre (1956) de Rajmahal, difieren en la morfología de los folíolos y en la cutícula.

Género **PTEROPHYLLUM** Brongniart, 1828

Especie tipo: *P. longifolium*, Brongniart 1828: 95

Pterophyllum trichomatosum n. sp.

Lám. XV, figs. 1-5; Lám. XVI, figs. 1-4

Diagnosis: Hojas pinnadas, incompletas, la más grande vista de 5,5 cm de largo \times 7 cm o poco más de ancho. Folíolos alternos, lineales a ensiformes, de largo total desconocido, siendo el mayor visto de 3,5 cm \times 4 mm de ancho en el sector basal a medio, disminuyendo hasta 2-3 mm en el sector apical. Apice de los folíolos no ha sido visto; base truncada sin expansiones; los folíolos se insertan en la

superficie superior del raquis con todo su ancho basal, sin llegar a taparlo completamente, formando un ángulo casi recto ($85-90^\circ$) que disminuye hacia la porción apical de la hoja (70°). Folíolos muy separados entre sí (1-2 mm). Raquis estriado longitudinalmente, 2-4 mm de ancho en toda su extensión. Venas de los folíolos fuertes, penetrando rectas desde el raquis, manteniendo un curso paralelo entre sí y dividiéndose en su recorrido una, a dos veces, con una concentración de 2-4 por mm.

Cutícula superior delicada, de $1-1,5 \mu$ de espesor (medida en pliegues), llevando ocasionales bases de pelo. Células de paredes muy sinuosas, subisodiamétricas a elongadas, de aproximadamente 50μ de diámetro.

Cutícula inferior de unos 3μ de espesor (medida en pliegues) con células de forma muy irregular, de unos 50μ de largo \times 30μ de ancho; entre venas, las células no tienen orientación definida y presentan estomas y tricomas; sobre las venas, las células son más uniformes, alargadas, y presentan orientación en sentido longitudinal. Hacia los márgenes, las células son muy alargadas y tienen finas estriaciones longitudinales en superficie. La mayor parte de las células presentan papilas huecas o sólidas, de paredes fuertemente engrosadas, en forma circular o en herradura, de posición central. Es frecuente la presencia de bases de pelo y de pelos unicelulares globosos-alargados, con base engrosada, vinculados usualmente a los estomas.

Estomas ubicados en hileras, orientados transversalmente a las venas, con células anexas ocasionalmente en contacto. Aparato estomático de $35-40 \mu$ de largo \times $35-50 \mu$ de ancho; células anexas distalmente engrosadas, llevando normalmente una papila obturante por célula.

Raquis con células subcuadradas a rectangulares, de paredes anticlinales rectas a levemente sinuosas, 40μ de largo \times 30μ de ancho las más típicas; bases de pelos y pelos presentes. Hipodermis cutinizada.

Holotipo: LP Pb 5202, Anfiteatro de Ticó, NF *Ptilophyllum antarcticum*. Preparación microscópica 891.

Material adicional: LP Pb 5196, 5197, 5198, 5199, 5200, 5201, 5203, 5207, 5217, 5223, Anfiteatro de Ticó, NF *Ptilophyllum antarcticum*. Preparaciones microscópicas LP Pb 887-890.

Comentarios: La cutícula superior suele estar adherida fuertemente a la inferior, y es difícil separarla. Esta especie se caracteriza por la presencia de numerosas papilas en la cutícula inferior, y prácticamente cada célula lleva una; son pocas las células desprovistas de papilas, y en general son las marginales. Los estomas pueden ser isodiamétricos o bien más anchos que largos. En todo el material estudiado, no pudimos hallar folíolos completos, y por lo tanto no conocemos la forma de sus ápices.

Discusión y comparaciones: Este género, es posiblemente uno de los más importantes del orden, y cuenta con más de 200 especies descritas, muchas con cutícula preservada.

Harris (1969) emendó la diagnosis original de Brongniart (1828), agregando caracteres cuticulares e incluye a *Pterophyllum* decididamente entre las Bennettitales. Seguimos acá el criterio de este autor, y no subdividimos al género en varias entidades (que eventualmente podrían ser más naturales). Es probable que más de un tipo de fructificación corresponde a *Pterophyllum*, puesto que varias han sido encontradas en asociación con las hojas. Pero, al no poder referir con certeza estas fructificaciones a especies determinadas, cualquier subdivisión del género sería quizás aventurada, y agregaría elementos de confusión. Doludenko y Svanidze (1969) efectuaron una discusión muy extensa sobre el género *Pterophyllum*; revisaron la historia de su concepto, con todas las variantes que habían sido propuestas, especialmente por H. Thomas (1930) y Krasilov (1967). La segregación de un género diferente propuesta por Thomas (*Leptopterophyllum*) o la proposición de usarlo como entidad subgenérica (Krasilov, 1967), no halló eco favorable en estos autores (y tampoco en Harris), quienes dispusieron de abundante material en excelente estado de preservación. Los autores rusos, desconociendo el trabajo de Harris (y viceversa) concluyeron que, los géneros *Tyrmia* Prynada y *Leptopterophyllum* H. Thomas son sinónimos de *Pterophyllum*. En efecto, no existen caracteres constantes de valor genérico para la institución de estas entidades, puesto que los dos que se usaron para ello (inserción de los folíolos en la parte superior del raquis y la distribución de los estomas en bandas o irregularmente en toda la lámina inferior) se hallan indistintamente combinados en muchas especies.

Es importante señalar que la concentración mayor de formas se ubica cronológicamente en el Jurásico, y ya en su parte inferior, se halla representado por numerosas especies. En tal sentido, no son

muchas las referencias para taflooras cretácicas, y, en relación a otros géneros de Bennettitales, *Pterophyllum* en esa época tiene una representación muy inferior.

Pasemos ahora a la comparación de la nueva especie con todas las conocidas en Argentina, y con las más significativas, halladas con cutícula, de otras regiones del mundo.

En la tafloora de Baqueró, Menéndez (*l. c.*) describió *Pterophyllum* sp. Esta especie, difiere en los caracteres epidérmicos de la cutícula inferior, puesto que presenta células cuadradas a rectangulares, claramente dispuestas en hileras, las que no llevan papilas, que son muy frecuentes en *P. trichomatosum*.

Herbst (1964: 126) describió sin ilustrar ejemplares que asignó a *Pterophyllum princeps* (Oldham et Morris), procedentes de estratos liásicos de Río Atuel, Mendoza. De acuerdo a la descripción, estos ejemplares tienen folíolos mucho más anchos y un número de venas más elevado.

Las dos especies ilustradas por Kurtz (1921) como *Pterophyllum rajmahalense* Morr. y *P. princeps* Oldh. et Morris, del Liásico de Río Atuel, Mendoza (lám. VII, figs. 377 y 378) difieren en el ancho de los folíolos, que es, sensiblemente mayor al del *P. trichomatosum*.

Pterophyllum barrealense Frenguelli del Triásico de la Quebrada de la Cortaderita, Barreal, San Juan, difiere de *Pterophyllum trichomatosum*, en el tamaño menor de los folíolos; la distancia entre los folíolos, es mayor en *P. barrealense* (3,5-4 mm) y además, la base de los mismos, se halla algo expandida.

En la tafloora jurásica de Yorkshire, Inglaterra, se han reconocido varias especies de *Pterophyllum*. *Pterophyllum thomasii* Harris (1969) es una hoja sensiblemente mayor, con un raquis más robusto; los folíolos presentan una leve expansión basal. La cutícula superior no tiene bases de pelos y la inferior es muy diferente, puesto que no tiene papilas.

Pterophyllum fossum (Harris, 1969), difiere por presentar un raquis piloso, que lleva folíolos típicamente separados. La cutícula superior tiene células de paredes anticlinales rectas, y la inferior, rectas a levemente sinuosas, sin papilas. Depresiones longitudinales en la cutícula inferior que suelen alojar estomas, no han sido observadas en nuestra especie.

Pterophyllum cycadites, Harris et Rest (1966), difiere en el raquis que presenta numerosas y claras protuberancias; los folíolos son generalmente más angostos; las células epidérmicas de la cutícula su-

perior tienen paredes anticlinales rectas, sin bases de pelos; las células de la cutícula inferior también tienen paredes anticlinales usualmente rectas y además no llevan papilas.

Pterophyllum tietzei Schenk, tal como la describió Barnard (1965) para el Liásico de Dorud (norte de Irán), difiere por un ancho mayor de los folíolos que, consecuentemente, presentan un número superior de venas; las células epidérmicas de ambas cutículas tienen paredes anticlinales rectas o levemente sinuosas, y faltan las papilas en las células de la cutícula inferior.

La tafoflora reto-liásica de Groenlandia (Scoresby Sound) descrita por Harris (1932) ha brindado un nutrido lote de especies de *Pterophyllum*. De las 10 especies descritas, podemos descartar la comparación con 7 que difieren marcadamente en la morfología de los folíolos. De las 3 restantes, *P. astartense* Harris, difiere por presentar células epidérmicas de paredes anticlinales generalmente rectas, estomas orientados transversal o indistintamente y por las escasas papilas en la cutícula inferior.

Pterophyllum ptilum Harris presenta folíolos constrictos en la base, las células de la cutícula superior no presentan bases de pelo, mientras que en la cutícula inferior no tienen papilas.

Pterophyllum xiphypterum Harris, es la especie que más se parece. Difiere en que las células epidérmicas de la cutícula superior tienen paredes anticlinales rectas, con papilas. La cutícula inferior se parece en la densidad de las papilas, pero las células tienen paredes anticlinales rectas o levemente sinuosas.

Doludenko y Svanidze (1969) describieron para el Caloviano de Gruzia 12 especies de *Pterophyllum*, y esta posiblemente es la tafoflora en la que mejor representado se halla el género. De estas especies consideramos solamente aquellas que presentan claramente definidas zonas estomáticas y zonas libres de estomas, y que tienen paredes anticlinales sinuosas. De las seis especies que comparten con la nuestra estos dos caracteres epidérmicos, cinco no presentan papilas sobre las células epidérmicas y difieren por lo tanto de *P. trichomatosum*; solamente *P. papillatum* podría compararse con la especie patagónica. Difiere por la orientación de los estomas que puede ser transversal, pero frecuentemente oblicua; la distancia entre los folíolos sucle ser, además, mayor (2-5 mm) y la base de los mismos se halla levemente expandida. Finalmente, el ancho de los folíolos, es levemente mayor en sus valores máximos (3-6 mm). Es, sin embargo, la especie que más se parece a la nuestra, tanto en caracteres morfológicos como epidérmicos.

Pterophyllum sutschanense Prynada (de acuerdo a Krasilov, 1967: 156), del Cretácico inferior de Primorie, presenta folíolos más anchos y cortos; las células epidérmicas tienen paredes anticlinales rectas y los estomas se disponen en bandas; faltan asimismo las papilas en la epidermis inferior.

Pterophyllum compressum Lunblad (1950) del Rético-Liásico de Suecia y Groenlandia, difiere en la forma y venación de los folíolos; además, la cutícula superior presenta papilas.

De acuerdo a las comparaciones que hemos realizado, se desprende que nuestra especie puede diferenciarse no sólo por caracteres morfológicos, pero de modo especial por los epidérmicos. En tal sentido, la presencia de numerosas y conspicuas papilas en la epidermis inferior, la diferencia de la mayor parte de las especies de este género. Las paredes anticlinales marcadamente sinuosas en ambas epidermis, son también diferencias que separan nuestra forma de muchas especies de *Pterophyllum*.

DISTRIBUCION ESTRATIGRAFICA DE LAS ESPECIES
DE BENNETTITALES (HOJAS) EN LA FORMACION BAQUERO,
Y SUS POSIBLES RELACIONES

La Formación Baqueró, aflora ampliamente en el área central de la provincia de Santa Cruz, al sur del Río Deseado. Las distintas localidades que brindaron restos de vegetales fósiles fueron detenidamente estudiadas hace pocos años (Archangelsky, 1967). Los principales perfiles, que contienen niveles fosilíferos muy productivos, son los del Anfiteatro de Ticó, Bajo Tigre y Bajo Grande. Allí, se coleccionaron los restos mejor conservados (momificados) que han permitido un estudio histológico de la cutícula epidérmica de numerosas especies de Gimnospermas. Otras localidades no menos importantes por el número de especies, pero que no han brindado restos vegetales momificados, son las de la zona Minera Aluminé, Punta del Barco y Las Mercedes. En general, la Formación Baqueró se presenta en dos secciones, siendo la inferior la más rica en restos vegetales (las momificaciones son exclusivas de esta sección), aunque algunos perfiles han brindado buenas colecciones de la sección superior (Punta del Barco). Los niveles fosilíferos más importantes, han sido nombrados, en general, con la especie dominante en la asociación paleoflorística (ello se realizó solamente con aquellos niveles portadores de restos momificados).

En 1967, se presentaron listas completas de los componentes de cada nivel fosilífero, pero ya a la sazón, había colecciones importantes que no fueron revisadas o estudiadas, y que en consecuencia no permitieron completar el importante caudal informativo. En años posteriores, nuevas colecciones y nuevos trabajos publicados, ampliaron las listas originales en varias decenas de especies. Como el estudio del material continúa, no nos proponemos en esta contribución analizar todas las nuevas incorporaciones producidas luego de 1967. En cambio, nos habremos de restringir a las especies de Bennettitales que, con los datos acá aportados, amplían sensiblemente las listas originales de distribución estratigráfica intraformacional, y al mismo tiempo, presentan nuevos taxones que se dieron a conocer en páginas precedentes.

En el Anfiteatro de Ticó, hasta ahora se han reconocido 10 niveles fosilíferos, uno de ellos correspondiente a la sección superior de la Formación. De los 9 niveles restantes, 8 registran la presencia de hojas de Bennettitales. El nivel *Zamites grandis* (anteriormente denominado *Otozamites grandis*) registra la presencia de 7 especies: *Dictyozamites latifolius*, *D. crassinervis*, *D. areolatus*, *Otozamites parviauriculata*, *Zamites grandis*, *Z. decurrens* y *Ptilophyllum antarcticum*. El nivel *Williamsonia* tiene 5 especies: *Dictyozamites minusculus*, *Otozamites parviauriculata*, *O. waltonii*, *Zamites decurrens* y *Ptilophyllum antarcticum*. El nivel *Taeniopteris* registra: *Dictyozamites minusculus*, *D. latifolius*, *D. crassinervis*, *Zamites grandis*. El nivel *Ptilophyllum antarcticum* (antes llamado *P. longipinnatum*) registra esta especie y *Pterophyllum trichomatosum*. Finalmente, el nivel *Ticoa harrisii* presenta sólo una especie, *Otozamites waltonii*; el nivel *Zamites decurrens* a esta especie con exclusividad y el nivel *Cladophlebis tripinnata* sólo a *Ptilophyllum antarcticum*.

En Bajo Tigre, sólo registramos Bennettitales en el nivel *Ptilophyllum*: *Dictyozamites minusculos*, *Otozamites waltonii* y *Ptilophyllum antarcticum*.

En Bajo Grande, en cambio, tenemos 5 especies: *Dictyozamites latifolius*, *D. areolatus*, *Otozamites parviauriculata*, *Zamites grandis* y *Ptilophyllum antarcticum*. Finalmente, el nivel Cheko (de la zona Minera Aluminé) registra la presencia de 4 especies: *Otozamites parviauriculata*, *Zamites grandis*, *D. waltonii* y *Ptilophyllum hislopi*.

La especie que tiene mayor distribución es *Ptilophyllum antarcticum*, que se determinó de 7 niveles. Siguen en importancia *Otozamites waltonii* en 5 niveles, *Dictyozamites minusculus*, *D. latifolius*, *Oto-*

zamites parviauriculata, *Zamites decurrens* y *Z. grandis* en 4 niveles; *Dictyozamites areolatus* en 3 niveles, *D. crassinervis* en 2, *Ptilophyllum hislopi*, *Pterophyllum trichomatosum* y *P. sp.* en 1.

Dada la importante distribución de *Ptilophyllum antarcticum*, no es de extrañar que esta especie esté representada también en otras tafofloras. Algunas Bennettitales baqueroenses pueden, en efecto, estar presentes en otras tafofloras argentinas. Aunque salvando una excepción (subsuelo de Plaza Huincul, Neuquén) no hay investigaciones de cutículas de estas hojas, es posible establecer afinidades en base a la morfología externa de las mismas; ello es necesario, además, puesto que si el hecho del conocimiento más completo de un material, se toma como elemento negativo (se obvian las comparaciones) caeremos en una dualidad conceptual que no se justifica. Si pensamos, por un momento, que el material de la Formación Baqueró no se hubiese hallado con cutícula, ciertamente que lo compararíamos e identificaríamos con taxones iguales de otras partes. Usando, con nuestro material, sólo los datos de morfología externa, es lícito efectuar las comparaciones de rigor a ese nivel. De esta manera, podremos relacionar entre sí, con mucho mayor fundamento, materiales de nuestro propio ámbito, y no llevar las comparaciones o identificaciones con taxones que son exóticos. Esto último, sólo se justifica cuando no existen materiales de comparación en nuestro ámbito o región paleoflorística. En favor de tal procedimiento podemos mencionar que cuando hemos reconocido las cutículas, no hemos podido hallar una sola especie idéntica de otras regiones que también se conocen con sus rasgos epidérmicos, a pesar de existir, en ciertos casos, un marcado parecido morfológico.

Con este tratamiento, hemos podido hallar materiales llamativamente similares a los baqueroenses en otras formaciones. Algunos, fueron determinados con epítetos específicos exóticos, los que incluso corresponden a formas que a veces tienen una antigüedad mucho más distanciada en relación con el Baqueroense.

Otozamites waltonii n. sp. posiblemente se corresponde con los ejemplares que Halle (1913 a) determinara como *O. linearis* Halle y *O. sp.* para el Jurásico alto o Cretácico basal de la Península Antártica.

Ptilophyllum antarcticum Halle, de la Península Antártica (Halle, 1913 a), la hemos identificado con *P. longipinnatum* Menéndez. También, de esa misma procedencia, algunos ejemplares determinados por Halle como *Zamites antarcticus* Halle y *Ptilophyllum pectinoides* (Phillips). A esta misma especie pueden corresponder los ejempla-

res determinados como *Ptilophyllum acutifolium* Morris (p. p.) por Halle, para el Cretácico inferior del Lago San Martín, y *P. hislopi* (Oldh.) por Frenguelli para el Titoniano de la misma procedencia.

Como se desprende de estas afinidades propuestas, existe un lote de Bennettitales de la Península Antártica que puede ser comparado con sus símiles del Baqueroense. Ello se explica, puesto que el destacado paleobotánico sueco, en varias ocasiones en su obra sobre esa taoflora, menciona explícitamente su preferencia de reunir formas a veces bastante dispares bajo una misma denominación; con ello, posiblemente haya querido forzar ciertas determinaciones para llegar a demostrar afinidades stratigráficas con algunas taofloras exóticas. Por otra parte, estas posibles afinidades stratigráficas, han quedado ya prácticamente superadas, posteriormente a la obra de Halle. En realidad, ahora se desprende que la diferencia en edad entre la formación portadora de plantas en la Península Antártica y la de Baqueró no es tan sustancial como se suponía. Este capítulo, de una estricta comparación entre especies antárticas y de Patagonia, será desarrollado en un trabajo aparte, en el cual se presentarán otros elementos nuevos hallados en taofloras patagónicas afines, y que se unirán con los datos aquí aportados.

La identificación de especies presentes en Baqueró con las del Lago San Martín, no ofrece mayores dificultades. Ya en una anterior oportunidad (Archangelsky, 1967: 134) se demostró que de las 16 especies descriptas por Halle, 6 estaban presentes en Baqueró, y otras 4 eran similares. Ahora agregamos una especie más, y con ello la afinidad entre ambas taofloras es a todas luces, evidente.

ALGUNAS OBSERVACIONES SOBRE LA ANATOMIA DE LAS HOJAS DE BENNETTITALES CON EL M.E.B.

APARATO ESTOMÁTICO

El tipo de aparato estomático que tienen las Bennettitales, recibe el nombre de sindetocélico, o sea que, estructuralmente, consta de dos células oclusivas rodeadas por dos células anexas. Ya Thomas y Bancroft (1913) estudiaron estos estomas y lograron expresar sus diferencias con los aparatos estomáticos haplocélicos que caracterizan a otros grupos de gimnospermas, entre ellos a las Cycadales, que se consideraban afines al orden que nos ocupa. Posteriormente, Harris

(1932) y Florin (1933), ampliaron los conocimientos sobre estos aparatos estomáticos con nuevos materiales y mejor equipo óptico.

Observando los estomas por transparencia, y aún efectuando cortes, los estomas sindetocélicos presentan estructura básica estable. No es difícil concordar con la interpretación y disposición de las células anexas, siempre dos (ocasionalmente puede agregarse una más, por detrás de una de las células subsidiarias, hecho que hemos observado en nuestro material.) Quizás la estructura más interesante, sea el engrosamiento dorsal que se observa invariablemente sobre todas las células de cierre, y que tiene siempre una constante forma amariposada. La naturaleza cuticular de estos engrosamientos se da por demostrada; los mismos, tienen un aspecto muy semejante a los engrosamientos lignificados que presentan las Cycadales actuales, pero aparentemente no las fósiles.

El problema de los investigadores fue siempre el de poder determinar, por transparencia, el significado de cada línea o contorno, al observar los estomas de las Bennettitales. Es evidente que una doble capa de robusta cutícula, cada una con formas y contornos variables, no son fáciles de interpretar. Es por ello que de hecho, siempre se efectuaron interpretaciones, tratando de dar un idea tridimensional de los aparatos estomáticos. En líneas generales, las reconstrucciones que se ofrecen en los distintos trabajos, corresponden a la realidad. El microscopio electrónico de barrido, ha sido una excelente herramienta para presentar a los ojos del observador la estructura interna del aparato estomático en sus tres dimensiones, y en toda su amplitud, con diferentes aumentos, que exceden en mucho a los obtenidos por medios convencionales. Podemos ahora, con la evidencia fotográfica adjunta, verificar la información sobre estos aparatos estomáticos.

1) El estoma de las Bennettitales, como norma, presenta sólo dos células anexas. Ello acontece tanto en estomas superficiales como en estomas hundidos. Este último caso es significativo. Por ejemplo, *Otozamites parviauriculata* tiene el estoma fuertemente hundido en una cámara epiestomática; a pesar de ello, el estoma sindetocélico se preserva como tal en el fondo de esta cámara. La cámara, se forma por células epidérmicas que en ningún momento alteran la estructura sindetocélica. Ello concuerda con los observados por Florin (*l. c.* pág. 27, fig. 10 a) para *Otozamites* sp. del Bayociano de Francia.

2) Las dos células anexas suelen tener una cutícula fuertemente engrosada. Esto lo hemos observado en todas las especies estudiada. La

estructura (volumen) de estos engrosamientos, se observa claramente en los cortes que presentó Florin (*l. c.*), por ejemplo en *Otozamites bornholmiensis* (pág. 21, fig. 8). Pero, lo que allí se observa, y además se ve en prácticamente todas las especies así estudiadas por Florin, es el alcance en profundidad de la cutícula de las células anexas en su pared externa o distal. Nuestras fotografías corroboran que la cutinización de estas membranas llega siempre a la misma profundidad que la cutinización de los engrosamientos dorsales de las células de cierre, cuando éstas se hallan abiertas o desplegadas. Otro detalle que surge de algunas fotografías es que en la región polar, las células anexas se juntan y frecuentemente extienden su cutícula, en forma de domo o cresta hacia la boca del estoma; de esta manera, se esbozan dos cavidades subovaladas en cada polo del estoma, que deben corresponder a aquéllas que, por ejemplo Florin (*l. c.*, pág. 14, figs. 3 b y c) o Harris (*l. c.*, pág. 95, fig. 37 A y B), dibujaron para distintas especies del orden. Esta estructura en forma de domo o cresta, puede incluso extenderse hasta llegar a unirse con la pequeña extensión cuticular, que, hacia su encuentro, desarrollan las células de cierre desde la boca. Evidentemente, estas formaciones delimitan en su extensión a las células de cierre. En superficie, en estos sectores polares, puede faltar la cutícula, produciéndose un orificio, en cuyo caso, los pelos de las células de cierre llegaban a aflorar.

3) Las células de cierre presentaban siempre una capa de cutina en forma de engrosamiento de posición dorsal; este engrosamiento siempre es papilioniforme, desarrollado distalmente y convergiendo bruscamente hacia la boca. Este engrosamiento es una estructura constante en forma y presencia, y merecería un término especial para designarlo. Nosotros proponemos en este trabajo el término "papilia" (del latín, que significa mariposa), debido a la semejanza morfológica que esta estructura tiene con el contorno de una mariposa. El espesor de la estructura, suele ser mayor en el sector donde entra en contacto con la cutícula de las células anexas; o sea, cerca de la boca del aparato estomático. Distalmente, siempre se adelgaza (como puede verse en los distintos cortes de Florin). En esta zona distal adelgazada, en nuestras fotografías se observa que el margen siempre se presenta festoneado, y además, se desarrollan canalículos radiales, los que pueden deberse a corrosión, y que por la naturaleza delgada de la cutícula se hacen visibles.

Allí donde las papilia es más larga, puede llegar a unirse con la cutícula de la célula anexa correspondiente, pero usualmente esto no

acontece: esta estructura queda "flotando" con sus dos alas en la cavidad.

La boca del estoma, está claramente formada o delimitada por la estructura amariposada. Esta boca, puede tener un conspicuo engrosamiento (*Dictyozamites areolatus*), que es continuo y que incluso puede proyectarse hacia los polos, exactamente en dirección hacia los domos que conforman las células anexas. En estos casos, las dos cavidades ovaladas que alojaban una parte de las células de cierre, ya mencionadas, presentan contornos bien definidos. En otros casos, la boca no presenta engrosamientos (*Otozamites parviauriculata*), pero en cambio, tiene una o más papilas que obturan la entrada a la misma. Es evidente que estos detalles son muy difíciles de interpretar con microscopía por transparencia; en cambio, son muy simples de observar con microscopía de barrido.

La combinación de las observaciones que hemos hecho, representan con bastante claridad la estructura estomática de las Bennettitales. Las formaciones cuticulares conforman cavidades que alojaban las células. Las cavidades de las células anexas, reniformes o en media luna, eran regulares y no presentan lateralmente increscencias cuticulares. Las cavidades de las células oclusivas estaban en gran parte reguladas por las papilias, pero en el sector polar, estaban delimitadas por las células anexas.

Es posible suponer que las papilias pudieron desarrollarse debido a la presencia de una sola célula anexa por lado, lo cual le permitiría un juego mecánico relativamente cómodo; ello implicaría que el mecanismo de obturación de la boca (impedir o permitir que se forme una abertura) se hallaba regulado exclusivamente por estas estructuras, las que podían recibir una presión lateral de las células anexas en una amplia superficie, y transmitían esa presión o la resumían en la boca. Esto nos hace pensar que las papilias, aparte de cumplir con una función protectora de las células oclusivas, eran en realidad el aparato regulador de la boca.

Es interesante señalar que en la cutícula, generalmente, se reproduce la forma de las células; tal es el caso con las células anexas, por ejemplo. En cambio, las papilias, parecerían ser independientes de la forma de las células oclusivas, las que están solamente contorneadas de manera parcial por las mismas, pero también por las células anexas en los polos. Una pregunta que surge es: ¿qué grado de dependencia o relación puede existir entre la formación de la célula de cierre y la papilia? En otras palabras, ¿cómo y cuando se forman estas estruc-

turas en el proceso ontogenético del estoma? ¿Son simultáneas? Lamentablemente, los fósiles son testigos mudos y sólo tendremos una aproximación fáctica cuando poscamos evidencias de especies actuales que presenten el mismo plan estructural.

Un aspecto que estimamos fundamental en el estudio de los aparatos estomáticos, es la vinculación o relación que puedan tener los estomas de las Bennettitales y Cicadales. Ello ha llamado la atención de muchos investigadores y, a nuestro juicio, merecería un estudio especial con las nuevas posibilidades ópticas que tenemos actualmente.

En primer lugar, ciertas Cicadales, presentan en las células de cierre engrosamientos de lignina que, en su sector dorsal, se asemejan a las papilias de las Bennettitales. Sin embargo, en el material fósil de Cicadales, nunca hemos podido observar estructuras semejantes, como las vistas en Bennettitales. Hay algunas excepciones que son dignas de tener en cuenta: ciertas Cicadales fósiles, presentan indicios de posibles papilias, pero no ha sido posible establecer una definitiva relación entre ambas estructuras, por ahora. Podemos señalar aquí, que, macerando material actual de *Cycas revoluta*, o sea efectuando un tratamiento similar al que se hace con las hojas fósiles, no quedan vestigios de membranas o engrosamientos de lignina en las células de cierre.

Obviando por ahora las posibles excepciones citadas, normalmente, en las Cicadales no observamos papilias desarrolladas y cutinizadas como en las Bennettitales. En un nivel de estricta comparación, las diferencias son notables entre ambos órdenes, en cuanto al aparato estomático se refiere. Quedaría por dejar en claro la similitud morfológica de las papilias con los engrosamientos de lignina de las Cicadales. Al respecto, debemos señalar que la lignina puede disponerse tanto en la pared dorsal como ventral en las Cicadales actuales, o sea que prácticamente envainan a las células de cierre. Las papilias de las Bennettitales no llegan a presentar, indicios siquiera, de un envainamiento ventral, y son exclusivamente dorsales. Por el momento, no existe un estudio serio, con el nivel óptico adecuado, de los aparatos estomáticos en ambos órdenes. No pretendemos, por lo tanto, agregar comparaciones hasta que no lleguemos a un nivel más satisfactorio de nuestros conocimientos.

PAREDES PERICLINALES DE LAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS

En vista externa no se observan los contornos de las células. Quiere decir que la cutina cubre con una capa uniforme y lisa todas las paredes periclinales. Internamente, en cambio, las paredes periclinales pueden presentar esculturaciones variables. Pueden, ocasionalmente, ser casi lisas, o bien pueden ser microgranulares, con elementos de variados diámetros según las especies. Esta característica, con aumentos del orden de los 10.000 o más, suele distinguirse con claridad. Ya Alvin (1970) notó este carácter, pero mantuvo la duda sobre la naturaleza real o artificial de los microgránulos. Ciertamente que esta duda será mantenida en el Orden Bennettitales, puesto que no tenemos testimonios del mismo en la actualidad. No sabemos si originalmente estos gránulos se presentaban como una escultura real o si, durante el proceso de fosilización, ha existido una modificación (quizás corrosión o cambio de compactación al endurecerse o momificarse la cutícula) que repercutió en la superficie interna. Si pensamos en un efecto de corrosión, la primera pregunta que se impone es: ¿por qué otras estructuras más delicadas se presentan lisas o con una compactación diferente de los microelementos? Este contraste lo tenemos bien ejemplificado en las fotografías de paredes periclinales y anticlinales de *Zamites decurrens*. Además, los agentes de corrosión actúan desde afuera, y necesariamente sus resultados deberían notarse de la misma manera en la parte externa de la cutícula, la que, sin embargo, se presenta compacta y lisa. Una posibilidad que se nos ocurre, es que la cutícula epidérmica puede tener algunas diferencias estructurales entre la parte más externa y la interior. Para resolver este problema, se imponen estudios muy afinados sobre la estructura molecular de las cutículas por sectores o capas. Además, es importante averiguar el comportamiento de la cobertura celulósica de las células que se hallan en inmediato contacto con la cutícula.

En principio, pensamos que en las descripciones del material fósil, debemos incluir todas las observaciones sobre microesculturas, aunque por el momento no tengamos la seguridad sobre sus verdaderas significaciones. No debemos olvidar que, al menos en los casos acá estudiados, hemos visto fósiles de la misma procedencia, que han tenido el mismo proceso de fosilización y que han sido tratados para su estudio estrictamente de la misma forma. La respuesta diferencial al planteo uniforme, demuestra que existen variaciones visibles que fácil-

mente se registran, y ello puede significar que existen diferencias estructurales que debemos señalar.

PAREDES ANTICLINALES DE LAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS

En primer lugar, es importante señalar que la cutícula de las paredes anticlinales sólo se observa en vista interna. Externamente, no existen indicios de las células epidérmicas. Como norma, ambas epidermis tienen paredes anticlinales sinuosas, aunque éstas varían en un individuo. Esta variación, en primer lugar, es de tipo cuantitativo, tal como se ha registrado en las distintas descripciones, y los valores que se obtienen, pueden ser útiles en separar especies. Las observaciones con el M.E.B. han revelado que las sinuosidades no son tan simples. Por transparencia, solemos observar un solo plano, que es el de contacto de paredes anticlinales y periclinales; entonces, las sinuosidades se nos presentan como líneas. Pero, estas membranas se cutinizan en profundidad y no lo hacen de manera normal a la superficie, sino que forman cierto ángulo. Cada seno (media longitud de onda) tiene inclinación variada, generalmente opuesta a la del seno vecino. La estructura, entonces, se presenta francamente alabeada. Frecuentemente, en los senos se producen oquedades (que en ciertos casos pueden deberse a corrosión) las cuales pueden conformar verdaderos laberintos y aréolas (como por ejemplo en *Dictyozamites areolatus*).

En las cutículas de los ráquises, las paredes anticlinales parecen ser rectas en general. En un caso particular, hemos observado que las paredes anticlinales se presentan como una estructura compuesta, con una base recta y maciza y con una pared levemente sinuosa, pero más delgada, que remata en la pared periclinal. La pared sinuosa, es más delgada que la capa basal, y por lo tanto su forma no se observa por transparencia, dado que se halla enmascarada.

Existen algunas especies que en la cutícula inferior no presentan paredes anticlinales sinuosas; por ejemplo en *Ptilophyllum antarcticum* son delicadas y se proyectan marcadamente en profundidad. En este caso existen numerosas papilas huecas. En general, las sinuosidades pueden observarse mejor en las cutículas superiores.

TRICOMAS

Uno de los capítulos que tienen promisorio futuro con el uso del MEB es el estudio de los tricomas. En las 6 especies estudiadas, hemos observado una notoria gama de variaciones. En primer lugar, las ba-

ses de tricomas o pelos, suelen ser estructuras que se asientan sobre células individuales especializadas, o bien sobre más de una célula que concurre a la estructura. Estas bases, siempre presentan en el centro un claro orificio subcircular que permite la conexión entre las partes interna y externa. Las bases de tricomas pueden desarrollarse tanto hacia afuera como hacia adentro. Externamente, pueden formar verdaderos anillos de cutícula, o bien pueden desarrollar estructuras globosas o infundibuliformes. Hacia el interior, las bases de tricomas pueden desarrollar fuertes paredes anticlinales; ello acontece en algunas especies que tienen estas estructuras anexas y directamente en contacto con los aparatos estomáticos.

Las papilas pueden ser desde simple a muy complejas. Ocupan ya sea una parte de la célula o toda. Las papilas son, normalmente, de un contorno subcircular y típicamente globosas. Las papilas compuestas suelen desarrollar un pie sobre el cual se asientan distintos tipos de papilas simples, menores; estos conjuntos no suelen ser simétricos. Ciertas papilas se desarrollan sin afectar la base de inserción; en éstas, en vista interna de la cutícula, las paredes periclinales no se hallan modificadas. En otras especies, en cambio, las papilas se forman francamente afectando las paredes periclinales (*Ptilophyllum antarcticum* por ej.); es evidente que en estos casos, las papilas se formaron por una apófisis emitida por las células epidérmicas.

Es posible que, luego del estudio de numerosas especies fósiles pertenecientes a diferentes grupos, podamos establecer una clasificación de todas estas estructuras, que por microscopía común no revelan su exacta naturaleza.

MICROESCULTURAS Y MICROESTRUCTURAS

Posiblemente una de las sorpresas que se revelaron con el MEB, en relación con las cutículas fósiles, sea la presencia de microesculturas que pueden disponerse en forma compacta o no. Ya Alvin (*l.c.*) mencionó brevemente la presencia de micro elementos, especialmente en la cara interna de las paredes periclinales, de algunas cutículas de Bennettitales. Este autor, no está seguro de la naturaleza de estas formaciones. En este trabajo, hemos observado microgránulos de tamaño reducido a $0,2 \mu$, y aún menores; los mismos, además, no se presentan lisos sino que parecen estar formados por elementos fusionados aún menores. Es curioso que, en un mismo individuo, tenemos variaciones de estas microestructuras de acuerdo a la disposi-

ción en la célula. Ya hemos visto el caso de la diferencia de microgránulos en paredes periclinales y anticlinales de *Zamites decurrens*. Deseamos agregar, en este contexto, que estas microestructuras están bien preservadas en las cutículas mejor conservadas, o sea en aquellas que aparentemente no han sufrido efectos de corrosión. En cambio, en cutículas evidentemente corroídas, los microelementos parecen borrarse, o al menos no tienen la regularidad de las cutículas bien conservadas. Pensamos, como posible hipótesis de trabajo, que los microelementos pueden ser o verdaderos elementos formados por la cutícula, o bien pueden tener relación directa con la capa celulósica de las células epidérmicas adjuntas. Es curioso que, en general, no se observan en la cara externa de la cutícula, la cual sufrió los mismos efectos corrosivos (quizás aún más fuertes) que la cara interna.

Finalmente, deseamos señalar que los microelementos pueden disponerse en forma laxa, compacta, o bien pueden estar fusionados. En este caso, se han observado distribuciones preferidas, que producen alineamientos de los microgránulos; estos alineamientos, en conjunto, dan la impresión de una estructura que tiene cierta fluidez u ondulación regular.

Estas observaciones, no hacen más que dar algunas pautas para el desarrollo de futuras investigaciones. La nueva técnica a nuestro alcance, es un valioso elemento que puede ser usado para una mejor caracterización de las hojas fósiles, alcanzando niveles nuevos, que descubren un verdadero microcosmos en una simple célula epidérmica.

BIBLIOGRAFIA

- ALVIN, K. L. 1970. *The study of fossil leaves by Scanning Electron Microscopy*. Proc. 3 Annual Scan. El. Micr. Symp., págs. 123-128.
- ARCHANGELSKY, S. 1963. *A new Mesozoic Flora from Ticó, Santa Cruz Province, Argentina*. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geology 8: 45-92, 12 ls.
- 1965. *Dos nuevas localidades con plantas fósiles del Baqueroense (Cretácico inferior) de la provincia Santa Cruz*. Rev. Mus. La Plata ns. Pal. 4: 247-257.
- 1966. *New Gymnosperms from the Ticó Flora, Santa Cruz Province, Argentina*. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geology 13: 259-295, 8 láms.
- 1967. *Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. 3. Seis especies del género "Sphenopteris"*. Ameghiniana 5: 149-157.
- 1967. *Estudio de la Formación Baqueró, Cretácico inferior de Santa Cruz, Argentina*. Rev. Mus. La Plata, n.s. Pal. 5: 65-171, 8 láms.

- ARCHANGELSKY, S. y BALDONI, A. 1972. "Dictyozamites cazaubonii" nom. nov. para "Dictyozamites hallei" Cazaubon, non Sahni et Rao. *Ameghiniana* 9: 91.
- BARNARD, P. D. W. 1965. *Flora of the Shemshak Formation. 1. Liassic plants from Dorud*. Riv. Ital. Paleont. 71: 1123-1168, 5 láms.
- BONETTI, M. I. R. 1963. *Florula mesojurásica de la zona de Taquetrén (Cañadón del Zaino) Chubut*. Rev. Mus. Arg. Cs. Ns. "B. Rivadavia" Paleont. 1 (2): 23-43, 7 láms.
- BOSE, M. N. y DEV, S. 1957. *A new species of "Ptilophyllum" from Bansa, South Rewa Gondwana Basin*. The Palaeobotanist 6, N° 1: 12-15, 1 lám.
- BOULTER, M. C. 1970. *Lignified guard cell thickenings in the leaves of some modern and fossil species of Taxodiaceae (Gymnospermae)*. Biol. y Liun. Soc. 2: 41-46.
- CAZAUZÓN, A. J. 1947. *Una nueva florula Jurásica en el Cordón de Esquel en el Chubut Meridional*. Rev. de la Soc. Geol. Argentina, 2 (1): 41-58, 2 láms.
- CHARRIER, G. R. y LAHSEN, A. A. 1968. *Contribution a l'étude de la limite cretacée tertiaire de la Province de Magellan extrême sud du Chili*. Rev. Micropaleontologie, 11 (2): 111-120, 1 lám.
- DOLUDENKO, M. P. y SVANIDZE, I. 1969. *The Late Jurassic flora of Georgia*. Ac. Science. URSS 178: 5-117, 81 láms.
- DOUGLAS, J. G. 1969. *The Mesozoic floras of Victoria. (Parts 1 and 2)*. Geol. Surv. Victoria (Memoir 28): 1-310, 52 láms.
- FEISTMANTEL, O. 1879. *Fossil Flora of Some Outliers on the Madras Coast*. Foss. Fl. Gond. Syst. 1 (4).
- FERUGLIO, E. 1951. *Piante del Mesozoico della Patagonia*. Publ. Ist. Geol. Univ. Torino Fasc. 1: 35-80, 3 láms.
- FLORIN, R. 1933. *Studien Über die Cycadales des Mesozoikums*. Kungl. Sv. Vet. Hand. 3 Ser. 12 (5): 1-134, 16 tab.
- FRENGUELLI, J. 1935. "Ptilophyllum hislopi" (Oldham) en los "Mayer River Beds" del lago San Martín. Not. Mus. La Plata 1: 71-83.
- 1950. *Addenda a la Flora del Gondwana Superior en la Argentina*. Rev. As. Geol. Argentina 5: 26-29, fig. 5.
- GONZÁLEZ, P. E. y colaboradores. 1965. *La cuenca petrolífera de Magallanes*. Rev. Minerale, N° 91: 1-15.
- GROEBER, P. F. C.; STIPANICIC, P. N. y MINGRAMM, A. R. G. 1953. *Jurásico, en Groeber, P. F. C. et al. Mesozoico, en Geografía de la República Argentina*. Soc. Arg. Geogr. GAEA, 2 (1).
- HALLE, T. G. 1913. *The Mesozoic Flora of Graham Land, en Nordenskjöld, O. Wiss. Ergeb. Schwed. Sudapolar. Exp. 1901-03.3 (14): 1-123, 9 láms.*
- HARRIS, T. M. 1932. *The Fossil Flora of Scoresby Sound, East Greenland pt. 2*. Med. Gronl. Kom. Vid. Und. Gronl. 85 5: 1-133, 19 ls.
- 1969. *The Yorkshire Jurassic flora. III. Bennettitales*. British Museum (N.H.). Publicación N° 675: 1-186, 7 láms.
- HARRIS, T. M. y REST, J. A. 1965. *The flora of the Brora Coal*. Geol. Mag. 103: 101-109.

- HERBST, R. 1964. *La flora liásica de la zona del Río Atuel. Mendoza, Argentina.* Rev. Asoc. Geol. Arg. 19: 108-131, 4 ls.
- 1968. *Las floras liásicas argentinas, con consideraciones estratigráficas.* III Jorn. Geol. Arg. C. Rivadavia, Chubut, 1966, vol. I.
- JACOB, K. y JACOB, CH. 1954. *Cuticular study of Indian "Ptilophyllum" fronds from Catch and Jubbulpore.* Pal. Ind. n.s. 33 (1): 1-35, 10 ls.
- KIMURA, T. 1961. *Mesozoic Plants from the Itoshiro Sub. Group, the Tetori Group, Central Monshu, Japan.* Part. 2. Trans. Proc. Geol. Soc. Japan n.s. N° 41: 21-32, 3 ls.
- KRASILOV, V. A. 1967. *La Flora eocretácica del Primore Sur y su significado para la estratigrafía.* Publ. Ac. Cs. URSS, Secc. Siberiana, Inst. Geol. Lejano Este, págs. 1-364, 93 ls.
- KURTZ, F. 1921. *Atlas de plantas fósiles de la República Argentina.* Act. Acad. Nac. Cs. Córdoba 7: 129-153, 27 ls.
- LUNBLAD, A. B. 1950. *Studies in the Rhaeto-Liassic Floras of Sweden. I. Pteridophyta, Pteridospermae, and Cycadophyta from the mining district of N.W. Scania.* Kungl. Sv. Vet. AK. Hand. 1 (8): 1-82, 13 ls.
- MENÉNDEZ, C. A. 1957. *Florula Jurásica del Bajo de los Baguales en Plaza Huincul, Neuquén.* Acta Geol. Lilloana 1: 315-338, 5 tab.
- 1966. *Fossil Bennettitales from the Ticó Flora, Santa Cruz Province, Argentina.* Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol. 12: 1-42, 19 ls.
- PHILLIPS, J. 1875. *Illustrations of the Geology of Yorkshire: or a description of the strata and organic remains of the Yorkshire Coast.* XVI: 192 págs., 14 ls. York. (no consultado).
- REYMANOWNNA, M. 1963. *The Jurassic Flora from Grojecnear Gracow, in Poland. Part. I.* Acta Palaeobot. 4 (2): 9-48, lám. 9.
- SAHNI, B. y RAO, A. R. 1931. *On some Jurassic plants from the Rajmahal Hills.* J. y Proc. Asiatic Soc. of Bengal n.s. 27 (2): 183-208, 6 ls.
- SEWARD, A. C. 1900. *Catalogue of the Mesozoic plants in the Department of Geology, British Museum (Natural History). The Jurassic Flora. I. The Yorkshire coast.* Págs. I-XII, 1-341, 21 ls. London.
- 1917. *Fossil Plants. Vol. III. "Pteridospermae", "Cycadofilices", "Cordaitales", "Cycadophyta".* Págs. I-XVIII, 1-656.
- SHARMA, B. D. 1967. *Investigations on the Jurassic flora of Rajmahal Hills, India. 3. A review of the genus "Ptilophyllum" of Morris, with description of two new species from Amarjola in the Rajmahal Hill.* Palaeontographica B. 120: 139-150, 2 ls.
- STIPANICIC, P. N. y BONETTI, M. I. R. 1970. *Posiciones estratigráficas y edades de las principales floras Jurásicas argentinas. II. Floras doggerianas y málmicas.* Ameghiniana 7: 101-118.
- THOMAS, H. H. 1930. *Further observations on the cuticle structure of Mesozoic Cycadean fronds.* Journ. Linn. Soc. 48: 389-415, 2 tab.
- THOMAS, H. H. y BANCROFT, N. 1913. *On the Cuticles of some Recent and Fossil Cycadean Fronds.* Trans. Linn. Soc. London. 2n. Ser. Bot. VIII, part. 5: 155-204, 4 ls.

- VAJRAMEIEV, V. A. 1964. *Jurassic and Early Cretaceous Floras of Eurasia and the Paleofloristic Provinces of this period*. Trans. Geol. Inst. Ac. Cs. URSS 102: 1-263.
- VISHNU-MITRE. 1956. *Studies on the Fossil Flora of Nipania, Rajmahal Series, India. Bennettiales*. Paleob. 5 (2).
- YOKOYAMA, M. 1889. *Jurassic Plants from Kaga, Hida and Echizen*. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan 3 (1): 1-89, 14 ls.

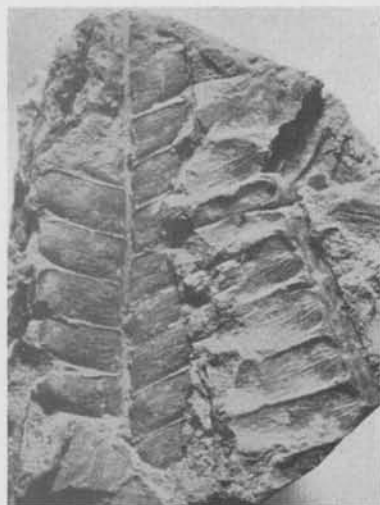
LAMINA I

Fig. 1. — *Dictyozamites minusculus* Menéndez. LP Pb 5.438. × 2.

Fig. 2. — *Otozamites waltonii* n. sp. LP Pb 5.029. × 1.

Fig. 3. — *Dictyozamites latifolius* Menéndez. LP Pb 7.488. × 1.

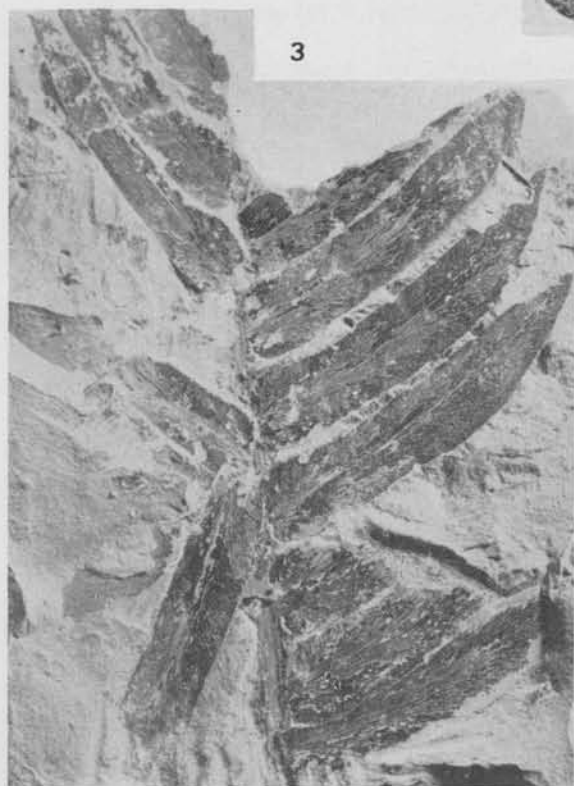
Fig. 4. — *Dictyozamites areolatus* n. sp. LP Pb 6.581 (holotipo). × 1.



1



2



3



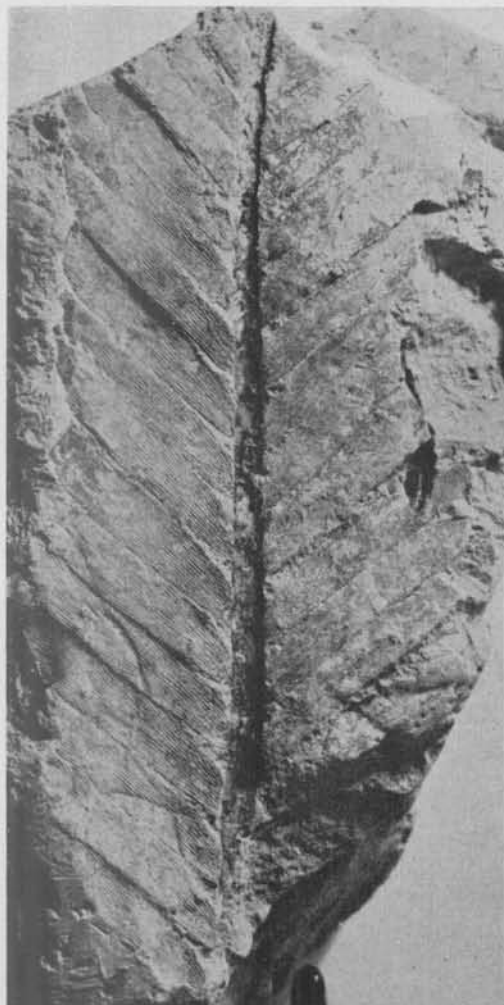
4

LAMINA II

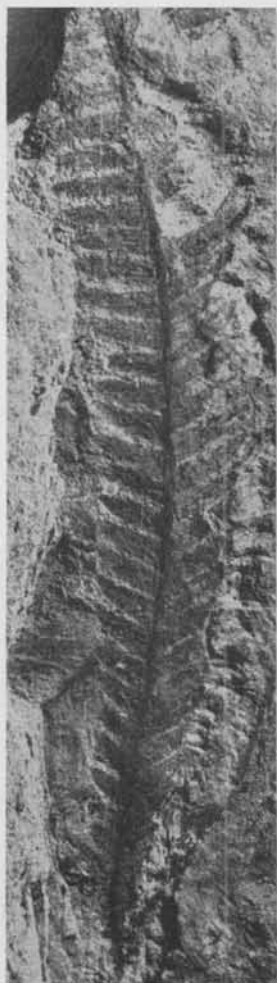
Fig. 1. — *Zamites decurrens* Menéndez LP Pb 5.422. \times 1.

Fig. 2. — *Otozamites waltonii* n. sp. LP Pb 5.127 (holotipo) \times 1.

Fig. 3. — *Zamites grandis* (Menéndez) nov. comb. LP Pb 5.155 \times 1.



1



2



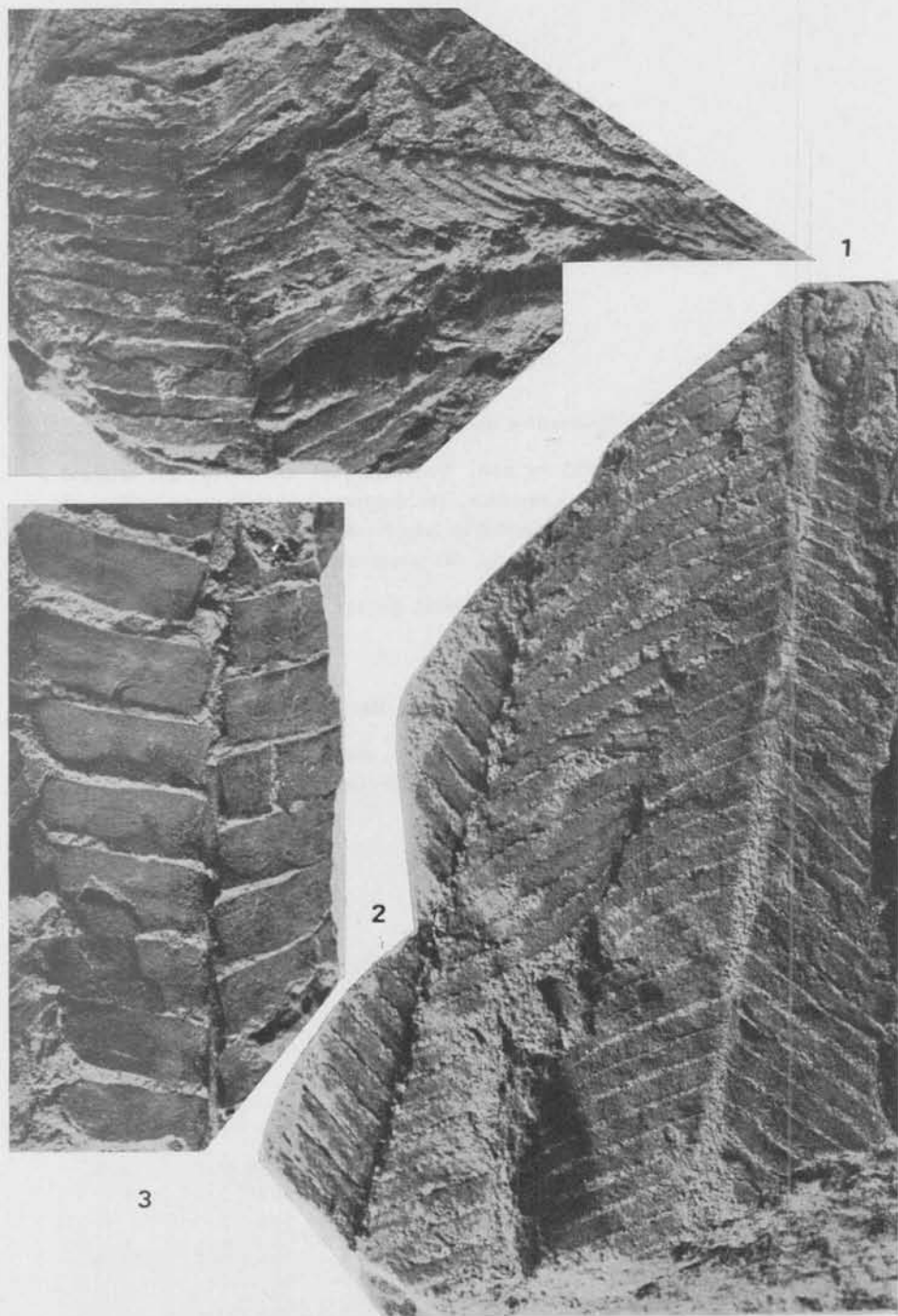
3

LAMINA III

Ptilophyllum antarcticum (Halle) Seward.

Figs. 1 y 2. — LP Pb 5.226. \times 1. Ambas fotografías corresponden a partes de una misma pieza, mostrando la variación morfológica de los folíolos.

Fig. 3. — *Otozamites parviauriculata* Menéndez LP Pb 5.524. \times 1.



LAMINA IV

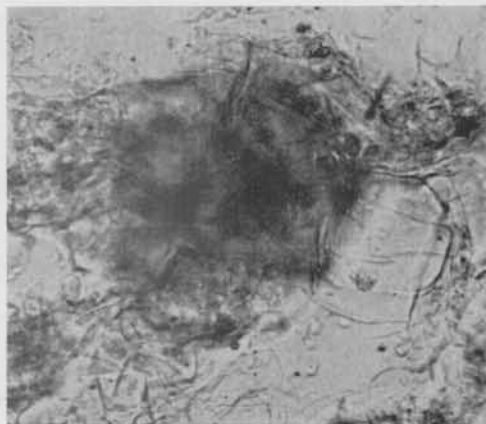
Dictyozamites minusculus Menéndez

Figs. 1, 2, 3. — P. m. 893 \times 650. Tres enfoques sucesivos del aparato estomático. Enfoque superior, (1) mostrando papilas que rodean la cavidad epistomática, enfoque medio (2) mostrando contorno de la cavidad y enfoque profundo, (3) mostrando el estoma sindetocélico.

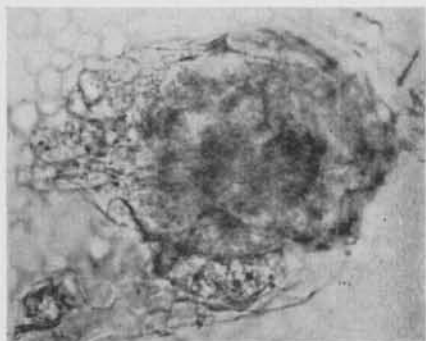
Fig. 4. — Pm 893 \times 300. Aspecto general de las células epidérmicas en la cutícula superior.

Dictyozamites latifolius Menéndez

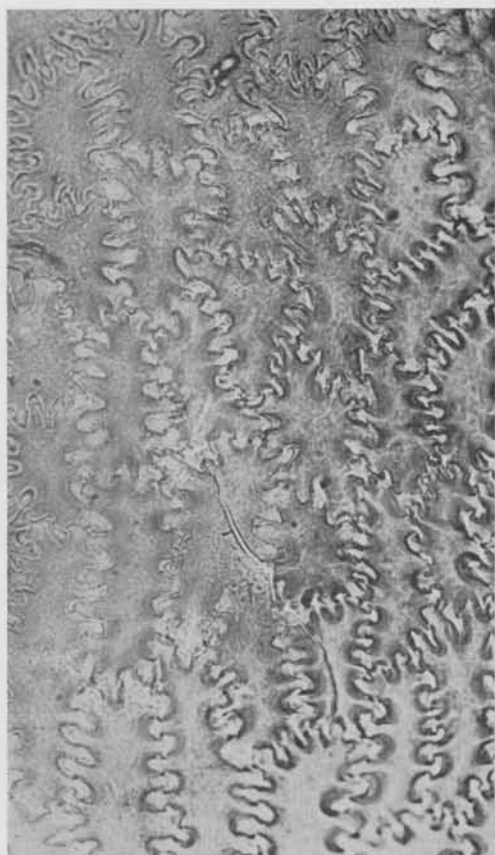
Fig. 5. — P. m. 878 \times 450. Cutícula inferior mostrando algunos estomas y una base de pelo en la región polar de uno de ellos.



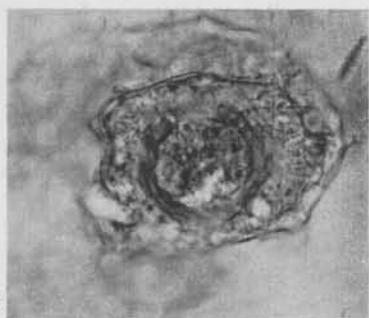
1



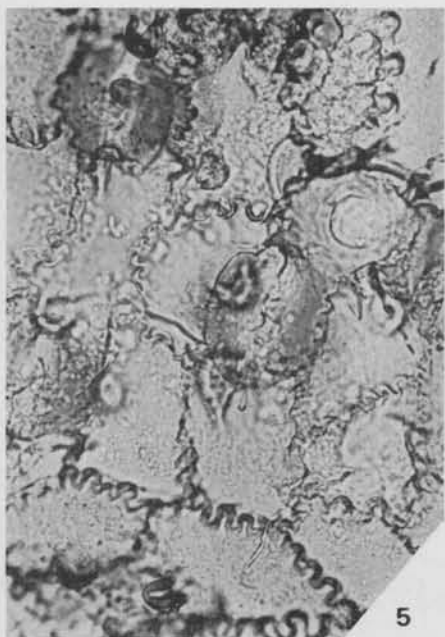
2



4



3



5

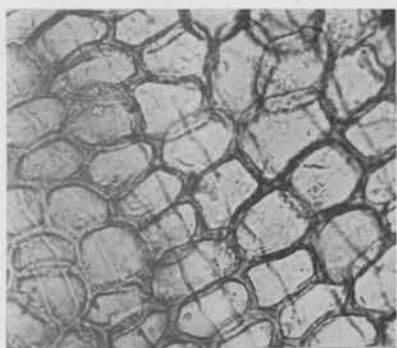
LAMINA V

Dictyozamites latifolius Menéndez

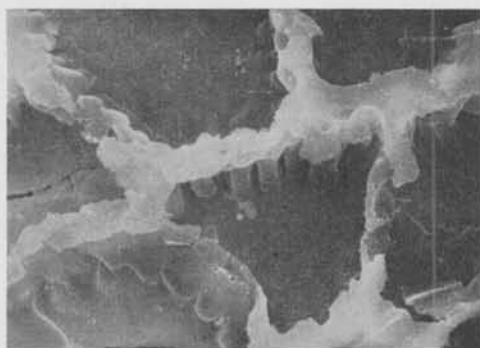
- Fig. 1. — Cutícula del raquis. Vista por transparencia. P. m. 879 \times 300.
- Figs. 2, 3. — Cutícula del raquis, vista interna (M. E. B.) en dos aumentos (660 \times y 2.000 \times) respectivamente, mostrando detalles de las sinuosidades columnares de las paredes anticlinales. P. m. 900.
- Fig. 4. — Vista externa con M. E. B. de la boca del aparato estomático, con papilas obturantes. P. m. 900 \times 2.000.
- Fig. 5. — Vista interna de un estoma, mostrando las células anexas y las papilias (M. E. B.) P. m. 900 \times 850.

Dictyozamites areolatus n. sp.

- Fig. 6. — Vista interna (M. E. B) de un aparato estomático mostrando células anexas y papilias. P. m. 904 \times 500.



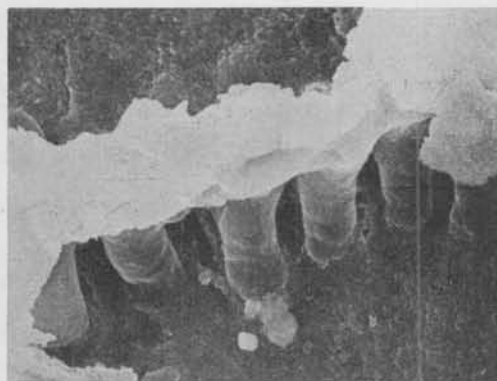
1



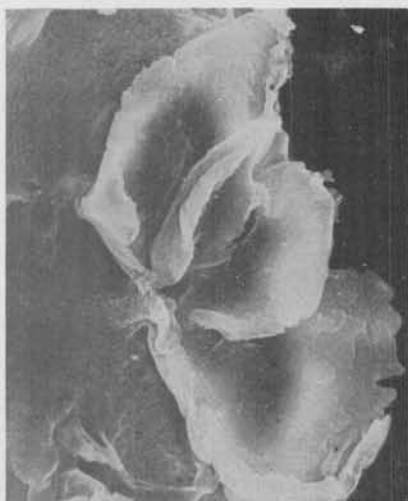
2



4



3



5

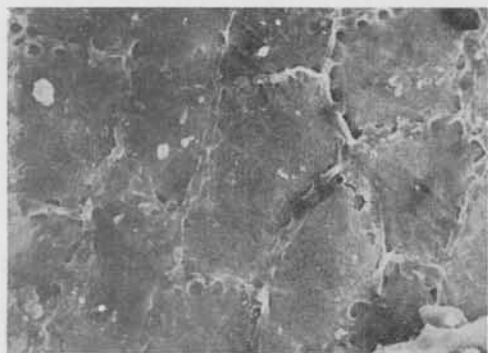


6

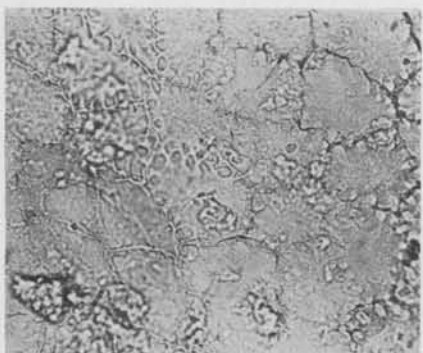
LAMINA VI

Dictyozamites areolatus n. sp.

- Fig. 1. — Aspecto general de células epidérmicas en la cutícula inferior, vista interna (M. E. B.). P. m. 904 × 400.
- Fig. 2. — Aspecto general cutícula superior P. m. 876 × 300.
- Fig. 3. — Aspecto general de cutícula inferior (M. E. B.). P. m. 904 × 140.
- Fig. 4. — Detalle de las aréolas en las paredes anticlinales de la cutícula inferior, vista interna (M. E. B.). P. m. 904 × 140.
- Fig. 5. — Estoma (visto por transparencia). P. m. 875 × 400.
- Fig. 6. — Estoma, vista interna (M. E. B.). P. m. 904 × 2.000.



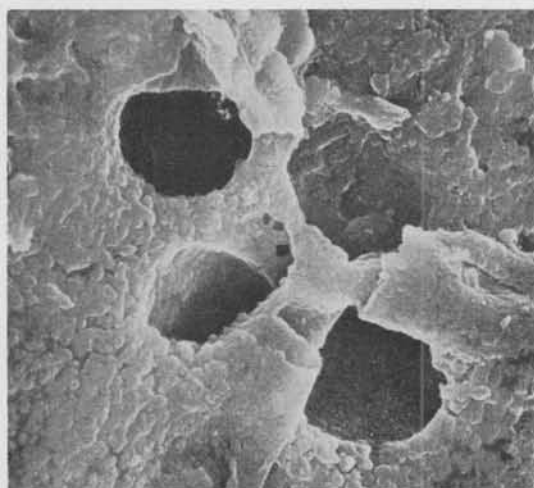
1



2



3



4



5



6

LAMINA VII

Dictyozamites areolatus n. sp.

Figs. 1, 2. — Estoma, vista interna. Papilias ($\times 2.000$) y detalle de papilas obturantes ($\times 13.000$), vistas con el M. E. B. P. m. 904.

Otozamites parviauriculata Menéndez

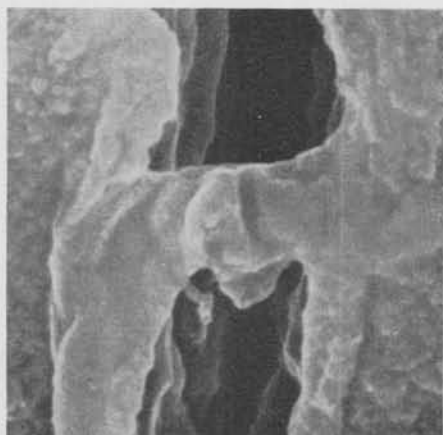
Fig. 3. — Vista externa de la boca del aparato estomático mostrando papilas obturantes (M. E. B.). P. m. 899 $\times 1.000$.

Figs. 4, 5. — Vista interna del aparato estomático ($\times 650$) y detalle de papilias ($\times 2.000$) que llevan una papila obturante (M. E. B.). P. m. 899.

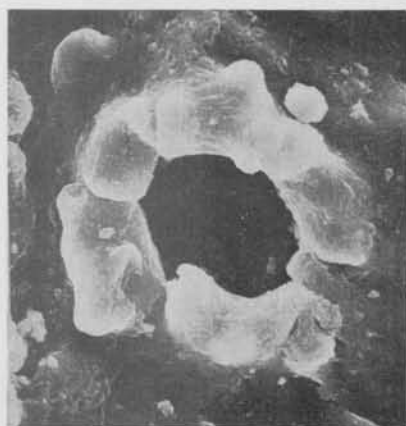
Fig. 6. — Estoma (visto por transparencia). P. m. 864 $\times 430$.



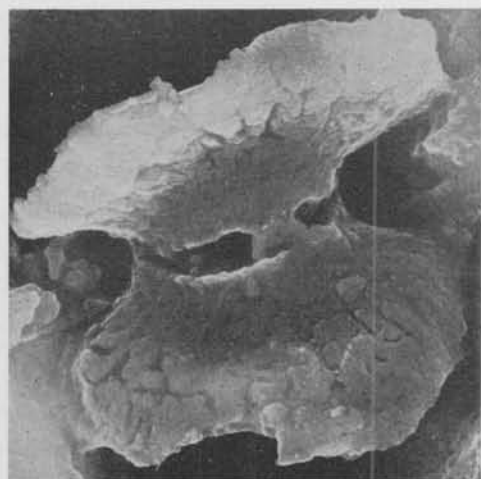
1



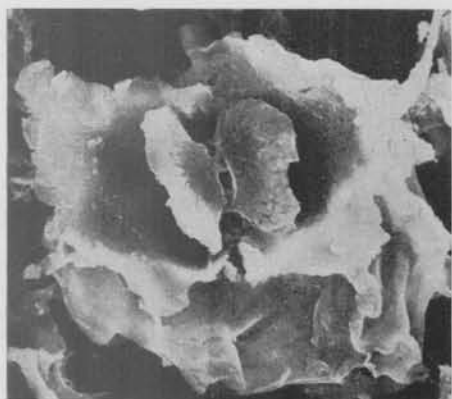
2



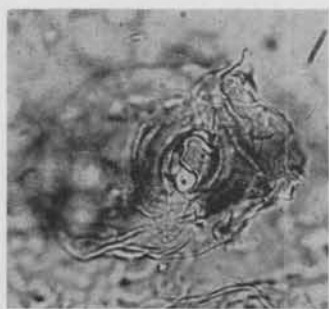
3



5



4

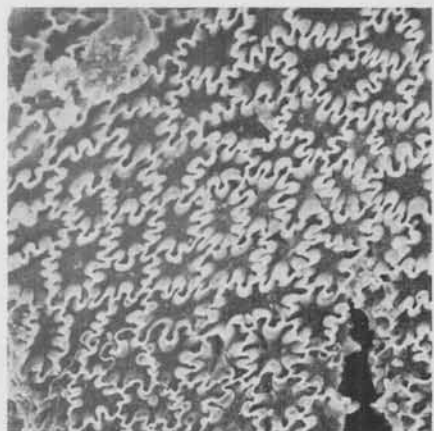


6

LAMINA VIII

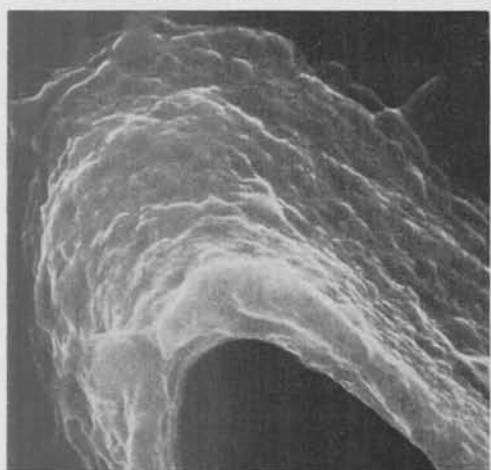
Otozamites parviauriculata Menéndez

- Fig. 1. — Vista interna de la cutícula superior (M. E. B.). P. m. 899 \times 200.
- Figs. 2, 3. — Detalles sucesivos (\times 2.000, \times 6.700) de las paredes anticlinales de las células epidérmicas de la cutícula superior en vista interna (M. E. B.). P. m. 899.
- Fig. 4. — Cutícula inferior en vista externa (M. E. B.) mostrando distintos tipos de papilas. P. m. 899 \times 1.000.
- Fig. 5. — Cutícula inferior en vista externa (M. E. B.) mostrando una base de tricoma. P. m. 899 \times 2.000.
- Fig. 6. — Cutícula inferior en vista externa (M. E. B.) mostrando el detalle de una papila globosa. P. m. 899 \times 6.700.

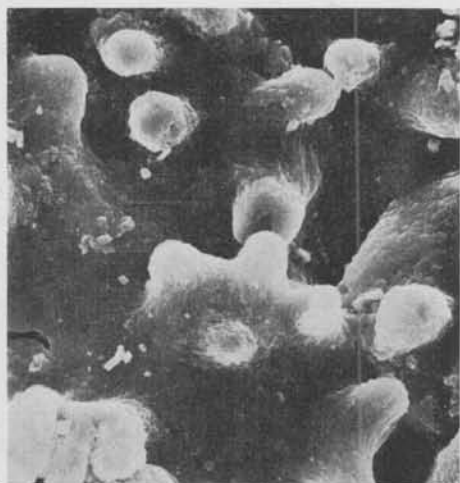


1

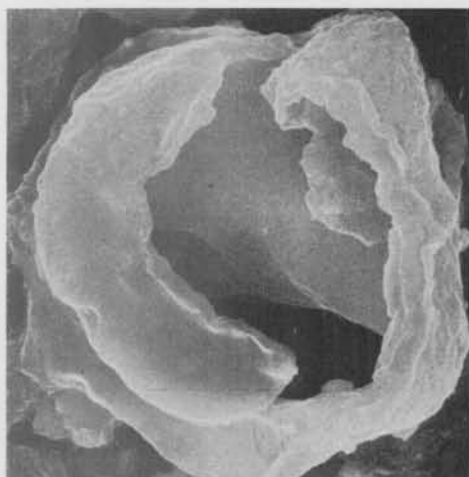
2



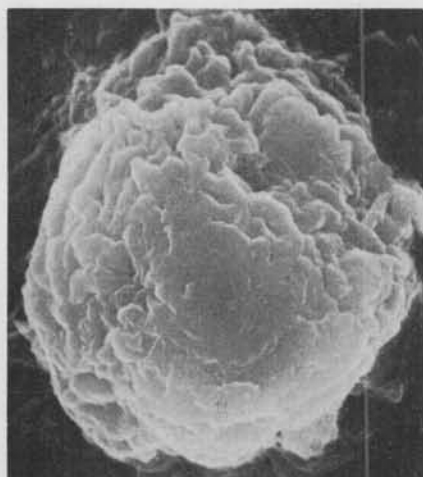
3



4



5



6

LAMINA IX

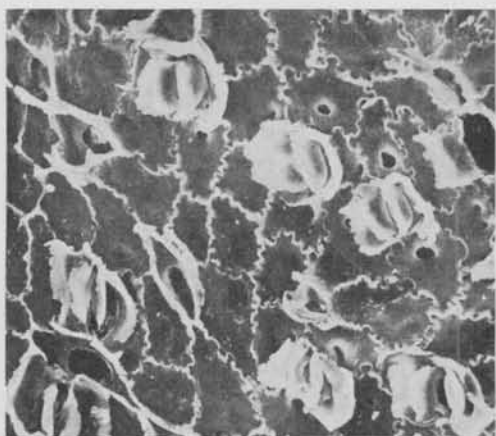
Otozamites waltonii n. sp.

- Fig. 1. — Vista externa (M. E. B.) de la cutícula inferior mostrando la boca del aparato estomático y fuertes papilas en la región polar \times 660.
- Fig. 2. — Vista interna de la cutícula inferior mostrando disposición de estomas \times 200.
- Fig. 3. — Vista interna mostrando el detalle de las paredes anticlinales y la microgranulación de las paredes periclinales. \times 2.000.
- Fig. 4. — Vista interna cutícula inferior mostrando dos estomas. \times 670.
- Fig. 5. — Vista interna de un aparato estomático mostrando una célula anexa adicional \times 830.
- Fig. 6. — Vista interna cutícula inferior mostrando parte de un aparato estomático. Se notan engrosamientos cuticulares en forma de trabéculas que unen la célula anexa con la pared periclinal de una célula epidérmica \times

Todas las fotos con M. E. B., P. m. 905.



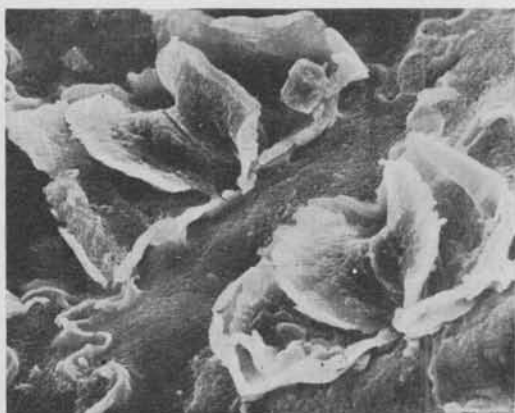
1



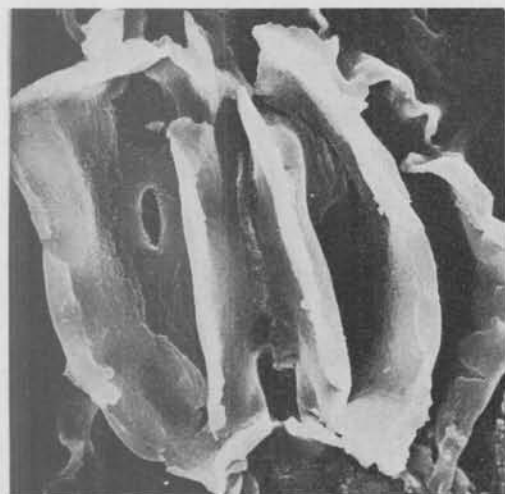
2



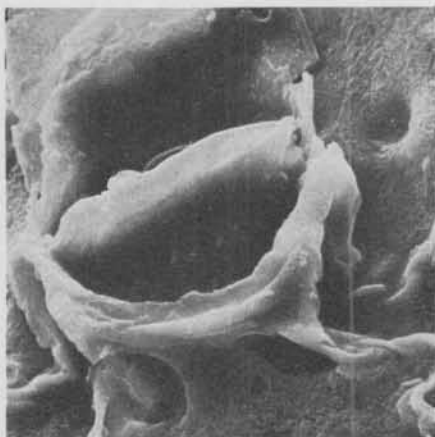
3



4



5

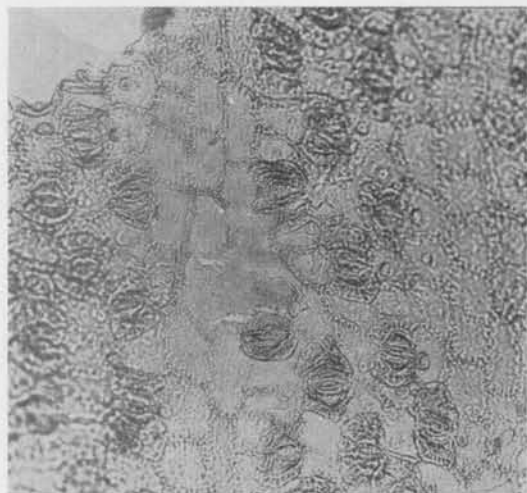


6

LAMINA X

Otozamites waltonii n. sp.

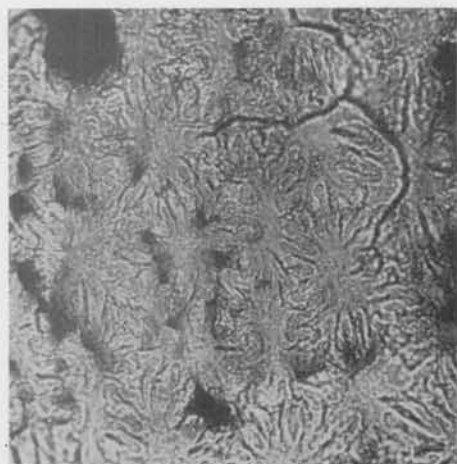
- Fig. 1. — Cutícula inferior aspecto general. P. m. 851 \times 110.
- Fig. 2. — Cutícula del raquis mostrando una zona traumática. P. m. 874 \times 110.
- Fig. 3. — Aspecto general de la cutícula superior. P. m. 854 \times 300.
- Fig. 4. — Estoma mostrando papilas obturantes. P. m. 872 \times 600.
- Fig. 5. — Estoma mostrando contornos de los polos de las células de cierre. P. m. 872 \times 600.



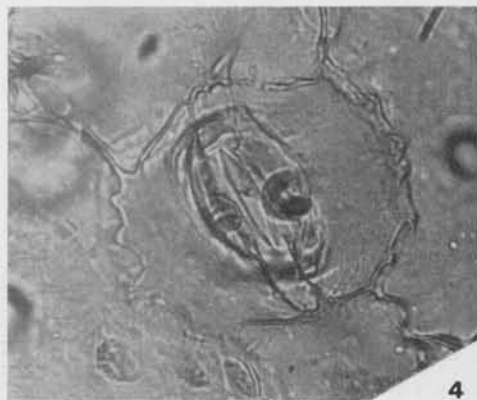
1



2



3



4



5

LAMINA XI

Zamites decurrens Menéndez

Fig. 1. — Vista interna de la cutícula superior \times 170.

Fig. 2. — Vista interna de la cutícula del raquis. \times 400.

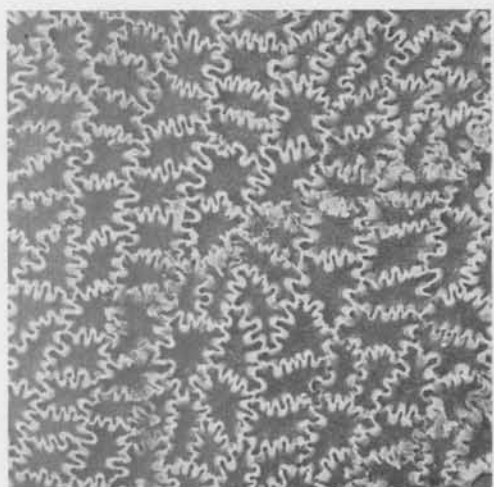
Fig. 3. — Vista externa de la cutícula inferior mostrando dos áreas longitudinales deprimidas y tres sectores salientes, que comprenden a las venas \times 70.

Fig. 4. — Detalle de la anterior, mostrando las formaciones de papilas epidérmicas entre las venas, y las células globosas sobre las venas con una base de pelo. \times 270.

Fig. 5. — Detalle de una base de pelo (vista externa). \times 1.350.

Fig. 6. — Vista externa de la boca de un aparato estomático rodeada por papilas. \times 1.000.

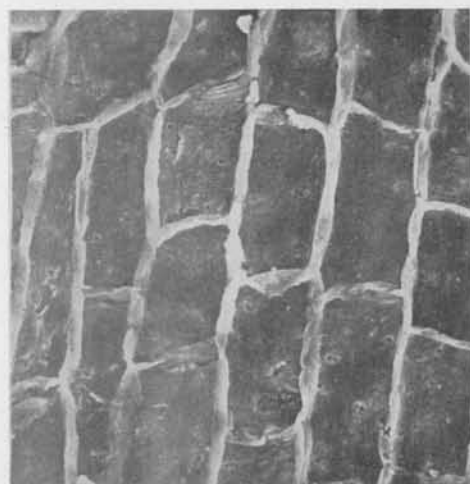
Todas, P. m. 912, vistas en M. E. B.



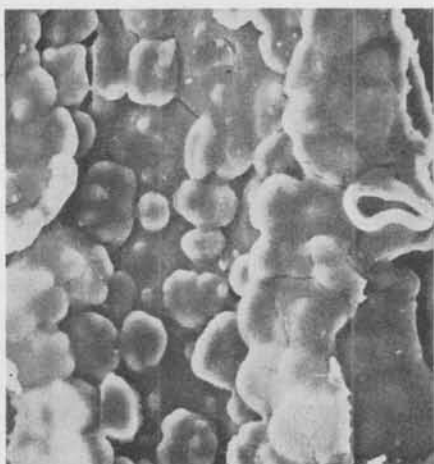
1



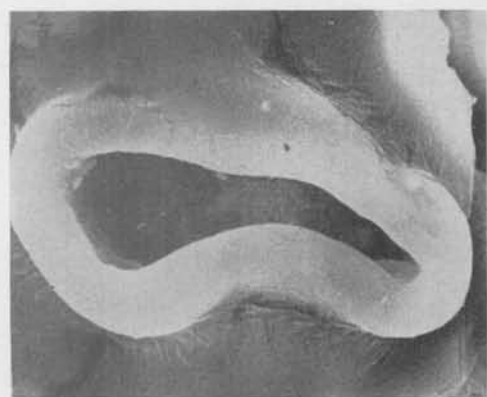
3



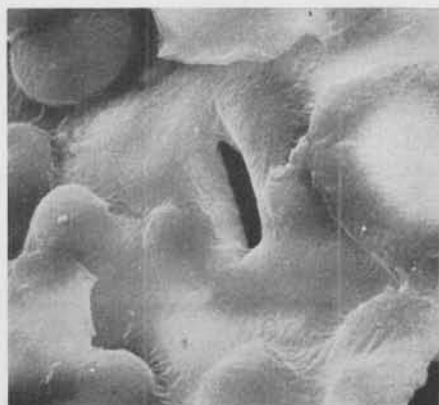
2



4



5

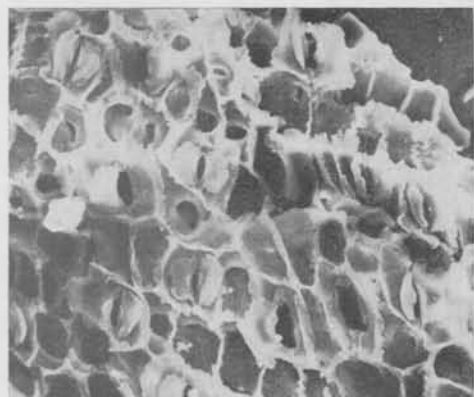


6

LAMINA XII

Zamites decurrens Menéndez

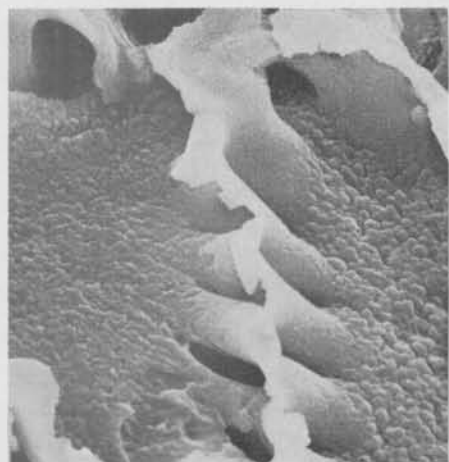
- Fig. 1. — Vista interna cutícula inferior \times 200.
- Fig. 2. — Vista interna de varias células globosas ubicadas sobre las venas \times 670.
- Fig. 3. — Vista interna de un aparato estomático mostrando el desarrollo de las papilas, sus engrosamientos en la boca del estoma y las células epidérmicas circundantes; las oquedades corresponden a las papilas huecas \times 670.
- Fig. 4. — Vista interna de la cutícula superior mostrando paredes anticlinales sinuosas y periclinales \times 2.000.
- Fig. 5. — Detalle del anterior, mostrando la microescultura de pared anticlinal y periclinal; nótese la diferencia en compacidad y tamaño de los microgránulos en ambas paredes \times 6.700.
- Fig. 6. — Detalle de los microgránulos en las paredes periclinales. \times 13.400.
Todos P. m. 912. Vistos en M. E. B.



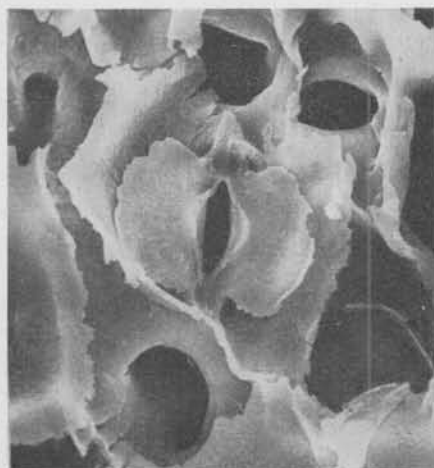
1



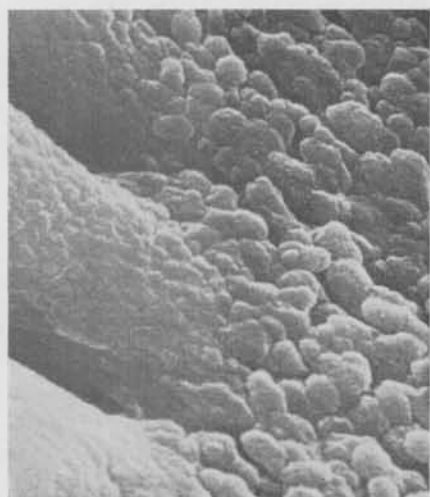
2



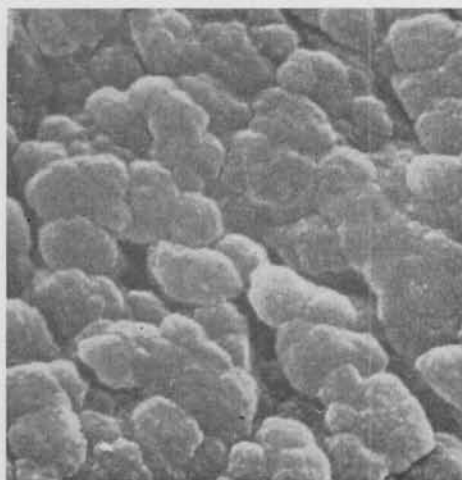
4



3



5



6

LAMINA XIII

Zamites grandis (Menéndez) nov. comb.

Figs. 1, 2. — Dos enfoques distintos del mismo sector estomático en la cutícula inferior. P. m. 859 \times 600.

Fig. 3. — Cutícula del raquis. P. m. 761. \times 300.

Fig. 4. — Detalle de un tricoma compuesto P. m. 861 \times 600.

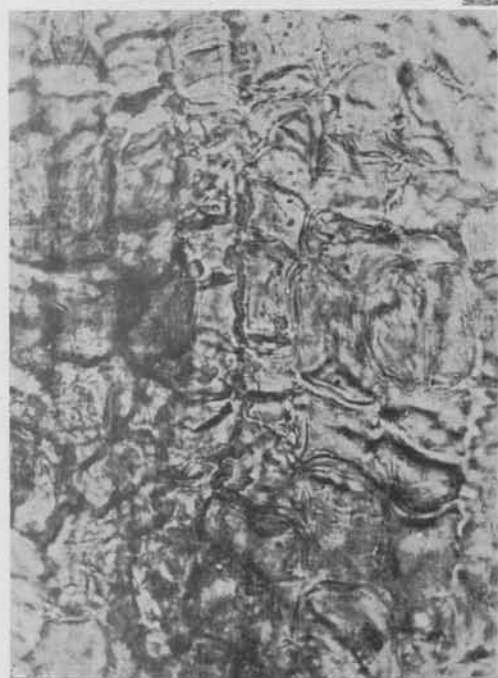
Fig. 5. — Detalle de un pelo unicelular y su inserción. P. m. 861 \times 600.



1



2



3



4

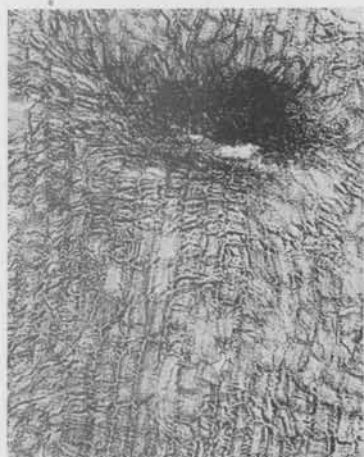


5

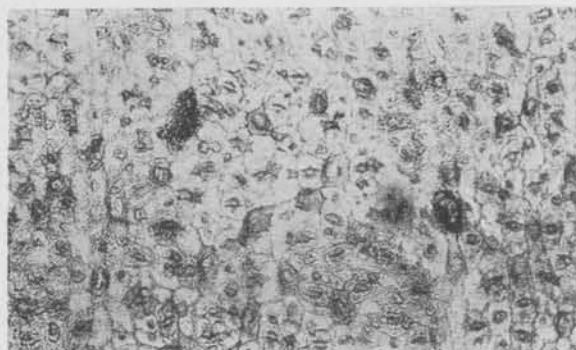
LAMINA XIV

Ptilophyllum antarcticum (Halle) Seward

- Fig. 1. — Cutícula del raquis mostrando una zona traumática. P. m. 868 \times 80.
- Fig. 2. — Cutícula del raquis mostrando células hipodérmicas cutinizadas. P. m. 868 \times 300.
- Fig. 3. — Aspecto general de la cutícula inferior. P. m. 869 \times 80.
- Fig. 4. — Vista interna de la cutícula inferior (M. E. B.) mostrando un aparato estomático vinculado a una base de pelo. P. m. 907 \times 670.
- Fig. 5. — Vista externa de un aparato estomático (M. E. B.) mostrando las células anexas engrosadas y fuertes papilas obturantes en la boca. P. m. 907 \times 950.
- Fig. 6. — Varios estomas vistos por transparencia. P. m. 869 \times 410.
- Fig. 7. — Detalle de una papila compuesta; vista externa en la cutícula inferior. (M. E. B.). P. m. 907 \times 2.700.



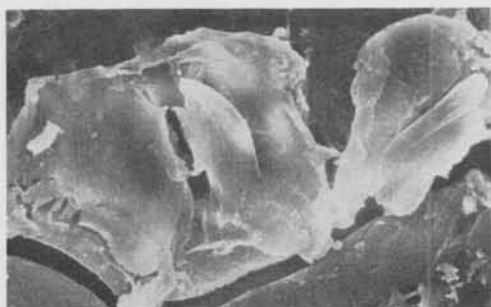
1



3



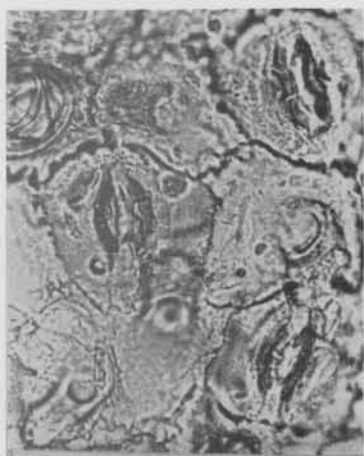
2



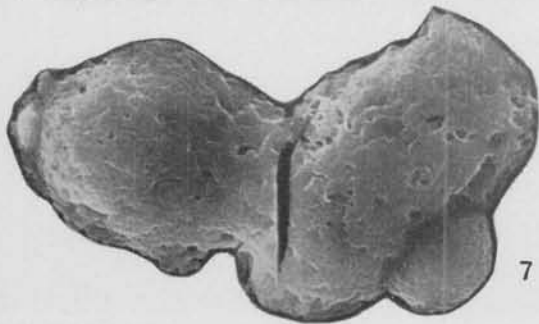
4



5



6



7

LAMINA XV

Pterophyllum trichomatosum n. sp.

Fig. 1. — Holotipo, LP Pb 5.202. Tamaño natural.

Fig. 2. — LP Pm 5.196. Tamaño natural.

Fig. 3. — Aspecto general de la cutícula inferior con papilas y células epidérmicas más elongadas sobre las venas. P. m. 887 \times 110.

Fig. 4. — Aspecto general de la cutícula superior, con una base de tricoma. P. m. 891 \times 300.

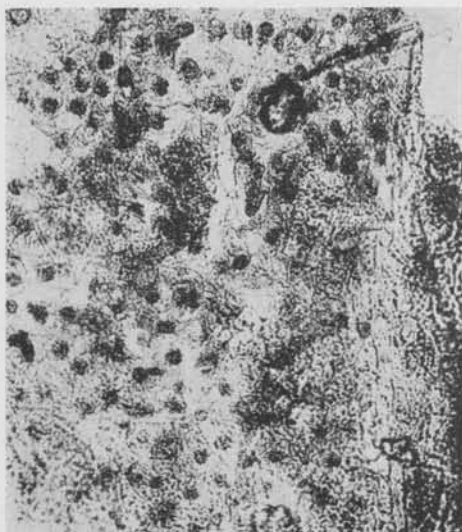
Fig. 5. — Pelo unicelular, globoso. P. m. 887 \times 650.



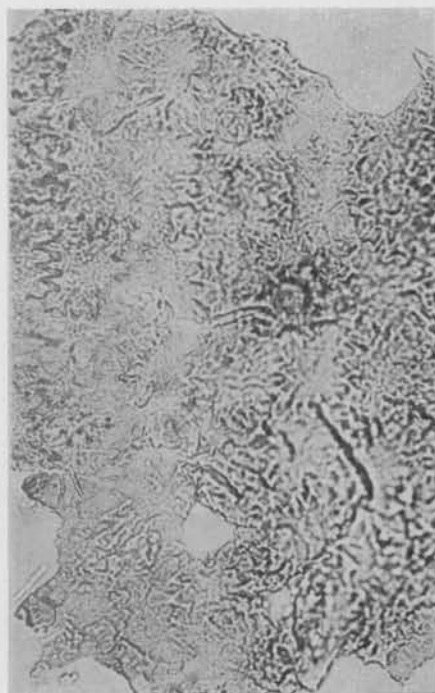
1



2



3



4



5

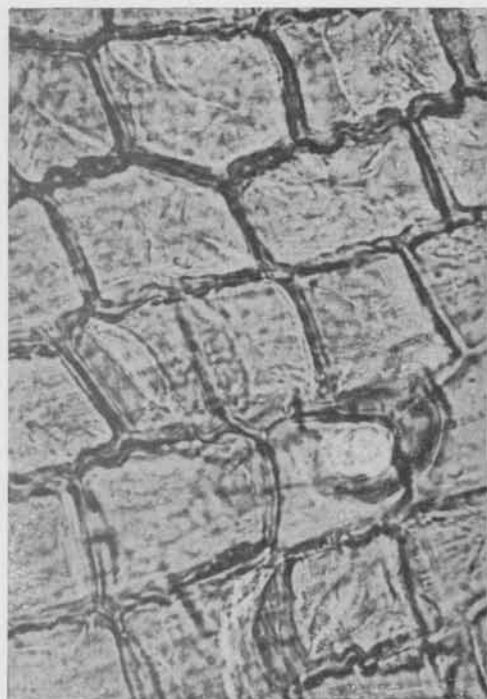
LAMINA XVI

Pterophyllum trichomatosum n. sp.

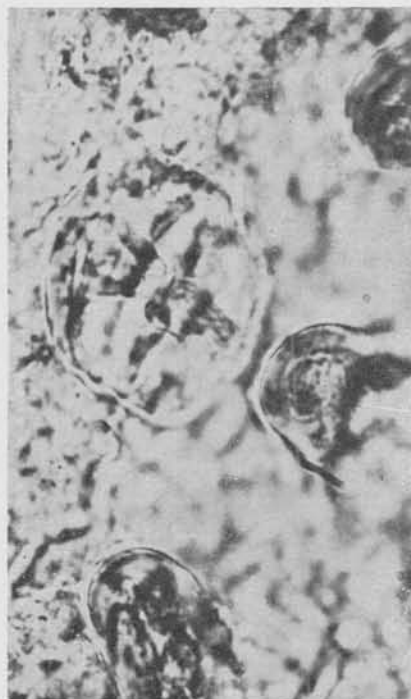
Fig. 1. — Cutícula del raquis. P. m. 888 \times 650.

Fig. 2. — Detalle de un estoma rodeado por papilas. P. m. 889 \times 1100.

Figs. 3, 4. — Dos enfoques de una zona estomatífera. P. m. 888 \times 650.

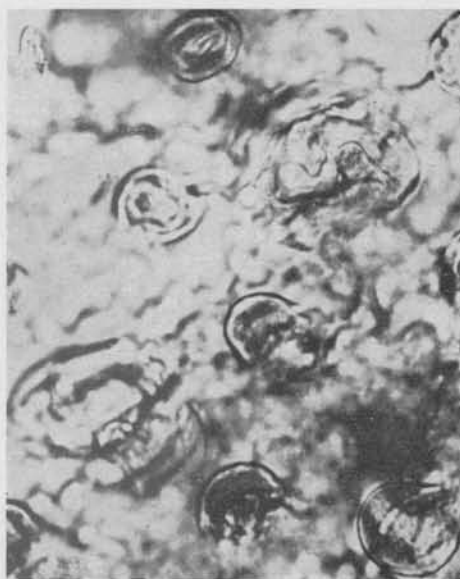


1



2

3



4