

Estudios cuticulares de *Ginkgoites* Seward del Cretácico Inferior de Patagonia

Georgina M. DEL FUEYO¹, Liliana VILLAR de SEOANE¹, Sergio ARCHANGELSKY¹
& Gaëtan GUIGNARD²

¹División Paleobotánica, Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia»,
Av. A. Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires. E-mail: gdelfueyo@macn.gov.ar, sarcang@fibertel.com.ar,
lvillar@macn.gov.ar, ²UMR 5125 (PEPS) CNRS, France: Université Lyon1 (campus de la Doua, Darwin A)
F 69622 Villeurbanne, France.
E-mail: guignard@univ-lyon1.fr

Abstract: Cuticular studies of *Ginkgoites* Seward from the Lower Cretaceous of Patagonia. The anatomy and ultrastructure of the leaf cuticles of *Ginkgoites ticoensis* Archang. and *G. skottsbergii* Lund. is studied. Both taxa were collected in Santa Cruz province, *G. ticoensis* from the Anfiteatro de Tico Formation (Aptian) and *G. skottsbergii* from the Kachaike Formation (Albian). The cuticular studies were made by means of electronic microscopy (SEM, TEM). These observations showed that *G. ticoensis* has hypostomatic leaves, papillae on both cuticles, and monocyclic stomata with 5-7 papillate subsidiary cells; while *G. skottsbergii* presents amphistomatic leaves, and monocyclic to dicyclic stomata with 6-8 subsidiary cells partially papillate. At the ultrastructural level the cuticular membrane has three layers, which are clearly distinct in both species. Comparisons with the leaf cuticle of other ginkgoalean taxa are also made.

Key words: leaf cuticle, anatomy, ultrastructure, Ginkgoales, *Ginkgoites*, Lower Cretaceous, Santa Cruz, Argentina.

Ginkgoites Seward es uno de los tipos de hojas fósiles más común dentro de las Ginkgoales, su distribución es cosmopolita y su registro fósil se inicia en el Pérmico y culmina en el Paleógeno (Taylor & Taylor, 1993). En Argentina y especialmente en el Mesozoico de Patagonia, este morfógeno está bien representado. *G. truncata* Frenguelli y *G. taeniata* Geinitz fueron encontrados en estratos triásicos de Mendoza (Frenguelli, 1946) y Neuquén (Frenguelli, 1937), respectivamente. Estos registros están basados en improntas de hojas sin restos de cutícula. En cambio, una membrana cuticular se ha preservado en tres taxones del Cretácico Inferior de la provincia de Santa Cruz: *G. skottsbergii* (Halle, 1913; Lundblad, 1971) y *G. ticoensis* y *G. tigrensis* (Archangelsky, 1965). Las descripciones de las cutículas de las dos primeras especies se basaron en observaciones realizadas con el microscopio óptico. En el presente estudio se vuelven a investigar las hojas del holotipo y paratipos de *G. ticoensis* y material recientemente coleccionado de *G. skottsbergii*, usando los microscopios electrónicos de barrido (MEB) y transmisión (MET).

El objetivo de este trabajo es efectuar la anatomía comparada de la ultraestructura de las cutículas foliares de *G. ticoensis* Archang. y *G.*

skottsbergii Lund. y determinar las semejanzas y/o diferencias que existen a nivel ultraestructural entre ambas especies y también con otros taxones de Ginkgoales ya estudiados.

MATERIALES Y METODOS

Los ejemplares estudiados provienen de la provincia de Santa Cruz. *G. ticoensis* fue coleccionada en la Localidad Anfiteatro de Ticó, situada en la Estancia La Magdalena (Fig. 1), y en estratos pertenecientes a la Formación Anfiteatro de Ticó datados como Aptiano Temprano (Corbella, 2001). Mientras que *G. skottsbergii* fue recuperada en la Localidad Bajo Comisión, en la Estancia Sierra Nevada (Fig. 1), en sedimentos de la Formación Kachaike de edad albiana, de acuerdo a recientes estudios basados en quistes de dinoflagelados (Guler & Archangelsky, 2006).

Los fósiles son compresiones de hojas con cutículas de la lámina y pecíolo preservadas. Estas cutículas fueron extraídas del sedimento y tratadas con ácido nítrico al 40%, hidróxido de amonio al 5% y lavadas en agua destilada; en algunos casos se utilizó hipoclorito de sodio al 50% y en otros, ácido fluorhídrico. Para las observaciones con el MEB, las cutículas de hojas y pecíolos suspendidas en agua fueron montadas

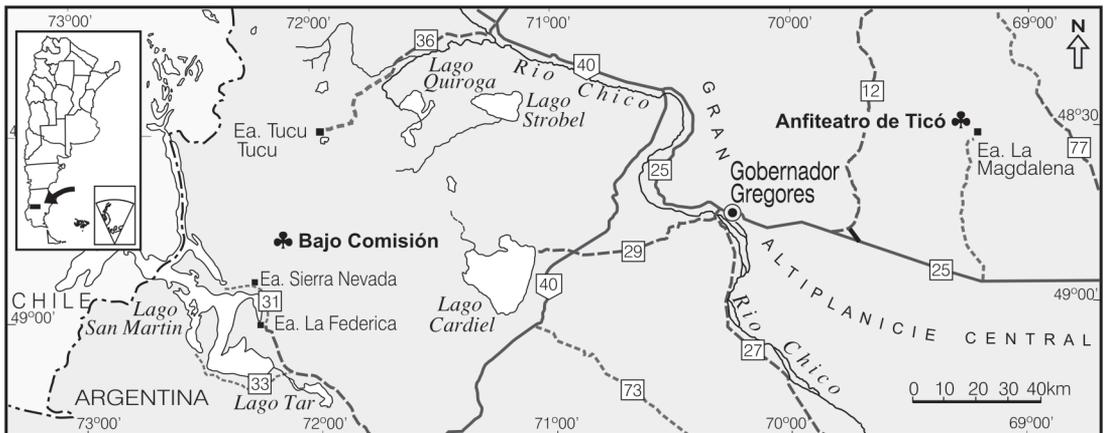


Fig. 1. Mapa de ubicación de las localidades fosilíferas Anfiteatro de Ticó y Bajo Comisión (♣).

en papel fotográfico revelado, puestas a secar y metalizadas con oro-paladio. Para las observaciones con el MET, los fragmentos de hojas fueron tratados siguiendo la metodología aplicada por Del Fuego & Archangelsky (2005).

El material de *G. ticoensis* está depositado en la colección Paleobotánica del Museo de Ciencias Naturales de La Plata (LP); y el de *G. skottsbergii* en la colección de la División Paleobotánica del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (BA Pb), como también los tacos de MEB (BA Pb MEB) e inclusiones de MET (BA Pb MET).

RESULTADOS

Ginkgoites ticoensis Archang.

(Figs. 2-10)

Las hojas de *G. ticoensis* son flabeliformes de 3 cm de ancho y hasta 4 cm de largo, con pecíolos cilíndricos de 1 mm de ancho y largos incompletos de hasta 1 cm (Fig. 2). La lámina está dividida en cuatro segmentos lineales a oblongos de 5 mm de ancho, de márgenes lisos y ápices romos, aunque algunos segmentos muestran el ápice digitado. El patrón de venación es dicotómico abierto (Fig. 3). Ambas epidermis poseen numerosas papilas de 11 a 15 μm de alto, mientras que los estomas se observan solo en cara abaxial (Figs. 4, 5). Los estomas se encuentran entre las venas y distribuidos al azar, son monocíclicos, con número variable de 5 a 7 células subsidiarias, todas ellas con papilas de hasta 10 μm de alto (Fig. 6). En algunos aparatos estomáticos se observan las células oclusivas preservadas (Fig. 7). Las células epidérmicas a nivel de las venas son alargadas-rectangulares con paredes anticlinales rectas y hasta 1 μm de espesor (Fig. 4). A su vez, las

células epidérmicas entre estomas son poligonales a isodiamétricas, también con paredes anticlinales rectas pero con puntuaciones simples (Fig. 8).

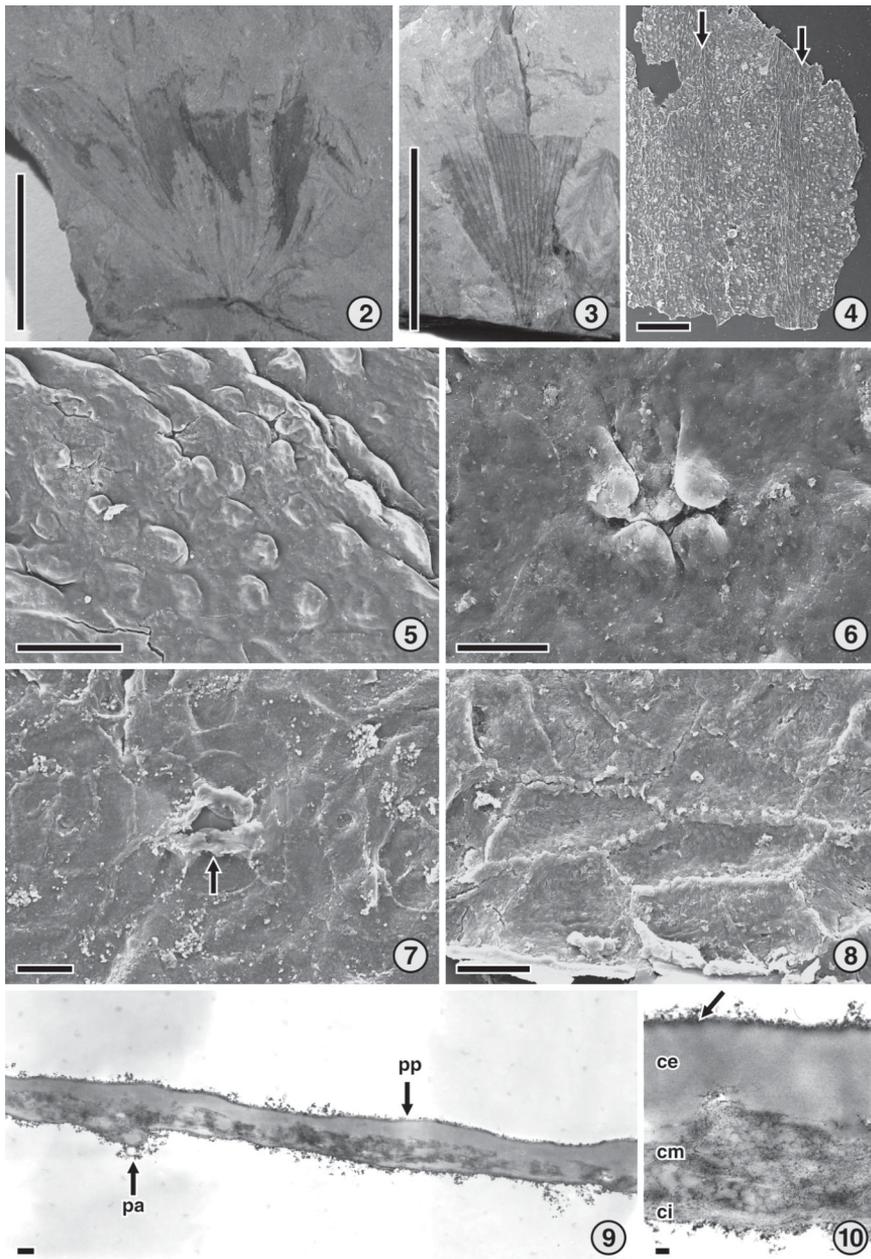
En sección transversal, la cutícula de *G. ticoensis* observada con MET, muestra paredes periclinales de aproximadamente 1.5 μm de espesor, mientras que las paredes anticlinales tienen 2.5 μm de profundidad (Fig. 9). Con mayor aumento, esta membrana cuticular, se diferencia en tres capas: una capa externa, una capa media y una capa interna (Fig. 10). La capa externa, de espesor variable entre 0.6 a 1 μm , es homogénea y de aspecto granular. En la segunda capa, de 0.6 μm de espesor, los elementos fibrilares conforman un patrón reticulado dispuesto de manera más compacta en algunas áreas y más laxa en otras. La capa más interna es la más delgada, de 0.13 μm de espesor, y la menos electrodensa, y donde los elementos fibrilares se tornan predominantemente paralelos con algunas conexiones entre ellos. Sobre la cara externa de la membrana cuticular hay una capa muy delgada (0.03 μm) y electrodensa, atribuible a las ceras epicuticulares (Fig. 10).

Material estudiado. LP 5800 (Holotipo), 5801, 5805 (Paratipos); BA Pb MEB 252-254; BA Pb MET 223.

Ginkgoites skottsbergii Lund.

(Figs. 11-20)

G. skottsbergii tiene hojas flabeliformes de más de 4 cm de ancho y 5 cm de largo, con pecíolos de más de 1 cm de largo (Figs. 11, 12). Las hojas se encuentran divididas en hasta ocho segmentos, llegando hasta 12 en algunos ejemplares. Los segmentos son lanceolados a lineales, de 3-4 mm de ancho, de márgenes lisos y ápices redondea-



Figs. 2-10. *Ginkgoites ticoensis* Archang.; 2, aspecto general de la hoja (LP 5805); escala = 1cm; 3, detalle del segmento inciso y margen liso (LP 5801); escala = 1 cm; 4-8, observaciones con MEB; 4, epidermis abaxial y disposición de estomas en vista externa. Las flechas indican el recorrido de las venas (BA Pb MEB 253); escala = 200 μ m; 5, papilas (BA Pb MEB 252); escala = 50 μ m; 6, células subsidiarias papilosas (BA Pb MEB 253); escala = 20 μ m; 7 y 8, epidermis abaxial en vista interna; 7, estoma con células oclusivas (flecha). En el fondo se ven parte de las papilas que conforman las células subsidiarias (BA Pb MEB 254); escala = 20 μ m; 8, células epidérmicas entre estomas y paredes anticlinales con puntuaciones simples (BA Pb MEB 252); escala = 20 μ m; 9 y 10, observaciones con MET; 9, cutícula en corte transversal mostrando paredes periclinales (pp) y anticlinales (pa) (BA Pb MET 223); escala = 500 nm; 10, capas de la membrana cuticular; capa externa (ce), capa media (cm) y capa interna (ci). La flecha indica ceras epicuticulares. El granulado en ambas superficies de la membrana cuticular es precipitado de los colorantes metálicos (BA Pb MET 223); escala = 100 nm.

dos; aunque algunos se observan apenas digitados (Fig. 11). Las hojas presentan venación dicotómica abierta y los estomas se hallan en las dos epidermis (Fig. 13), distribuidos al azar y ubicados entre las venas; son monocíclicos a parcialmente dicíclicos, lo que hace que el número de células subsidiarias varíe de 6 a 8 (Figs. 14, 15). Las células subsidiarias pueden formar un engrosamiento cuticular alrededor de la boca estomática, y algunas de ellas o bien todas presentar papilas (Figs. 16, 17). A nivel de los haces vasculares las células epidérmicas son rectangulares, mientras que entre venas son isodiamétricas a poligonales. A su vez, la cutícula del pecíolo presenta todas sus células epidérmicas, a excepción de los estomas, rectangulares-alargadas en el sentido del eje mayor del pecíolo, con paredes anticlinales de más de 1 μm de espesor. Los estomas muestran las mismas características a las vistas en la lámina, pero en menor densidad. Es notable la abundancia de ceras epicuticulares sobre la epidermis del pecíolo (Fig. 18).

La cutícula de *G. skottsbergii* en corte transversal y vista con MET, presenta en las células epidérmicas comunes, paredes periclinales que varían de 1.5 a 1.7 μm de espesor, y en las células papilosas del aparato estomático alcanzan 2.6 μm de espesor (Fig. 19). La ultraestructura de esa membrana cuticular muestra tres capas, externa, media e interna. La capa externa, de 0.35 μm de espesor, es homogénea y de naturaleza granular y, en la capa media, la más gruesa de 0.7 μm de espesor, los elementos fibrilares se presentan en un patrón reticulado muy laxo en el cual los retículos están dispuestos casi paralelos. En la capa interna, de 0.5 μm de espesor, esos elementos fibrilares forman un reticulado más compacto y dispuesto al azar, con un matrix amorfo muy electrodensio (Fig. 20).

Material estudiado. BA Pb 13850, 13851; BA Pb MEB 248-251; BA Pb MET 224.

Comparaciones entre *G. ticoensis* y *G. skottsbergii*

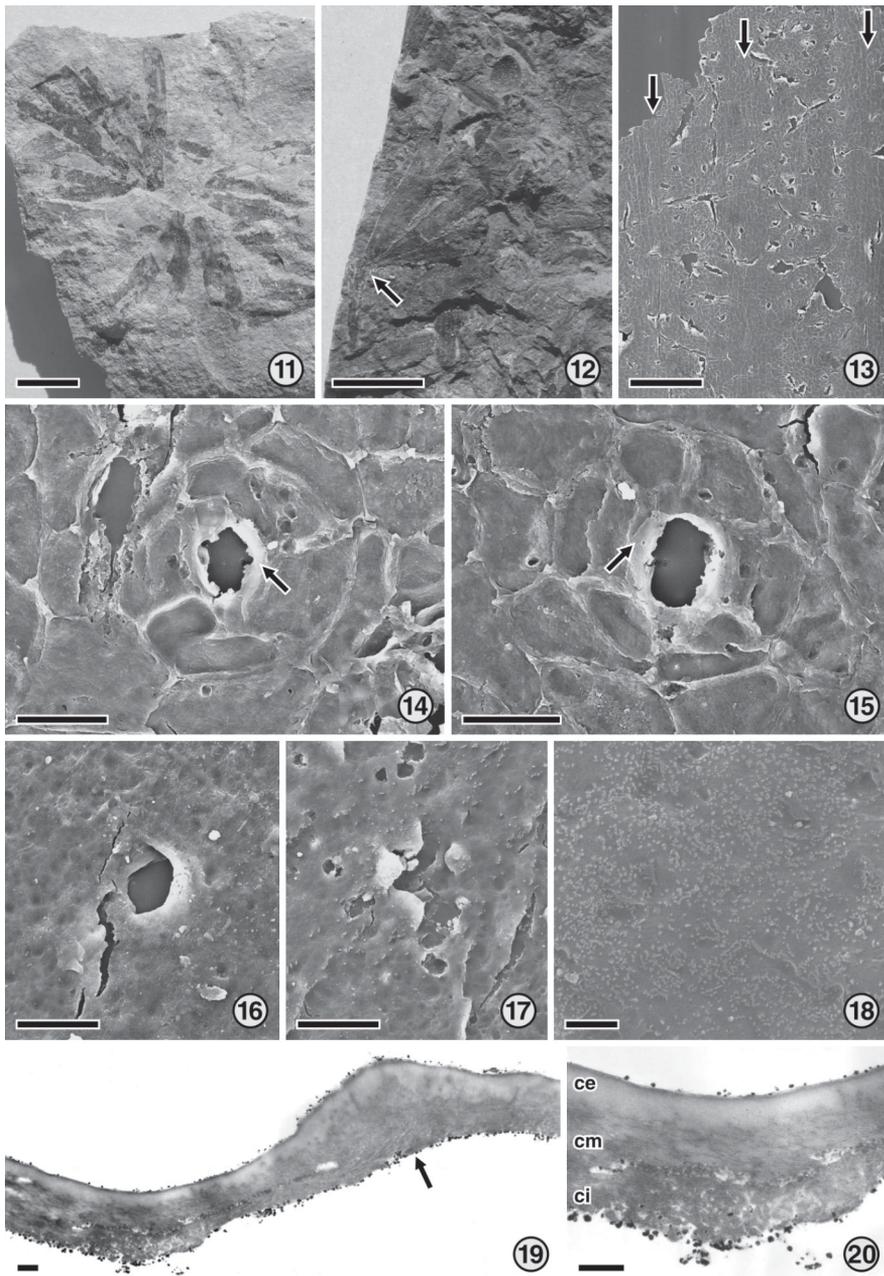
En base a los caracteres morfológicos, anatómicos y ultraestructurales descriptos para ambas especies de *Ginkgoites*, podemos establecer las siguientes semejanzas y diferencias. Las hojas de los dos taxones son flabeliformes, pero la lámina de *G. ticoensis* está dividida en 4 segmentos lineales-oblongos y la de *G. skottsbergii* en más de 6 segmentos lineales-lanceolados y más angostos. Las papilas están presentes en la mayoría de las células epidérmicas de *G. ticoensis* mientras que solo lo están a nivel de las células estomáticas en *G. skottsbergii*. En esta última especie, la cutícula es anfistomática y en la pri-

mera especie es hipostomática. Los estomas en ambos taxones están distribuidos al azar y entre las venas, con la diferencia de que en *G. ticoensis* son monocíclicos y en *G. skottsbergii*, además de monocíclicos, son también parcialmente dicíclicos. Todas las células subsidiarias en *G. ticoensis* son papilosas y varían entre 5 y 6 en número, y las de *G. skottsbergii* pueden formar engrosamientos, en parte ser papilosas o bien todas papilosas y su número es de 6 a 8. A nivel ultraestructural, la membrana cuticular en ambas especies está formada por tres capas, aunque algo distintas entre ellas. La capa externa en los dos taxones es de aspecto granular pero más gruesa y variable en espesor en *G. ticoensis* que en *G. skottsbergii*. Es en las capas medias e internas donde se observan las mayores diferencias. En *G. ticoensis* la capa media presenta un patrón reticulado que varía en disposición desde laxo a más compacto, mientras que en *G. skottsbergii* está dispuesto solo laxamente. La capa interna en *G. ticoensis* es más delgada y las fibrillas están únicamente dispuestas en forma paralela, a diferencia de *G. skottsbergii* donde forman un retículo muy denso.

Comparaciones con otras especies de Ginkgoales

G. tigrensis Archang. descrita también para la Formación Anfiteatro de Ticó (Archangelsky, 1965), es morfológicamente semejante a las dos especies estudiadas, pero sus hojas están divididas en 4 a 8 segmentos más angostos (0.7 cm de ancho). Además, las células epidérmicas comunes de *G. tigrensis* no presentan papilas, rasgo que comparte con *G. skottsbergii*. Sin embargo, los estudios ultraestructurales de la cutícula de *G. tigrensis* (Taylor *et al.*, 1989; Villar de Seoane, 1997) muestran la diferencia que existe con esas dos especies, ya que la membrana cuticular presenta dos capas, una externa lamelada y una interna de naturaleza fibrilar.

Para el Jurásico de China varios son los taxones cuyas hojas fueron estudiadas a un mismo nivel ultraestructural. *Sphenobaiera huangii* (Sze) Hsui de la Formación Hsiangchi (Wang *et al.*, 2005), tiene hojas morfológicamente distintas (lámina dividida en dos segmentos y pecíolo ausente) a las de *G. ticoensis* y *G. skottsbergii*, pero los estomas están presentes en la epidermis abaxial al igual que la primer especie, y con la segunda comparten las papilas solo a nivel de los estomas. La membrana cuticular en *S. huangii* muestra dos capas, una externa de aspecto granuloso y una interna fibrilar. Wu *et al.* (2006) describieron las hojas de *Baiera furcata* (L. & H.) Braun de la Formación Shimenghou, que son muy



Figs. 11-20. *Ginkgoites skottsbergii* Lund. 11, aspecto general de las hojas (BA Pb 13851); escala = 1 cm; 12, detalle del pecíolo (flecha) y segmentos en hoja incompleta (BA Pb 13850); escala = 1 cm; 13-18, observaciones con MEB; 13, distribución de estomas y recorrido de venas (flechas) (BA Pb MEB 249); escala 200 μm ; 14 y 15, estomas vista interna y células oclusivas preservadas (flechas); 14, estoma monocíclico (BA Pb MEB 249); escala = 20 μm ; 15, estoma parcialmente dicíclico; escala = 20 μm ; 16 y 17, estomas vista externa; 16, células subsidiarias con engrosamiento cuticular (BA Pb MEB 248); escala = 20 μm ; 17, células subsidiarias papilosas (BA Pb MEB 248); escala = 20 μm ; 18, ceras epicuticulares en el pecíolo (BA Pb MEB 250); escala = 2 μm ; 19 y 20, cutícula en corte transversal y observada con MET; 19, paredes periclinales de las células epidérmicas comunes y a nivel de una papila estomática (flecha) (BA Pb MET 224); escala = 500 nm; 20, capas de la membrana cuticular. Capa externa (ce), capa media (cm) y capa interna (ci) (BA Pb MET 224); escala = 500 nm.

distintas a las dos especies patagónicas estudiadas (lámina con numerosos segmentos de hasta 4 mm de largo). Sin embargo, la cutícula comparte con *G. ticoensis* el mismo número de células subsidiarias (5-6), y con *G. skottsbergii* la presencia de estomas en ambas epidermis. *Ginkgo yimaensis* Zhou de la Formación Yima (Zhou & Zhang, 1989) posee hojas morfológicamente parecidas a las de *G. ticoensis* pero con más segmentos (4-8), y también comparten los estomas en la cara inferior, mientras que es igual a *G. skottsbergii* porque tiene las papilas solo a nivel de los estomas. Sin embargo, la membrana cuticular de *G. yimaensis* es diferente pues presenta dos capas, una externa e interna de naturaleza lamelar y fibrilar, respectivamente (Guignard & Zhou, 2005).

Finalmente, la especie actual *Ginkgo biloba* L muestra hojas flabeliformes pero típicamente divididas en dos lóbulos. A su vez, presenta papilas en ambas epidermis y es hipostomática (Villar de Seoane, 1997) como lo visto en *G. ticoensis*. Ultraestructuralmente, la cutícula de *Ginkgo biloba* es distinta a la de *G. ticoensis* y *G. skottsbergii* ya que está diferenciada en dos capas, una externa con lamelas y una interna, fibrilar (Taylor *et al.*, 1989; Villar de Seoane, 1997).

CONCLUSIONES

G. ticoensis y *G. skottsbergii* poseen hojas con un patrón morfológico muy semejante, pero con caracteres anatómicos de la epidermis distintivos entre ambos taxones. Las diferencias son también marcadas en el análisis ultraestructural de las cutículas en corte. Lo mismo ocurre con *G. tigrensis*, que a pesar de compartir la misma morfología foliar, su membrana cuticular presenta otras características ultraestructurales. A su vez, las hojas de *G. ticoensis* y *G. skottsbergii* son diferentes a otras especies fósiles de Ginkgoales, tales como *Sphenobaiera huangii* y *Baiera furcata*, no solo a nivel morfológico sino también ultraestructural de la cutícula. Por otra parte, las hojas de la especie viviente *Ginkgo biloba*, que morfológicamente son más parecidas a las de las especies de *Ginkgoites*, no comparten, sin embargo, todos los caracteres ultraestructurales de la membrana cuticular.

El orden Ginkgoales, es quizás dentro de las gimnospermas el grupo que reúne más estudios de ultraestructura de la membrana cuticular, en especial de sus hojas.

Este estudio demuestra que estos caracteres ultraestructurales son también importantes para determinar las diferencias interespecíficas entre taxones con hojas morfológicamente semejantes,

como es el caso de las especies de *Ginkgoites* aquí tratadas. Dichos caracteres también son de utilidad para acentuar las diferencias que existen con los otros géneros de las Ginkgoales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a las Dras. Analía Artabe y Alba Zamuner de la División Paleobotánica del Museo de Ciencias Naturales de La Plata el préstamo del material de *G. ticoensis*. A la Agrimensora Amalia González la realización de la figura 1. El trabajo fue financiado por el Proyecto PIP CONICET 5093 «Estudios Paleobotánicos y Palinológicos en el Cretácico Inferior de la Cuenca Austral, Santa Cruz».

BIBLIOGRAFIA

- Archangelsky, S. 1965. Fossil Ginkgoales from the Tico Flora, Santa Cruz province, Argentina. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 10: 121-137.
- Corbella, H., 2001. Tuffs of the Baqueró Group and the Mid-Cretaceous frame Extra Andean Patagonia, Argentina. *11° Congreso Latinoamericano de Geología y 3° Congreso Uruguayo de Geología. Paper 190 7, 6 pp* (CD).
- Del Fueyo, G. M. & S. Archangelsky. 2005. A new Araucarian pollen cone with *in situ* *Cyclusphaera* Elsik from the Aptian of Patagonia, Argentina. *Cret. Res.* 26: 757-768.
- Frenguelli, J. 1937. La flórida jurásica de Paso Flores en el Neuquén. Con referencias a la de Piedra Pintada y otras floras jurásicas argentinas. *Revista del Museo de La Plata. Paleontología* 1: 67-108.
- 1946. Contribuciones al conocimiento de la flora del Gondwana Superior en la Argentina. *Notas del Museo de La Plata. Paleontología* 11: 101-158.
- Guignard, G. & Z. Zhou. 2005. Comparative studies of leaf cuticle ultrastructure between living and the oldest known fossil ginkgos in China. *Int. J. Plant Sci.* 166: 145-156.
- Guler, M. V. & S. Archangelsky. 2006. Quistes de dinoflagelados de la Formación Kachaike, Cretácico Inferior de la Cuenca Austral, provincia de Santa Cruz, Argentina. *13° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología (Bahía Blanca), Resúmenes*: 41.
- Lundblad, B. 1971. A restudy of the ginkgoalean leaves of the Mesozoic Flora of Lago San Martin, Patagonia (*Ginkgoites skottsbergii*-n.sp.). *J. Indian Bot. Soc.* 50A: 236-241.
- Halle, T. G. 1913. Some mesozoic plant-bearing deposits in Patagonia and Tierra del Fuego and their floras. *K. svenska Vetensk Akad. Handl.* 51: 1-58.
- Taylor, T. N. & E. Taylor. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, New Jersey, 982 pp.
- Taylor, W. A., T. N. Taylor & S. Archangelsky. 1989. Comparative ultrastructure of fossil and living gymnosperm cuticles. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 59: 145-151.

- Villar de Seoane, L. 1997. Comparative study between *Ginkgoites tigrensis* Archangelsky and *Ginkgo biloba* Linn. leaves. *The Palaeobotanist* 46: 1-12.
- Wang, Y., G. Guignard, F. Thévenard, D. Dilcher, G. Barale, V. Mosbrugger, X. Yang & S. Mei. 2005. Cuticular anatomy of *Sphenobaiera huangii* (Ginkgoales) from the Lower Jurassic of Hubei, China. *Amer. J. Bot.* 92: 709-721.
- Wu, X., X. Yang & Z. Zhou. 2006. Ginkgoalean ovulate organs and seeds associated with *Baiera furcata*-type leaves from the Middle Jurassic of Qinghai province, China. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 138: 209-225.
- Zhou, Z. & B. Zhang. 1989. A Middle Jurassic *Ginkgo* with ovule-bearing organs from Henan, China. *Palaeontographica* 211: 113-133.

Recibido: 4-VII-2006

Aceptado: 12-X-2006