

ESTUDIO CUTICULAR COMPARADO DE NUEVAS CYCADALES DE LA FORMACIÓN BAQUERÓ (CRETÁCICO INFERIOR), PROVINCIA DE SANTA CRUZ, ARGENTINA

Liliana VILLAR DE SEOANE

CONICET. División Paleobotánica, Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Av. A. Gallardo 470, (1405), Buenos Aires, Argentina.

Villar de Seoane, L. 1997. Estudio cuticular comparado de nuevas Cycadales de la Formación Baqueró (Cretácico Inferior), provincia de Santa Cruz, Argentina. [Comparative cuticle study of new Cycadales from the Baqueró Formation (Lower Cretaceous), Santa Cruz Province, Argentina]. *Revista Española de Paleontología*, 12 (1), 129-140. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Leaf cuticles are studied from the Baqueró Formation (Lower Cretaceous) in Santa Cruz Province, Argentina. Two new species of Cycadales, *Mesosingeria parva* n. sp. and *Sueria elegans* n. sp. are analyzed with light (LM), scanning (SEM) and transmission (TEM) electron microscopy and compared with the extant species *Encephalartos lehmannii* Lehm. Morphological, anatomical and ultrastructural differences among these species are pointed out.

Keywords: Cycadales, cuticles, Baqueró Formation, Santa Cruz Province, Argentina, Cretaceous.

RESUMEN

En la Formación Baqueró (Cretácico Inferior), Provincia de Santa Cruz, Argentina, fueron hallados los restos cuticulares de dos nuevas especies de Cycadales fósiles, *Mesosingeria parva* n. sp. y *Sueria elegans* n. sp. Las mismas fueron analizadas con microscopía óptica, electrónica de barrido (MEB) y electrónica de transmisión (MET), y comparadas con la especie actual *Encephalartos lehmannii* Lehm., reconociendo entre ellas importantes diferencias morfológicas, anatómicas y ultraestructurales.

Palabras clave: Cycadales, cutículas, Formación Baqueró, Provincia de Santa Cruz, Argentina, Cretácico.

INTRODUCCIÓN

El empleo de estudios cuticulares en determinados grupos de plantas vasculares, en particular, dentro de las gimnospermas, es de gran utilidad taxonómica. Florin (1931, 1933), Pant y Nautiyal (1963) y Kerp (1990) entre otros, han enfatizado la importancia que tienen los caracteres epidérmicos en la determinación de taxones pertenecientes a los órdenes Pteridospermales, Cycadales, Bennettitales, Ginkgoales y Coniferales.

Continuando con el análisis de nuevos taxones hallados en la Formación Baqueró (Villar de Seoane, 1996), en el presente trabajo se realiza por primera vez, el estudio anatómico y ultraestructural comparado de hojas pertenecientes a las especies fósiles *Mesosingeria parva* n. sp. y *Sueria elegans* n. sp. y a la especie actual *Encephalartos lehmannii*, las tres del orden Cycadales.

La Formación Baqueró (Cretácico Inferior) se halla ubicada al sur del río Deseado, entre los paralelos 47° - 49° y los meridianos 68° - 69° 30', en la provincia de Santa Cruz (Archangelsky, 1967).

En esta Formación, el orden Cycadales está representado por los géneros *Mesosingeria* Archangelsky (1963 a), *Mesodescolea* Archangelsky (1963 b), *Pseudoctenis* Seward (Archangelsky y Baldoni, 1972), *Ticoa* Archangelsky (1963 b), *Almargemia* Florin (Archangelsky, 1966) y *Sueria* Menéndez (1965), existiendo entre ellos notables diferencias morfológicas, anatómicas y ultraestructurales. El material aquí analizado corresponde a dos nuevas especies, *Mesosingeria parva* n. sp. y *Sueria elegans* n. sp.

En general, las Cycadales fósiles tenían el aspecto de pequeñas palmeras, con hojas enteras o pinnadas y fructificaciones unisexuadas dispuestas apicalmente. Los granos de polen eran monosulcados.

Este grupo tuvo su origen en el Carbonífero Superior y alcanzó su apogeo durante el Mesozoico (Stewart y Rothwell, 1993).

El género *Mesosingeria*, descrito para el Cretácico Inferior de Argentina, se caracterizó por tener hojas bipinnadas con pinnas ovales a lanceoladas e

imparipinnadas (Archangelsky, 1963 a), desconociéndose el aspecto general de la planta.

Las hojas de *Sueria*, género del Cretácico Inferior también de Argentina, fueron descritas por Menéndez (1965) como pertenecientes al tipo *Taeniopteris* Brongniart (1834), con venas secundarias ramificadas. El nombre genérico *Taeniopteris* se usa para improntas de hojas, sin anatomía preservada. Menéndez (1965) utilizó un nuevo nombre genérico debido a que el material tenía preservada su cutícula, la que brindó abundante información anatómica, no reconocida en el género *Taeniopteris*.

Para realizar el estudio comparado se utilizaron las hojas de la especie actual *Encephalartos lehmannii* Lehmann. El género *Encephalartos* está representado por plantas dioicas de tallo corto, sin ramificaciones. Las hojas nacen en una corona en el extremo apical del tallo, los conos masculinos y femeninos son oblongos o subcilíndricos y los granos de polen monosulcados. Existen actualmente unas 52 especies originarias de Africa (Jones, 1993).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los restos vegetales fósiles fueron extraídos de rocas organógenas. Para su limpieza fueron tratados con hipoclorito de sodio diluido, a una temperatura de 60° durante 20 minutos y lavados repetidas veces con agua destilada.

El material actual fue coleccionado en el Jardín Botánico de la Ciudad de Buenos Aires y fijado en glutalaldehído durante 24 horas.

Para su observación al microscopio óptico, las cutículas fósiles y actuales fueron montadas en gelatina-glicerina. Las fotografías fueron obtenidas con un microscopio Leitz Dialux, utilizando películas Kodak T MAX 100.

Para su observación con MEB, los ejemplares fueron montados sobre tacos de bronce cubiertos con cinta adhesiva doble faz y luego se metalizaron con oro-paladio. Se analizaron con un microscopio JEOL T-100 del Servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de La Plata. Para las fotografías se utilizaron películas AGFA APX 100.

Para su observación con MET, las cutículas fueron incluidas en resina de baja viscosidad Spurr. Previamente, el material fue tratado con osmio al 2% durante 2 horas, lavado varias veces con agua destilada durante 30 minutos, deshidratado con la serie de alcoholes al 25%, 50%, 70% 96% y 100% por 15 minutos cada uno, luego incluido en Spurr-acetona 1:3 por 6 horas; Spurr-acetona 1:1 por 16 horas y dos cambios de Spurr puro durante 24 horas; por último, el material fue colocado en moldes de plástico y

dejado durante 48 horas en una estufa con vacío a una temperatura de 70°. Los ejemplares fijados fueron cortados con un ultramicrotomo automático utilizando una cuchilla de diamante. Los cortes ultradelgados fueron montados en grillas de cobre con orificio simple cubierto con Formvar. Las fotografías fueron obtenidas con un microscopio Zeiss EM 109 del Servicio de Microscopía Electrónica de la Cátedra de Biología Celular de la Facultad de Medicina de la Universidad de Buenos Aires, utilizando películas Kodak TP 120.

Para la descripción de la arquitectura foliar, se utilizó la clasificación de Hickey (1974).

Para las descripciones de las paredes externas de las epidermis fósiles y actuales, se utilizó la terminología de Holloway (1982) y Lyshede (1978, 1982).

El material fósil se halla depositado en la Colección Paleobotánica del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" y el material actual se encuentra en la Histoteca de la Cátedra de Anatomía Vegetal de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires.

En el texto se utilizaron las siguientes siglas: LP = Museo de La Plata; BA = Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia"; Pb = Colección Paleobotánica; Pm = Preparado microscópico.

DESCRIPCIONES SISTEMÁTICAS

ORDEN CYCADALES

MATERIAL FOSIL

Género *Mesosingeria* Archangelsky (1963)

Especie tipo: *Mesosingeria coriacea* Archangelsky (1963).

Mesosingeria parva n. sp.

Lám. I, figs. 1-7; Lám. II, figs. 1-4

Derivatio nominis: El epíteto específico alude al tamaño reducido de sus frondes.

Holotipo: LP 6253; LP Pm 237 y BA Pb Pm 217, 218 y 255; BA Pb MEB 45 y 58 ; BA Pb MET 133 y 135.

Localidad tipo: Estancia Bajo Grande, Nivel Fosilífero: *Araucarites* (Archangelsky, 1967).

Diagnosis

Hoja pinnada. Pínnulas alternas y elíptico-angostas, de 1,2 cm de largo y 0,4 cm de ancho, con márgenes

Lámina I

Mesosingeria parva n. sp.: Holotipo. Reglillas: 1 y 2 = 0,5 cm; 3 = 100 µm; 4 y 5 = 10 µm; 6 y 7 = 5 µm.

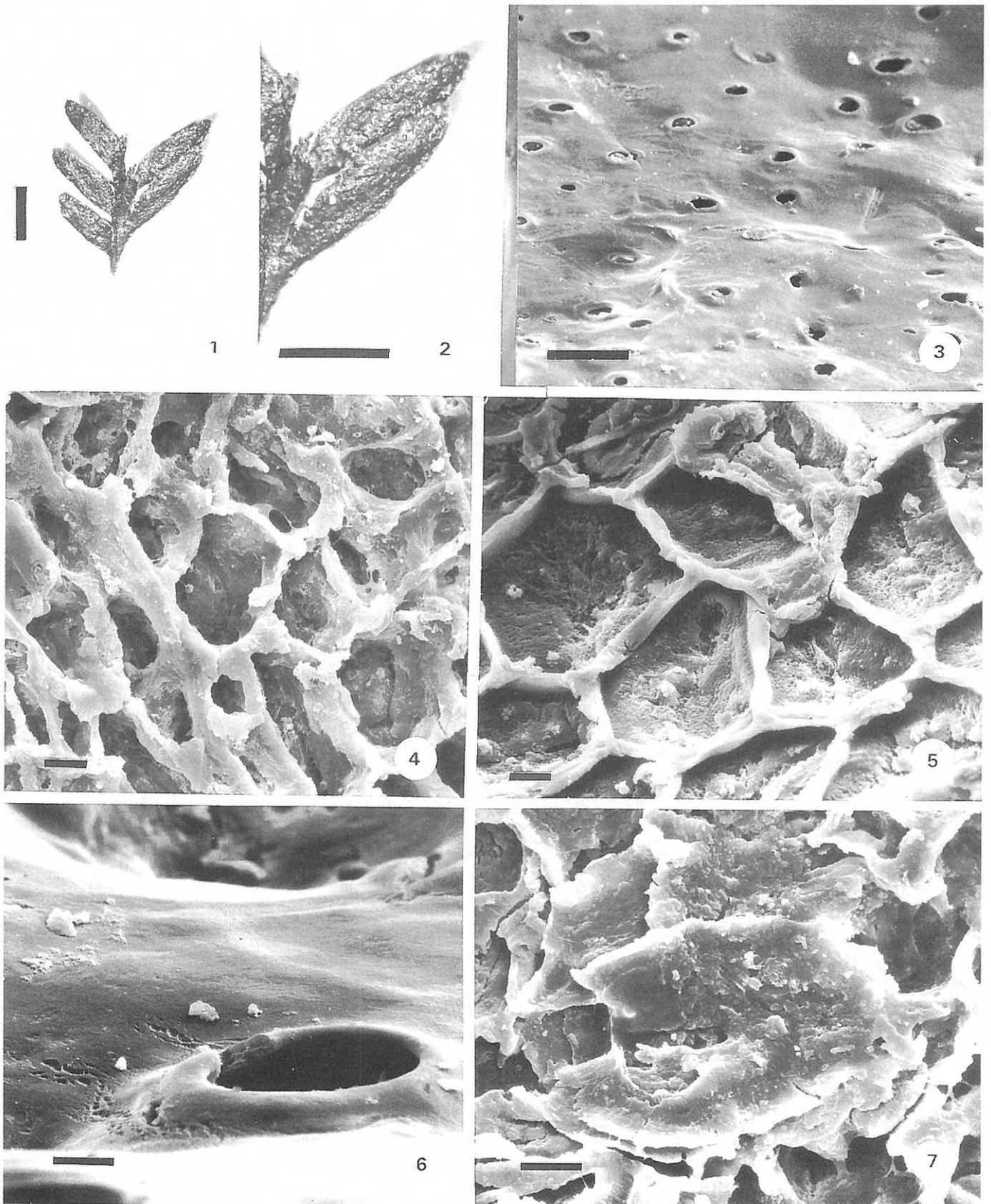
1 Aspecto general.

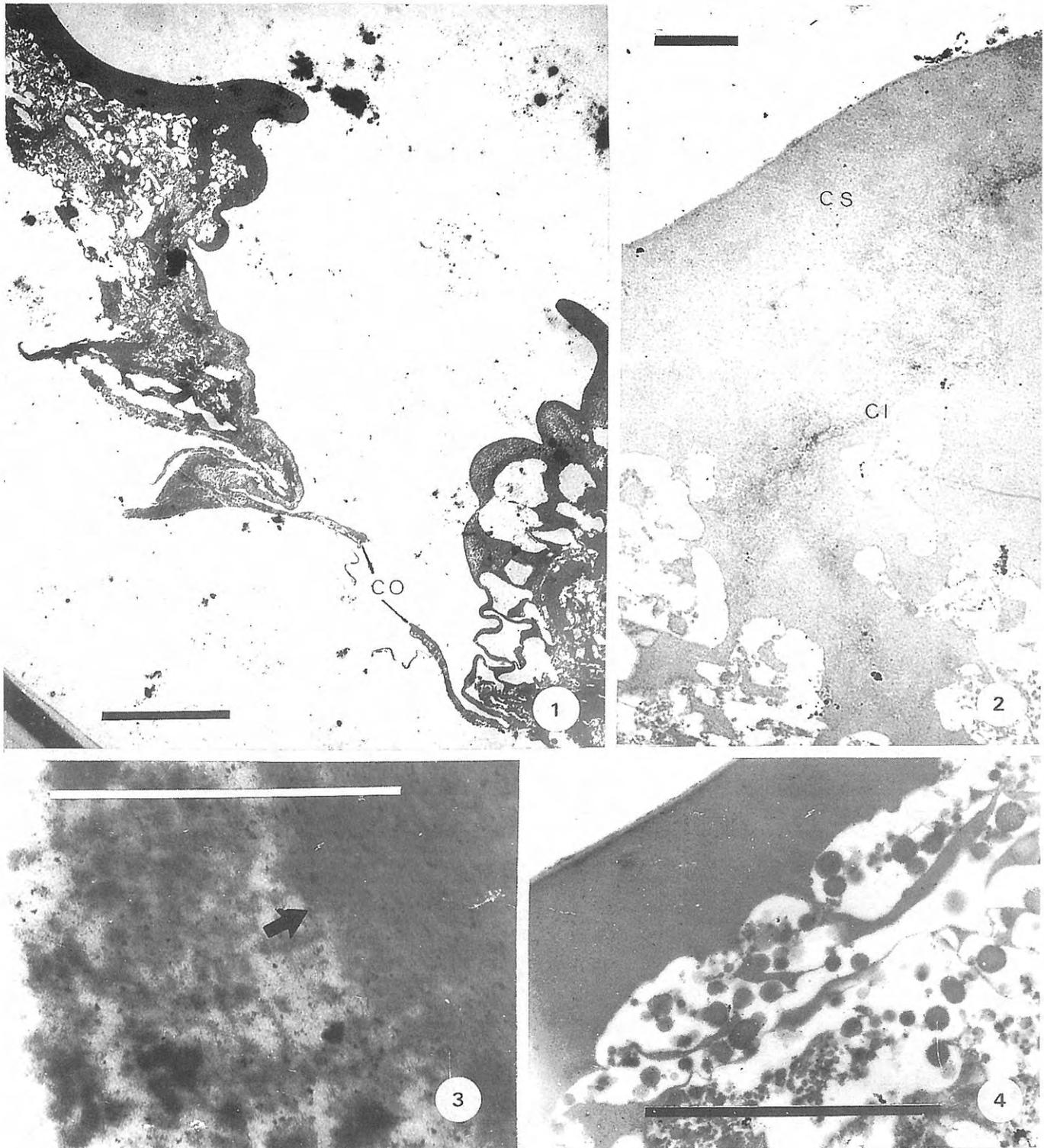
2 Pínnulas, detalle.

3-7 Observadas con MEB: 3. Distribución de los estomas. 4.

Engrosamiento de las paredes celulares. 5. Superficie celular granulosa, detalle interno. 6. Entrada a la cámara epistomática, detalle. 7. Células oclusivas de un estoma.

Lámina I





Mesosingeria parva n. sp. Holotipo con MET. Reglillas: 1 = 10 μ m; 2, 3 y 4 = 1 μ m.

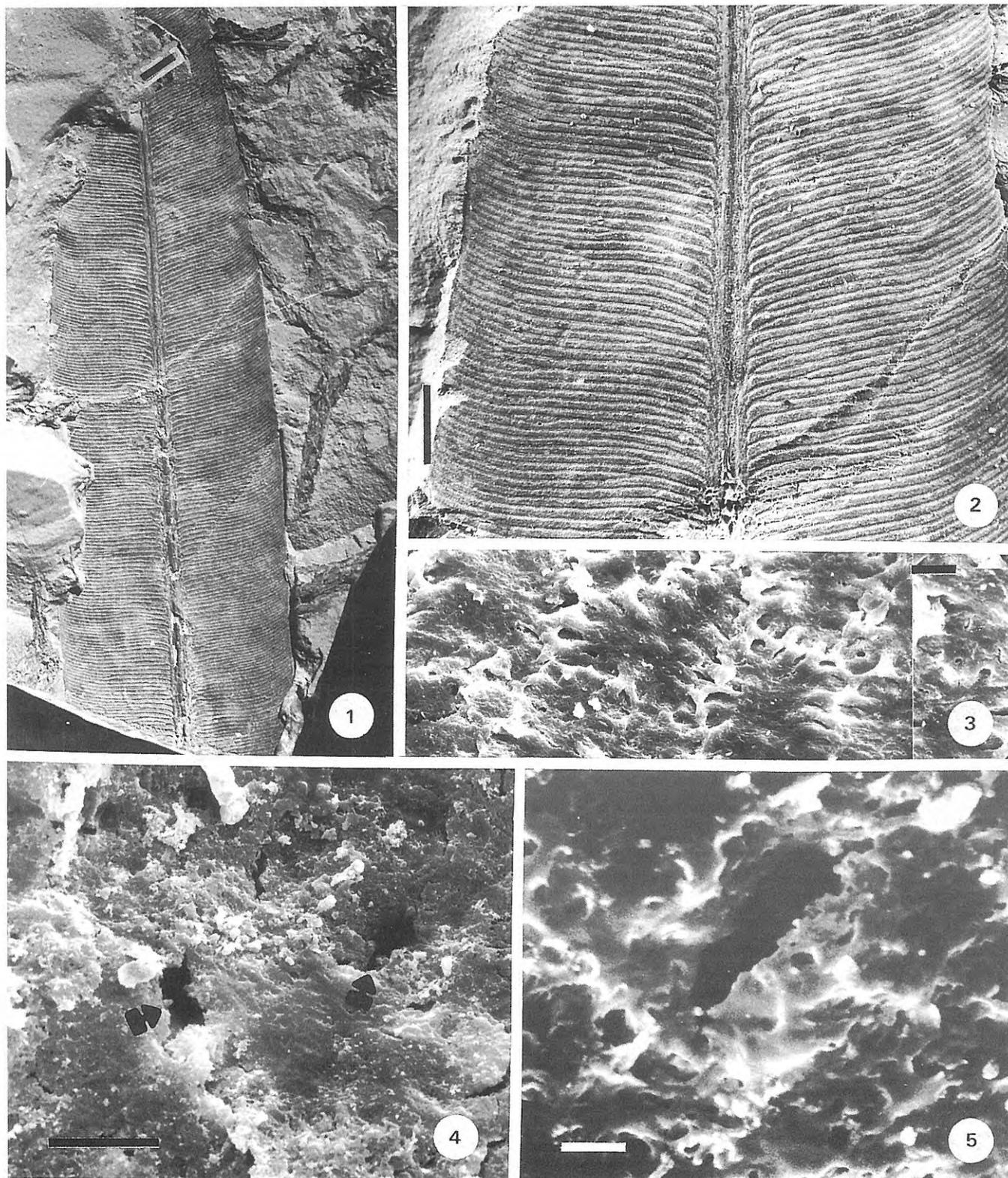
1 Corte transversal de un estoma; CO: células oclusivas.

2 Capas superior (CS) e inferior (CI) de la membrana cuticular, detalle.

3 Interfase capa superior - capa inferior (flecha), detalle.

4 Capa inferior, detalle.

Lámina III



Sueria elegans n. sp.: Holotipo. Reglillas: 1 y 2 = 0,5 cm; 3 y 5 = 10 μ m; 4 = 50 μ m.

- 1 Aspecto general.
- 2 Venación, detalle.

- 3-5 Observadas con MEB: 3. Células epidérmicas, aspecto general. 4. Estomas, distribución. 5. Estoma, detalle.

enteros, base decurrente y ápice agudo. Venas escasamente visibles. Epidermis gruesa, con células rectangulares a isodiamétricas de bordes lisos. Hojas anfiestomáticas. Presenta pelos unicelulares y estomas de 30 μm de largo y 15 μm de ancho. Aparato estomático del tipo actinocítico con 5 a 6 células subsidiarias y varias células peristomáticas que forman una proyección tubular alrededor del ostíolo. Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está compuesta por una membrana cuticular y una pared celular. La membrana cuticular está formada por una cutícula delgada, una capa superior compacta y una capa inferior alveolar.

Pinnate leaf with alternate, narrowly elliptical pinnules, up to 1.2 cm long and 0.4 cm wide, showing entire margins, decurrent base and a pointed apex. Veins poorly visible. Thick cuticle. Epidermal cells rectangular to isodiametric with straight walls. Unicellular hairs. Stomata 30 μm long and 15 μm wide, actinocytic with 5 to 6 subsidiary cells and some peristomatic cells. Stomata on both sides. Ultrastructurally, the external wall of the epidermis is composed by a cuticular membrane and a cellular wall. The cuticular membrane is constituted by a thin cuticle, a compact upper layer and an alveolar lower layer.

Descripción

En el ejemplar estudiado se observa que la pinna secundaria es de largo variable y de 2 cm de ancho disminuyendo hacia el ápice; el raquis es aplanado, recto y de 1 mm de ancho (Lám. I, fig. 1).

Las pínulas son alternas, simétricas, elíptico-angostas, de 1,2 cm de largo y 0,4 cm de ancho. El ápice es agudo, la base es decurrente, en especial, en el sector catadrómico, los márgenes son enteros y el ángulo de inserción de 45°. La epidermis (adaxial y abaxial) es muy gruesa y de textura coriácea. Las venas son escasamente visibles, aunque parece haber dos venas principales que se ramifican una o dos veces a lo largo de su recorrido (Lám. I, fig. 2).

Observada con MO y MEB la pínula presenta su superficie cubierta por ceras epicuticulares. La epidermis adaxial está formada por células rectangulares a isodiamétricas de 28 - 42 μm de largo y 20 - 28 μm de ancho, dispuestas irregularmente, menos sobre las venas donde adoptan una disposición regular y paralela a las mismas. Poseen contornos lisos y paredes muy engrosadas de 3 μm de ancho. En algunos sectores, generalmente cercanos a las venas, presenta células de paredes sumamente engrosadas que pueden llegar a ocupar la totalidad de la cavidad protoplasmática (Lám. I, fig. 4). La superficie celular es granulosa. Se observan escasos estomas y bases de pelos (Lám. I, fig. 5).

La epidermis abaxial está formada por células rectangulares a isodiamétricas de 28 - 45 μm de largo y 14 - 20 μm de ancho, dispuestas irregularmente, salvo sobre las venas, donde adoptan una disposición regular y paralela a las mismas. Poseen contornos lisos y paredes de 2 μm de ancho, menos engrosadas que las adaxiales. La superficie celular es granulosa.

Ambas epidermis presentan gran cantidad de estomas irregularmente distribuidos en toda su superficie (Lám. I,

fig. 3). El aparato estomático es del tipo actinocítico, con 5 a 6 células subsidiarias isodiamétricas y varias células peristomáticas que forman en conjunto una proyección tubular alrededor del ostíolo (Lám. I, fig. 6). Esta proyección tubular posee paredes de 3 μm de ancho, 14 μm de alto y una abertura de 11 - 15 μm de diámetro, en cuyo fondo se encuentran las células oclusivas (Lám. II, fig. 1). Estas son reniformes, con paredes engrosadas, midiendo 30 μm de largo y 15 μm de ancho (Lám. I, fig. 7). Finalmente, se observan abundantes bases de pelos de 11 μm de diámetro y paredes de 3 a 7 μm de ancho.

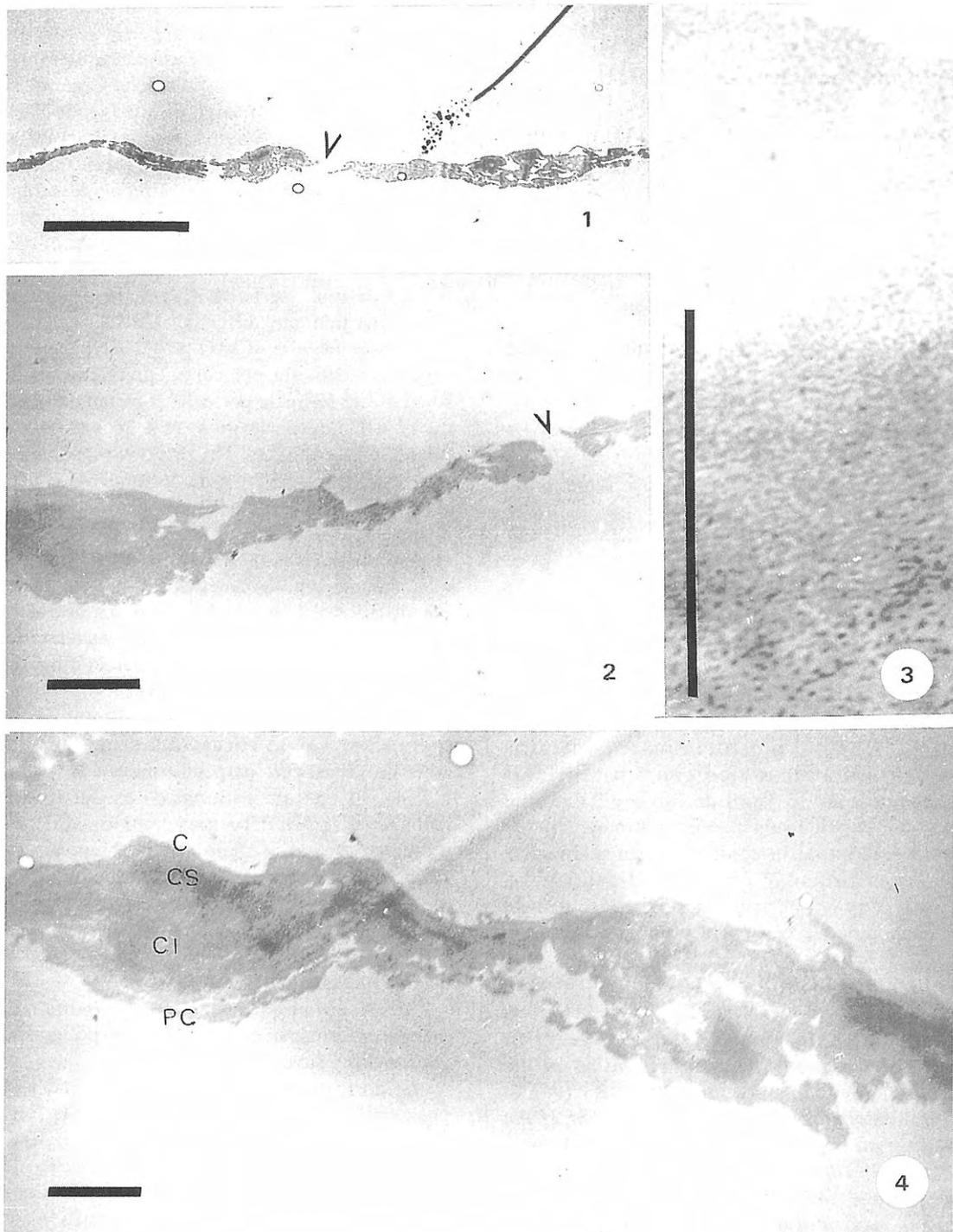
El corte transversal de una pínula observado con MET presenta la pared externa de la epidermis compuesta por una membrana cuticular gruesa (Lám. II, fig. 1). Esta membrana está formada por una cutícula de 0,5 μm de espesor; por debajo de la misma encontramos dos capas, la superior de 3,5 μm de espesor, continua y compacta, y la inferior, alveolar, de 7,0 μm de espesor (Lám. II, figs. 2 y 3). Esta capa alveolar está formada por espacios o lagunas irregulares, de tamaños muy diversos, que se hallan unidas entre sí por una trama abierta y esponjosa, que a su vez deja pequeños espacios (Lám. II, figs. 2 y 4). También, en esta capa inferior, se observan zonas formadas por laminillas superpuestas y paralelas a la superficie. Finalmente, encontramos una última capa continua y compacta, de 1,5 μm de espesor que correspondería a los restos de la pared celular.

La proyección tubular de los estomas está formada por 5 o más células subsidiarias y varias células peristomáticas superpuestas, con una altura interna promedio de 36,5 μm (Lám. II, fig. 1). Las superficies externas e internas de esta protuberancia están tapizadas por una cutícula muy desarrollada, que va disminuyendo su grosor a medida que se acerca a las células oclusivas (Lám. II, fig. 1). La capa superior de la membrana cuticular también disminuye su grosor hasta hacerse muy delgada después del primer tercio superior de la protuberancia. Los dos tercios restantes que median hasta las células oclusivas, poseen una membrana cuticular dominada por la capa inferior, con alveolos de muy diversos tamaños, que van disminuyendo su diámetro a medida que se alejan de la pared de dicha protuberancia (Lám. II, fig. 1). Las células oclusivas están representadas solamente por las paredes periclinales, que se hallan engrosadas principalmente por el desarrollo de la capa inferior de la membrana cuticular (Lám. II, fig. 1).

Comparaciones

Mesosingeria parva n. sp. se diferencia de las otras especies halladas en la Formación Baqueró por los siguientes caracteres: *M. coriacea* Archangelsky (1963 a) posee ápice pinnular acuminado, epidermis más gruesa y estomas, células subsidiarias y bases de pelos de mayor tamaño; *M. herbstii* Archangelsky (1963 a) posee pínulas y pelos de mayor tamaño, células epidérmicas rectangulares y proyecciones tubulares de mayor altura; *M. mucronata* Archangelsky (1963 a) posee pínulas imbricadas, oblongo-lanceoladas, mucronadas y de menor tamaño, epidermis más gruesa y sin pelos; *M. obtusa* Archangelsky (1963 a) posee pínulas de mayor

Lámina IV



Sueria elegans n. sp. Holotipo con MET. Reglillas: 1 = 10 μ m; 2, 3 y 4 = 1 μ m.

- 1 Epidermis abaxial, aspecto general; estoma (flecha).
- 2 Detalle de la anterior.
- 3 Membrana cuticular, detalle.

- 4 Pared externa de la epidermis, detalle; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior; PC: pared celular.

tamaño y ápice obtuso; *M. striata* Archangelsky (1963 a) posee pínulas, células epidérmicas y estomas de mayor tamaño.

Género *Sueria* Menéndez (1965)

Especie tipo: *Sueria rectinervis* Menéndez (1965).

Sueria elegans n. sp.

Lám. III, figs. 1-5; Lám. IV, figs. 1-4

Derivatio nominis: El epíteto específico alude a la morfología de sus hojas.

Holotipo: BA Pb 11465; BA Pb Pm 233, 234, 236 y 250; BA Pb MEB 61 y 64; BA Pb MET 151.

Paratipo: BA Pb 11439; BA Pb Pm 235.

Localidad tipo: Estancia Bajo Grande (Archangelsky, 1967).

Diagnosis

Hojas enteras, lanceoladas, de más de 20 cm de largo. Venación craspedódroma simple. Vena media recta y venas secundarias paralelas entre sí y ramificadas desde el inicio, con una densidad de 20 venas por cm lineal. Células epidérmicas rectangulares a poligonales con paredes marcadamente sinuosas. Epidermis abaxial con escasos pelos. Hojas hipostomáticas. Aparatos estomáticos del tipo actinocítico con 5 a 8 células subsidiarias; estomas de 36,5 µm de largo y 21 µm de ancho, ubicados en la epidermis abaxial. Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está compuesta por una membrana cuticular y una pared celular. La membrana cuticular está formada por una cutícula delgada, una capa superior compacta y una capa inferior esponjosa.

Leaves entire, lanceolate, at least 20 cm long. Straight central vein and parallel secondary veins up to 20 per cm on the leaf margin. Epidermal cells rectangular to polygonal with very sinuous walls. Some hairs on the lower epidermis. Actinocytic stomatal apparatus with 5 to 8 subsidiary cells, stomata up to 36.5 µm long and 21 µm wide, occur only on the lower epidermis. Ultrastructurally, the external wall of the epidermis is composed by a cuticular membrane and a cellular wall. A thin cuticle, a compact upper layer and a spongy lower layer formed the cuticular membrane.

Descripción

En los tres ejemplares estudiados se observa que las hojas son enteras, simétricas, lanceoladas, de más de 20 cm de largo y 5 cm de ancho en la zona media (Lám. III, fig. 1). Poseen ápice agudo, márgenes enteros y textura membranácea. La venación es craspedódroma simple, con una vena media prominente, derecha y ramificada, de 0,4 cm de ancho en la zona media, disminuyendo hacia el extremo apical. Las venas secundarias son paralelas entre sí y ramificadas desde el inicio, en algunas de ellas se observa una segunda ramificación cerca del borde laminar. Las venas secundarias se presentan con una densidad de 20 venas por cm lineal y un ángulo de divergencia de 90° (Lám. III, figs. 1 y 2).

La cutícula se halla muy deteriorada, por lo que su análisis ha sido muy difícil de realizar.

Observada con MO y MEB la hoja presenta su superficie cubierta por ceras epicuticulares. La epidermis adaxial está formada por células rectangulares a poligonales de 47 - 52 µm de largo y 21 - 26 µm de ancho, irregularmente distribuidas; sus paredes presentan sinuosidades muy marcadas de 5,2 µm de profundidad y 2,6 µm de ancho (Lám. III, fig. 3). La superficie celular es lisa, no se observan pelos ni estomas.

La epidermis abaxial está formada por células rectangulares a poligonales de 52 - 60 µm de largo y 18 - 34 µm de ancho, irregularmente distribuidas, con paredes menos sinuosas y más delgadas que las adaxiales; las células que se hallan sobre las venas presentan igual forma y tamaño, siendo sus paredes casi rectas y su disposición paralela a las mismas.

Los estomas se encuentran dispuestos irregularmente entre las venas, pero perpendiculares a las mismas (Lám. III, fig. 4). El aparato estomático es del tipo actinocítico, rodeado por 5 a 8 células subsidiarias. Estas células presentan pliegues radiales y se superponen parcialmente a las células oclusivas semeando papilas que protegen al ostiolo (Lám. III, fig. 5). Las células oclusivas son reniformes, con paredes engrosadas, miden 36,5 µm de largo y 21 µm de ancho y se hallan hundidas con relación a las células subsidiarias.

Se observan escasas bases de pelos de 18,5 µm de diámetro, formadas por 1 a 3 células poligonales de paredes engrosadas y superficie lisa.

El corte transversal de la hoja observado con MET presenta la pared externa de la epidermis formada por una membrana cuticular delicada (Lám. IV, figs. 1, 2 y 3). Esta membrana está constituida por una cutícula de 0,25 µm de espesor; por debajo de la misma se observan dos capas: la superior de 0,75 µm de espesor, densa y compacta; y la inferior de 1,5 µm de espesor, de densidad electrónica menor

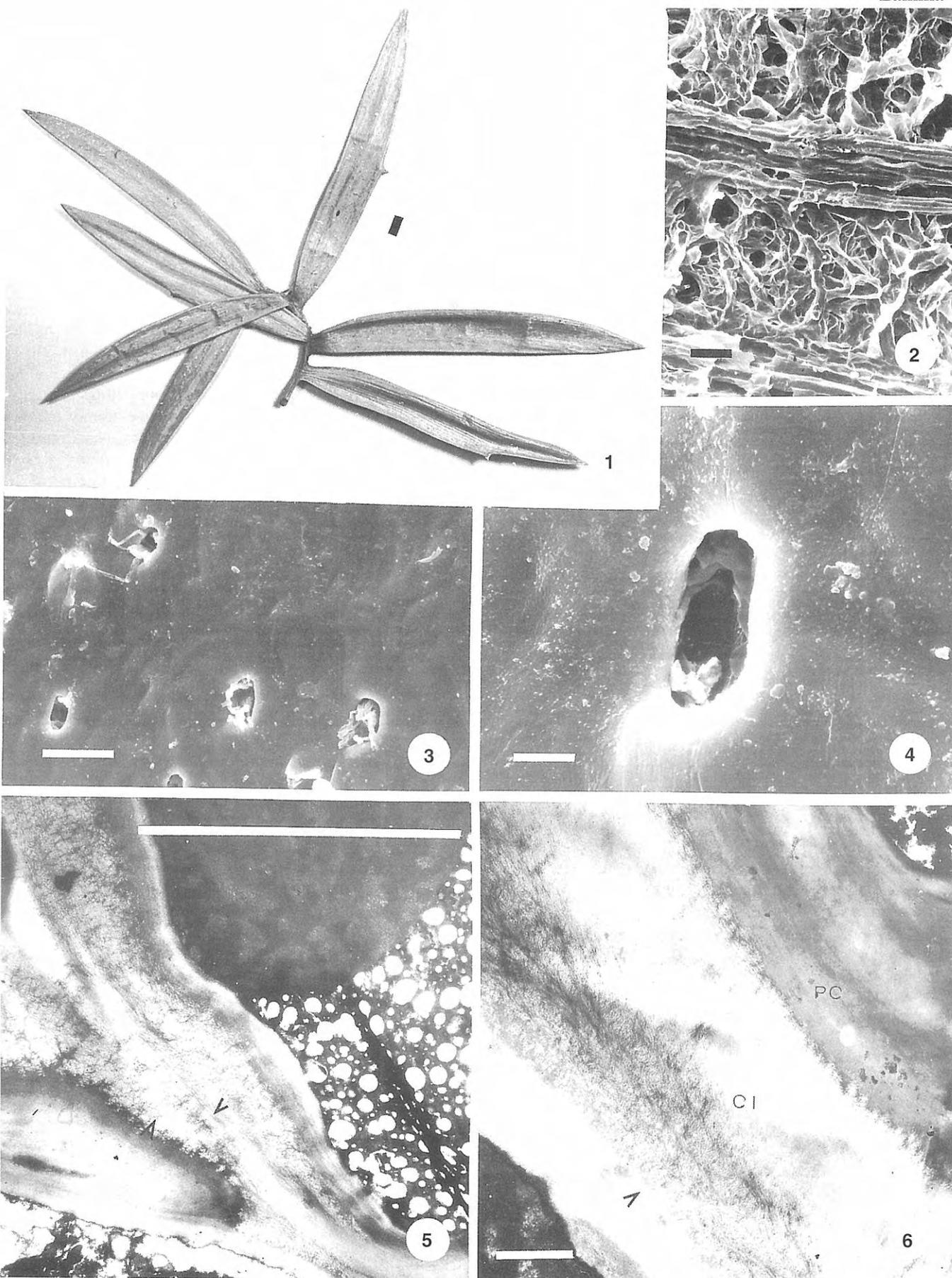
Lámina V

Encephalartos lehmannii Lehmann. Observadas con MEB: 2, 3 y 4; observadas con MET: 5 y 6. Reglillas: 1 = 0,5 cm; 2 = 100 µm; 3 = 50 µm; 4 y 5 = 10 µm; 6 = 1 µm.

- 1 Pinnas, aspecto general.
- 2 Estomas, distribución entre venas.
- 3 Epidermis abaxial, aspecto general.
- 4 Estoma, detalle.

- 5 Capa inferior de la membrana cuticular (flechas), detalle.
- 6 Cordones cuticulares (flecha) de la capa inferior (CI), detalle; PC: pared celular.

Lámina V



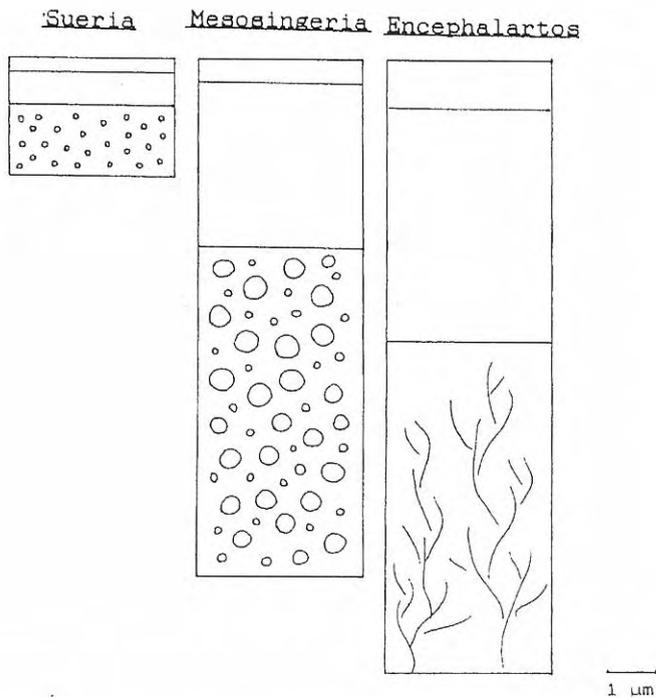


Figura 1. Esquemas comparados de los cortes transversales de las membranas cuticulares de los géneros fósiles y actuales del orden Cycadales.

y apariencia esponjosa, con pequeños lúmenes irregularmente distribuidos. Finalmente, encontramos una capa delgada y fragmentada que correspondería a los restos de la pared celular (Lám. IV, fig. 4).

Los aparatos estomáticos poseen las mismas características cuticulares, aunque son difíciles de determinar debido al deterioro general de la cutícula (Lám. IV, figs. 1 y 2).

Comparaciones

Sueria rectinervis Menéndez (1965) se diferencia de *Sueria elegans* n. sp. por poseer abundantes pelos en toda su superficie, células epidérmicas con paredes más sinuosas y aparatos estomáticos de mayor tamaño, con menor número de células subsidiarias y ubicados en ambas epidermis. Esta especie fue descrita para el Anfiteatro de Ticó de la Formación Baqueró.

MATERIAL ACTUAL

Género *Encephalartos* Lehmann (1834)

Especie tipo: *Encephalartos caffra* (Thunberg.) J.G.C. Lehmann (*Zamia caffra* Thunberg.) 1834.

Encephalartos lehmannii Lehmann (1834)

Lám. V, figs. 1-6.

Descripción

Posee un estípite ovoide-cilíndrico y glabro. Las hojas son pinnadas, de 1 - 1,5 m de largo, cubiertas de indumento

cuando jóvenes, finalmente glabras; a veces las pinnas están provistas de un diente inferior (Lám. V, fig. 1).

Las pinnas son alternas, simétricas, lineares, de 9 cm de largo y 1,2 cm de ancho, que disminuyen hacia el ápice. Poseen ápice acuminado, base obtusa con lados decurrentes, márgenes enteros y textura coriácea. El ángulo de inserción es de 60° aproximadamente (Lám. V, fig. 1). La venación es paralelodroma, con una densidad de 15 venas por cm lineal.

Observada con MO y MEB la pinna presenta su superficie cubierta por una gruesa capa de ceras epicuticulares que forma ocasionales gránulos y protege los estomas con un tapón de aspecto fibrilar (Lám. V, figs. 3 y 4).

La epidermis adaxial está formada por células alargadas de 112 µm de largo y 20 µm de ancho, con extremos rectos a aguzados y paredes fuertemente engrosadas. Se hallan irregularmente distribuidas y su superficie es lisa. No se observan estomas.

La epidermis abaxial está formada por células alargadas de 140 µm de largo y 14 µm de ancho, con extremos rectos a aguzados y paredes más gruesas que las adaxiales. Presentan una distribución irregular y la superficie lisa.

Los estomas están dispuestos irregularmente entre las venas (Lám. V, figs. 2 y 3). El aparato estomático mide 98 µm de diámetro y pertenece al tipo actinocítico, con 6 células subsidiarias de paredes muy engrosadas (Lám. V, fig. 4). Las células oclusivas son reniformes, hundidas, y presentan un repliegue cuticular alrededor del ostiolo. Los extremos polares de las células oclusivas forman una escotadura de 6 µm de ancho.

En el corte transversal de una pinna se observa una epidermis simple con una hipodermis muy desarrollada.

Observada con MET la pared externa de la epidermis presenta una membrana cuticular muy gruesa. Esta membrana está compuesta por una cutícula de 1,0 µm de espesor, y dos capas: la superior, de 5,0 µm de espesor, compacta y continua, mientras que la inferior, de 7,0 µm de espesor, es más gruesa y reticulada, formada por infinidad de delgados cordones que se disponen irregularmente, penetrando en la pared celular (Lám. V, figs. 5 y 6). La pared celular, de 2,5 µm de espesor, tiene aspecto laminar; las laminillas son delgadas y se superponen unas a otras formando una gruesa pared que en algunas células llega a medir 10 µm (Lám. V, fig. 6).

Los aparatos estomáticos presentan la membrana cuticular semejante al resto de las células epidérmicas, en cambio, la pared celular adquiere gran desarrollo. Las células oclusivas tienen sus paredes engrosadas y de aspecto laminar, en especial, las periclinales externas; mientras que en las subsidiarias las paredes son menos engrosadas y semejantes al resto.

DISCUSIÓN

El orden Cycadales ha evolucionado mucho desde el Carbonífero Superior hasta nuestros días.

Mamay (1976), Gillespie y Pfefferkorn (1986) y Taylor y Taylor (1993) sugieren que tanto los ancestros como las primitivas Cycadales habrían tenido hojas

enteras, siendo la pinnación un estado derivado del anterior. Según estos autores, las hojas de las Cycadales habrían evolucionado desde láminas foliares grandes con márgenes enteros del tipo *Taeniopteris*, como las que existieron durante el Paleozoico, pasando a hojas con márgenes dentados a lobulados durante el Mesozoico, para finalizar en pinnas de márgenes enteros del tipo cycadal o zamioide durante el Cenozoico.

Entre los representantes del orden Cycadales hallados en la Formación Baqueró, existen notables diferencias morfológicas, anatómicas y ultraestructurales, siendo *Sueria* el único género con hojas grandes y enteras del tipo *Taeniopteris*.

Al comparar *Sueria* con el género actual *Encephalartos*, se observa que las diferencias entre ambos son múltiples, y radican fundamentalmente en la forma, textura y arquitectura de sus hojas, en el espesor de su epidermis, en la sinuosidad de las paredes celulares y en la ausencia de hipodermis. Sólo conservan en común el hábito de vida arbustivo, la presencia de abundantes ceras epicuticulares y los aparatos estomáticos del tipo actinocítico, con células oclusivas muy hundidas y protegidas.

En cambio, *Mesosingeria* presenta notables semejanzas con el género actual, como son la pinnación de sus hojas, su textura y arquitectura foliar, la presencia de abundantes ceras epicuticulares, células epidérmicas con paredes rectas y engrosadas y aparatos estomáticos del tipo actinocítico, con células oclusivas protegidas por un reborde de paredes muy elevadas, con 5 a 6 células subsidiarias y varias células peristomáticas que se superponen para formar una proyección tubular que encierra una profunda cámara epistomática.

Ultraestructuralmente, Lyshede (1982) especifica que en las xerófitas, la pared externa de la epidermis posee dos capas cuticulares, una superior y otra inferior con microcanales de pectina. Al analizar las membranas cuticulares de las epidermis fósiles y actuales, encontramos las dos capas descritas por Lyshede (1982), aunque existen diferencias de espesor y composición entre ellas. *Sueria* posee una membrana cuticular muchísimo más delgada que *Encephalartos*; en cambio, en *Mesosingeria* se observa un espesor muy semejante al del género actual. En cuanto a la estructura de la capa inferior, *Sueria* y, en especial, *Mesosingeria* presentan alveolos de diferentes tamaños, que podrían haber desempeñado la función de reservorios de agua o gases como CO₂, mientras que, *Encephalartos* sólo posee cordones cuticulares muy desarrollados (Fig. 1).

CONCLUSIONES

Las diferencias morfológicas observadas entre las dos especies fósiles estudiadas, permiten señalar que *Sueria* probablemente habrá sido una planta con caracteres semejantes a los que presentaban los géneros más antiguos del Orden, como son las hojas grandes con márgenes enteros; mientras que *Mesosingeria* habrá sido un representante más moderno dentro del Orden, debido a sus hojas pinnadas también, de márgenes enteros.

Anatómica y ultraestructuralmente la hoja de *Sueria* también presenta caracteres primitivos, como son sus células epidérmicas de paredes sinuosas y sus membranas cuticulares delgadas; en cambio, *Mesosingeria* posee células epidérmicas de paredes rectas y membranas cuticulares muy engrosadas, semejantes a las de las Cycadales actuales.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Sergio Archangelsky por la lectura crítica del manuscrito y por haberme facilitado el material fósil estudiado; a la Dra. Elena Ancibor por sus valiosos comentarios durante la preparación del trabajo; a la Sra. Isabel Farías por la realización de los cortes ultradelgados; al Servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de La Plata por las fotos del MEB; y al Laboratorio Nacional de Investigación y Servicios de Microscopía Electrónica (LANAIS) de la Facultad de Medicina de la Universidad de Buenos Aires por las fotos del MET.

BIBLIOGRAFÍA

- Archangelsky, S., 1963 a. Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. 2. Tres nuevas especies de *Mesosingeria*. *Ameghiniana*, **3** (4), 113-120.
- Archangelsky, S., 1963 b. A new Mesozoic flora from Ticó, Santa Cruz province, Argentina. *Bulletin British Museum (Natural History) Geology*, **8** (2), 47-92.
- Archangelsky, S., 1966. New Gymnosperms from the Ticó Flora, Santa Cruz Province, Argentina. *Bulletin British Museum (Natural History) Geology*, **13** (5), 261-295.
- Archangelsky, S., 1967. Estudio de la Formación Baqueró, Cretácico Inferior de Santa Cruz, Argentina. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie) Paleontología*, **5**, 63-171.
- Archangelsky, S. y Baldoni, A., 1972. Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. X. Dos nuevas especies de *Pseudoctenis* (Cycadales). *Ameghiniana*, **9** (3), 241-257.
- Brongniart, A., 1828-1835. *Histoire des Végétales fossiles*.
- Florin, R., 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, **10** (1), 1-588.
- Florin, R., 1933. Studien Über die Cycadales des Mesozoikums. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, **12** (5), 1-134.
- Gillespie, W.H. and Pfefferkorn, H.W., 1986. Taeniopterid lamina on *Phasmatoxycas* megasporophylls (Cycadales) from the Lower Permian of Kansas. *Review Palaeobotany and Palynology*, **49**, 99-116.
- Hickey, L., 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledoneas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, **16** (1-2), 1-150.
- Holloway, P.J., 1982. Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview. In: *The Plant Cuticle* (Eds. D.F. Cutler, K.L. Alvin and C.E. Price), 1-31.

- Jones, D.L., 1993. *Cycads of the world. Ancient plants in today's landscape*. The New York Botanical Gardens, 312 pp.
- Kerp, H., 1990. The study of fossil Gymnosperms by means of cuticular analysis. *Palaios*, **5**, 548-569.
- Lehmann, A., 1834. *Pugill.* **6**, 3, t. 1 ad 5.
- Lyshede, O.B., 1978. Studies on outer epidermal cell walls with microchannels in a xerophytic species. *New Phytologist*, **80**, 421-426.
- Lyshede, O.B., 1982. Structure of the outer epidermal wall in xerophytes. In: *The Plant Cuticle* (Eds. D.F. Cutler, K.L. Alvin and C.E. Price), 87-97.
- Mamay, S.H., 1976. Paleozoic origin of the Cycads. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, **934**, 1-48.
- Menéndez, C.A., 1965. *Sueria rectinervis* n. gen. et sp. de la flora fósil de Ticó, provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana*, **4** (3), 75-83.
- Pant, F.L.S. and Nautiyal, D.D., 1963. Cuticle and epidermis of recent Cycadales. Leaves, sporangia and seeds. *Senckenbergiana biologica*, **44** (4), 257-348.
- Stewart, W.N. and Rothwell, G.W., 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. 2nd. ed. Cambridge University Press, 522 pp.
- Taylor, T.N. and Taylor, E.L., 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, 982 pp.
- Villar de Seoane, L., 1996. Estudio morfológico de helechos fértiles hallados en la Formación Baqueró (Cretácico Inferior), Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, **11**, 83-90.

Manuscrito recibido: 12 de julio, 1996
Manuscrito aceptado: 25 de octubre, 1996