

***Aequitriradites* Delcourt & Sprumont y *Couperisporites* Pocock, esporas de hepáticas, en el Cretácico Temprano de Patagonia, Argentina**

Sergio ARCHANGELSKY¹ & Ana ARCHANGELSKY^{1,2}

¹División Paleobotánica, Museo Argentino de Cs. Ns. "B. Rivadavia", Av. A. Gallardo 470 (1405) Ciudad de Buenos Aires. sarcang@fibertel.com.ar. ²Museo Paleontológico "E. Feruglio", Trelew, Chubut.

Abstract: *Aequitriradites* Delcourt & Sprumont and *Couperisporites* Pocock liverwort spores from the Early Cretaceous of Patagonia, Argentina. Spores belonging to liverworts are common components of Early Cretaceous assemblages in Southern Patagonia. Two genera, *Aequitriradites* and *Couperisporites* were identified from several localities and offshore wells in the Austral Basin. Three new species of *Aequitriradites*, viz. *A. plicatus*, *A. longispinosus* and *A. superpinulosus* are defined, together with the known species *A. spinulosus*, *A. verrucosus* and *A. baculatus*. *Couperisporites* is described and illustrated for the first time in Argentina with two species, viz. *C. lilianae* n.sp. and *C. sp.* Considerations on some morphological aspects related to ornamentation and exine structure are made as well as some stratigraphic implications on the distribution of these taxa. The taxonomic variety suggests favourable temperate/warm and humid environmental conditions for development of liverworts during the Early Cretaceous in Patagonia in agreement with data provided by other plant groups identified in the same assemblages.

Key words: Spores, liverworts, Early Cretaceous, Austral Basin, Patagonia, Argentina.

Durante el Cretácico Temprano las Hepáticas tuvieron un notable desarrollo en todo el planeta, hecho comprobado por la presencia de numerosos tipos de esporas con características morfológicas muy particulares y exclusivas de estas plantas. Su excelente preservación en los sedimentos se debe a la presencia de una exina relativamente gruesa y escultrada, con diferentes rasgos, que permitieron definir a los distintos morfógenos con bastante facilidad. Los géneros *Aequitriradites* Delcourt & Sprumont *emend.* Cookson & Dettmann, y *Couperisporites* Pocock, son ejemplos que avalan lo dicho. Ambos taxones tienen una distribución prácticamente ecuménica, y el número de especies en el primero de ellos es bastante alto, lo cual sugiere una importante diversidad.

En Argentina, *Aequitriradites* ha sido citado esporádicamente en estratos eocretácicos de Patagonia y jurásicos de Neuquén, aunque con pocas especies y ejemplares. *Couperisporites*, en cambio, se describe por primera vez en este trabajo.

MATERIAL Y METODOS

El material estudiado proviene de varias muestras de perforaciones (Archangelsky &

Archangelsky, 2004) realizadas en la Plataforma Continental frente al Estrecho de Magallanes (siglas MLD 3, MLD 4 y GIA 5) y de una serie de perfiles ubicados en la región cordillerana de la provincia Santa Cruz en las localidades de Bajo Comisión, Lago Cardiel y El Quemado (Fig. 1). Estos perfiles, en su etapa final de preparación, se darán a conocer en las correspondientes contribuciones estratigráficas. También fueron observados materiales descritos previamente en la Formación Anfiteatro de Ticó del Grupo Baqueró, la Formación Kachaike y de la perforación YPF SC C-10, todas de la provincia Santa Cruz.

Por una parte, se usaron residuos palinológicos antiguos, preservados en agua-glicerina. Los mismos fueron lavados y filtrados por mallas de 10 μm y 37 μm previo a un nuevo montaje para estudio. Las nuevas muestras de perfiles se procesaron con técnicas habituales de extracción (HCl, HF y neutralización), y posterior filtrado. El montaje se realizó siguiendo la técnica de Gambero & Cárdenas (1980). La observación se realizó con el microscopio Leitz Dialux (de la División Paleobotánica del MACN 'B. Rivadavia'). Las fotografías fueron realizadas con cámara digital Nikon Coolpix 990 y Leica DFC 280. El material estudiado con microscopía elec-

trónica de barrido (MEB) fue montado sobre papel fotográfico y película fotográfica y adherido a un taco y bañado en oro-paladio. Se fotografió el material con los microscopios Zeiss del Instituto Botánico Darwinion y Philips del MACN 'B. Rivadavia'. El repositorio del material estudiado forma parte de la colección de paleopalínología del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia" (sigla BA Pal). Los tacos usados para observación con el MEB están depositados en la colección paleobotánica del mismo museo bajo la sigla BA Pb MEB.

Para el uso de los términos palinológicos se ha utilizado el Glosario de Punt *et al.* (1994). En un caso especial, referido al ornamento que denominamos 'galea', hemos seguido la definición que fue sugerida por Sullivan (1964).

DESCRIPCIONES SISTEMATICAS

Género *Aequitriradites* Delcourt & Sprumont 1955, *emend.* Cookson & Dettmann 1961

Especie tipo: *Aequitriradites dubius* Delcourt & Sprumont, *emend.* Delcourt, Dettmann & Hughes, 1963.

Antecedentes. El género *Aequitriradites* fue creado por Delcourt & Sprumont para esporas provistas de una zona ecuatorial, sobre la base de ejemplares del Cretácico Inferior de Bélgica (Delcourt & Sprumont, 1955). Con posterioridad, Cookson & Dettmann (1961) y Delcourt, Dettmann & Hughes (1963), enmendaron la diagnosis original y reilustraron la especie tipo, *A. dubius*. Esta enmienda fue aceptada *a posteriori* por casi todos los investigadores y en varios trabajos se demostró la amplia distribución geográfica de *Aequitriradites*, fundamentalmente durante el Cretácico Inferior. En especial deben destacarse las contribuciones de Döring (1964) y Kotova (1968).

Maheshwari & Jana (2000) sugirieron que la especie tipo del género debería ser *A. inconspicuous*, la otra especie descrita en el trabajo original de Delcourt & Sprumont, debido a un error de asignación de coordenadas en la leyenda de la lámina II fig. 6, criterio no aceptado por otros autores y que tampoco compartimos aquí.

Dettmann (1963) y Kotova (1968) ya señalaron que las esporas de *Aequitriradites* presentaban una apertura distal característica, ubicada en el polo como una abertura o *hilum* y, al mismo tiempo, marcas trirradiadas en la cara proximal, que confirman su formación en tétrades tetraédricas. Por otra parte, la marca trirradiada puede faltar, o bien estar desarrollada de mane-

ra parcial. Ello sugiere que la germinación de las esporas se producía distalmente y permite relacionar *Aequitriradites* con algunos miembros actuales de las Marchantiophyta (o Hepatophyta). Los ejemplares que no presentan esta apertura distal (o sea que aún no han madurado), suelen tener una escultura más pronunciada en la región polar, la cual se desprende íntegramente y deja a veces un orificio de bordes bien definidos, provistos de algunos procesos remanentes de la ornamentación más gruesa. La afinidad con algunas formas actuales del orden Sphaerocarpaceae ya fue señalada por Dettmann (1963). Algunas especies fósiles, en nuestro caso, son parecidas a especies vivientes del género *Riella* Mont., que habita en Patagonia y Africa. Proskauer (1955) ilustró material sudafricano de *Riella alatospora* que muestra una morfología semejante a algunas especies fósiles de *Aequitriradites*.

La exina de *Aequitriradites* parece estar compuesta por tres capas, lo cual ya fue sugerido por Dettmann según puede observarse en algunos de los cortes realizados en material australiano (Dettmann, 1963, lám. 22 figs. 5, 12). Nuestras observaciones coinciden con esta interpretación y por ello estimamos que la esporopolenina que compone el esporoderma de las esporas (Taylor *et al.*, 1974) se diferencia en tres capas. La capa externa, que es la que se extiende en el ecuador y forma la zona, una capa media, generalmente la más gruesa, que compone el cuerpo central (y en parte también se interna en la zona ecuatorial), y la delgada capa interna que está adherida a la capa media y que tiene una mayor birrefringencia.

En las descripciones hemos tratado de evitar el término 'lesura trilete', que se usa para las pteridófitas, que poseen la apertura en la cara proximal. Por ello hemos preferido utilizar el término 'brazo/cresta trirradiada' para los engrosamientos proximales que se asemejan a los de las pteridófitas, pero que no poseen lesura radial dado que la apertura germinativa en las hepáticas es distal o ecuatorial. Por otra parte, estos brazos trirradiados proximales normalmente son incompletos o pueden faltar. Su presencia podría estar vinculada a una función de refuerzo para mantener erguida, con cierta rigidez, la zona ecuatorial durante una eventual flotación, habida cuenta de los ambientes muy húmedos en los que estos vegetales suelen (y solían) vivir.

Aequitriradites difiere de los géneros *Cooksonites* Pocock, y *Coptospora* Dettmann por carecer éstos de una zona membranosa. *Kraeuselisporites* Leschik, que es muy similar y posee una zona membranosa, no posee una apertura distal y tiene una lesura trilete proximal bien

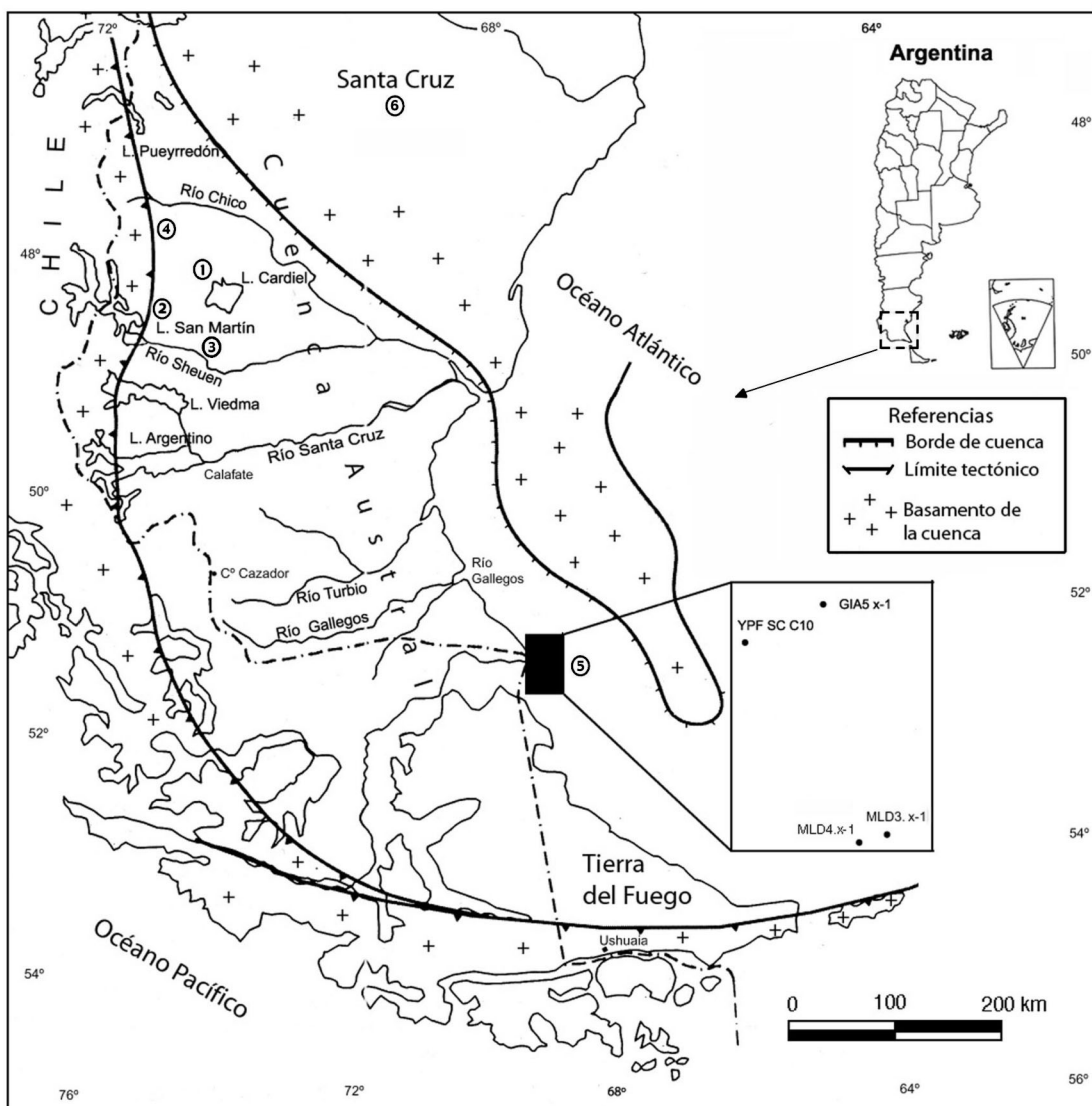


Fig. 1. Mapa mostrando las localidades de los perfiles de la Cuenca Austral donde fueron halladas las esporas estudiadas o citadas: 1) Lago Cardiel, Cerro Bayo; 2) Bajo Comisión; 3) Kachaike; 4) El Quemado (perfil El Moro); 5) Perforaciones del área Magallanes-Gallegos; 6) Anfiteatro de Ticó.

desarrollada, que indica una germinación proximal de afinidad pteridofítica.

El género *Aequitriradites* tiene representantes a partir del Triásico, con una especie (*A. minor* Mädlér), hallada en Alemania (Mädlér, 1964). Sin embargo, el género adquiere su máxima diversidad en el Cretácico Temprano, época para la cual se han descrito unas 20 especies. En el Cretácico de Patagonia se han descrito, ilustrado o citado hasta ahora cuatro especies: *A. spinulosus* (Cookson & Dettmann) Cookson & Dettmann, *A. verrucosus* (Cookson & Dettmann) Cookson & Dettmann, *A. baculatus* Döring y *A. sp.* (Archangelsky & Gamerro, 1965; Archangelsky & Seiler, 1980; Volkheimer & Quattrocchio, 1981; Baldoni & Archangelsky, 1983; Vallati, 1995; Aguirre-Urreta *et al.*, 1999; Martínez *et al.*, 2001 y A. Archangelsky & Llorens, 2003).

Los estudios palinológicos que se están desarrollando en la Plataforma Continental de Patagonia austral (S. Archangelsky & A. Archangelsky, 2004) y en varios perfiles cordilleranos de la Cuenca Austral (Fig. 1) permiten ampliar el número de especies y precisar, al mismo tiempo, algunas características morfológicas no consideradas en contribuciones previas.

Aequitiradites plicatus n. sp.

(Figs. 2 A-F; 5 C)

Diagnosis. Contorno ecuatorial subtriangular a subcircular. Cuerpo central circular-triangular. Zona ecuatorial granulosa de márgenes ondulados y frecuentes pliegues radiales; bordes irregularmente serrulados a crenulados. Cara proximal con crestas trirradiadas incompletas, en general ubicadas hacia los ángulos donde pueden sobresalir. Ornamentación proximal verrucosa, densa, algo menor a la presente en la cara distal. Base de verrugas circular a subpoligonal. Cara distal con ornamentación verrucosa, densa, en especial en la región polar donde las verrugas son mayores o bien pueden faltar dejando un orificio o fovea subcircular, cuyos márgenes están definidos por un ornamento grueso compuesto por verrugas y galeas. Ocasionales granos y conos presentes. Exina fuertemente engrosada en el ecuador del cuerpo central donde forma un conspicuo aro subcircular del cual nace la zona y los pliegues radiales.

Diagnosis. Amb subtriangular to subcircular with a circular-triangular central body. Equatorial zone granular with undulate margins and frequent radial folds; margins irregularly serrate to crenulate. Proximal face with triradiate incomplete ridges, usually situated toward the angles where they can project. Ornamentation proximally verrucate, with a slightly lower density than that of the distal face. Base of verrucae circular to polygonal. Distal face verrucate, with a higher density specially in the polar region where verrucae are larger or may lack, leaving an aperture or subcircular fovea, with margins defined by a thick ornament of verrucae and galeae. Granules and coni occasionally present. Exine very thick at the equator of the central body forming a subcircular ring from which the zone and radial folds arise.

Holotipo: BA Pal 5672, coord. 22/96.3 (Fig. 2 A); Pozo MLD 4, 1625.20 m.

Paratipos: BA Pal 5672 coord. 43.5/103 (Fig. 2 B); Pozo MLD 4, 1610.97 m. BA Pal 5673, coord.

41.5/113.5 (Fig. 2 D, E, F); Pozo MLD 4, 1625.20 m.

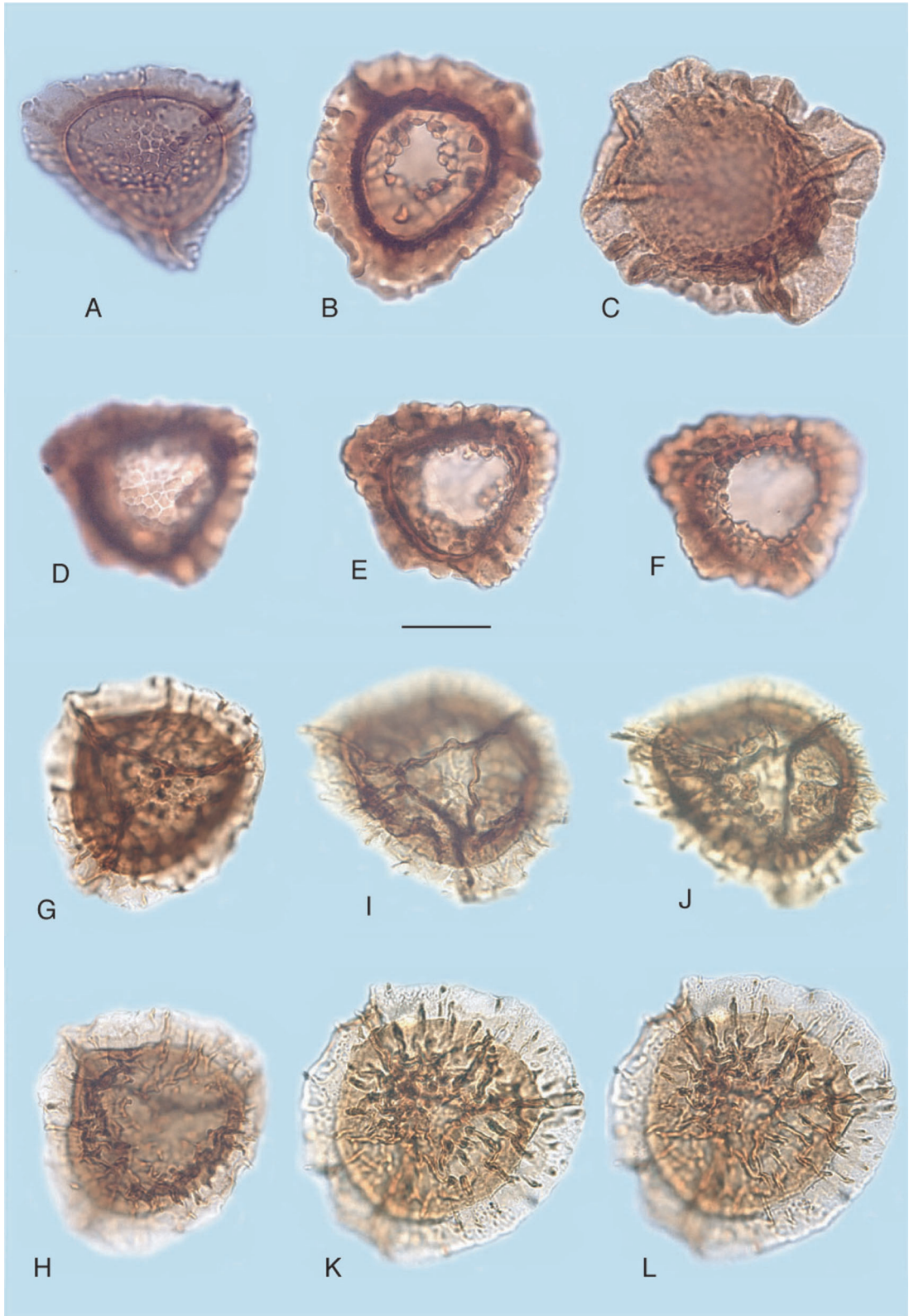
Material adicional estudiado: Pozo MLD-4, 1592.90 m, 1585.01 m, 1575.55m; Pozo YPF SC C 10, 1839 m.

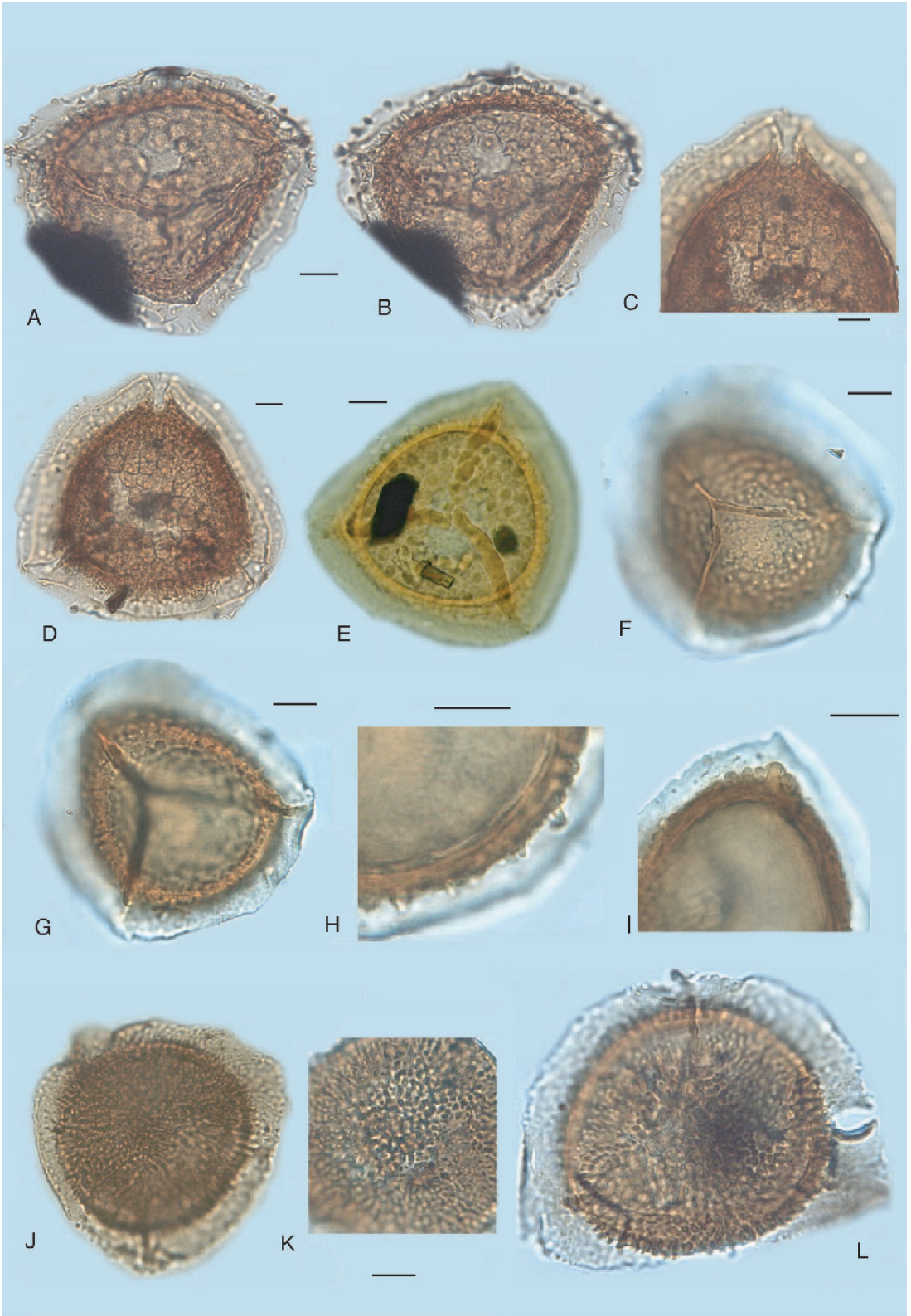
Medidas: Diámetro ecuatorial, 45-72 μm (14 ej.). Diámetro del cuerpo central, 29-39 μm . Ancho de la zona: en lados 4.8-10 μm , en ángulos hasta 12 μm .

Etimología. El epíteto específico alude a los pliegues radiales de la exina que se observan en la zona ecuatorial.

Descripción. El contorno ecuatorial varía desde subtriangular (Fig. 2 A) a circular (Fig. 2 B). Se ha observado un ejemplar anómalo, con un diámetro ecuatorial levemente mayor (74 μm) que presenta un contorno casi cuadrangular (Fig. 2 C), aunque coincide en las demás características específicas con *A. plicatus n.sp.* Otros dos ejemplares que miden 21 μm y 24 μm de diámetro, fueron considerados también anómalos y excluidos del rango de medidas dado en la diagnosis. Posiblemente hayan sido formas no desarrolladas y atípicas, en un estado de inmadurez. La zona es angosta, a veces más desarrollada en los ángulos donde está reforzada por los extremos de las crestas trirradiadas proximales (Fig. 2 A). Los márgenes ondulados a serrulados presentan proyecciones que a veces coinciden con los pliegues radiales de la zona (Figs. 2 B, C, E). Se observan algunos gránulos dispersos en la superficie de la zona. La marca de la téttrade se presenta como una cresta de 1.7-2.6 μm de espesor, la cual generalmente se desarrolla desde el ecuador del cuerpo central hacia el margen de la zona, y raramente aparece en la cara proximal del cuerpo (Figs. 2 A, C). El cuerpo central es grueso (hasta 2.5 μm de espesor en el ecuador), y visto por transparencia tiene forma de un aro circular (Fig. 2 B), el cual en ejemplares comprimidos sobresale en superficie. Algunos ejemplares presentan una apertura o fovea distal de contorno circular y 14-21 μm de diámetro, cuyos márgenes se hallan definidos por una ornamentación gruesa (Figs. 2 B, E, F).

Fig. 2. A-F, *Aequitiradites plicatus n. sp.* A, BA Pal 5672, coord. 43.5/103. Cara distal con escultura en el polo; B, Paratipo, BA Pal 5673, coord. 41.5/113.5. Cara distal mostrando apertura polar con ornamentación marginal. C, BA Pal 5674 coord. 33.7/111.7. Ejemplar de contorno ecuatorial subcuadrado y conspicuos pliegues radiales. D-F, Holotipo, BA Pal 5672, coord. 22/96.3. Focos proximal (D) mostrando escultura; ecuatorial (E) mostrando contorno y pliegues en la zona, y distal (F) mostrando apertura con ornamentación en su borde. G-L, *Aequitiradites longispinosus n.sp.* G-H, Paratipo, BA Pal 5678, coord. 33.8/93.2. Vista proximal (G) mostrando brazo trirradiado y distal (H) con una depresión polar circular; I-J, Holotipo, BA Pal 5678, coord. 49.5/98.5. Foco proximal (I) mostrando triángulo polar formado por los brazos trirradiados y distal (J) mostrando apertura parcialmente formada con algunos elementos ornamentales aún no desprendidos; K-L, Paratipo, BA Pal 5675, coord. 45.5/111.6. Dos vistas mostrando detalle de ornamentación espinosa y zona ecuatorial. Escala gráfica: 20 μm .





La ornamentación de la cara distal consiste primordialmente de verrugas y algunas galeas, con un diámetro basal de 2.1-4 μm ; las mayores, ubicadas en la región polar y en los márgenes de las foveas, alcanzan a tener un ancho de 5.5 μm . Las verrugas se disponen de manera apretada (la distancia entre ellas es menor a su diámetro basal), y su base puede ser circular a subpoligonal (Figs. 2 A, F; 5 C). El alto de las verrugas oscila entre 2-2.6 μm . También se observaron granos y algunos conos. La ornamentación de la cara proximal es también verrucosa, con elementos dispuestos de manera apretada y de un diámetro levemente menor a los de la cara distal (Fig. 2 D). La base puede ser subcircular a subpoligonal.

La exina tiene tres capas. La más externa, delicada, cubre el cuerpo central y se extiende en el ecuador de la espora para formar la zona; la capa media se vuelve más gruesa en el ecuador del cuerpo central; la delgada capa interna alcanza a tener 0.5 μm de espesor (Fig. 2 B).

Discusión y comparaciones. *A. plicatus n.sp.* se caracteriza por tener un aspecto más rústico que las demás especies del género, debido a sus numerosos pliegues, preferentemente radiales y a su zona de márgenes irregulares asentada sobre un ecuador engrosado. También su diámetro ecuatorial es, en general, algo menor al de las otras especies.

El ejemplar ilustrado como *Aequitiradites acusus* (Balme) Dettmann, por Schrank & Mahmoud (1998, fig. 5 K, L), del Aptiano de Egipto central tiene cierto parecido con nuestra especie por su grueso cuerpo central circular y su contorno general. Su diámetro ecuatorial (70 μm) entra en los valores máximos de *A. plicatus*, y el espesor del cuerpo central duplica al nuestro. Tiene una zona más extendida y no parece presentar los pliegues radiales que caracterizan la especie patagónica. Los ejemplares del Neocomiano al

Aptiano de Australia fueron descritos originalmente por Balme como *Zonalasporites acusus* (Balme, 1957 p. 27 lám. 5 figs. 64-65 y lám. 6 fig. 66). Son menores a los nuestros (38-57 μm , con una zona más reducida (4 μm) y no presentan pliegues radiales. Se asemejan en que el espesor ecuatorial del cuerpo central se destaca nítidamente.

La especie tiene una distribución geográfica restringida en la cuenca al área de Magallanes, y a los niveles más profundos, referibles a la Formación Springhill, todos ellos de origen netamente continental y previos a los primeros indicios de sedimentación marina.

Aequitiradites longispinosus n. sp.

(Figs. 2 G-L; 5 D, E)

? 1983. *Cyclocrystella sp.*, Kotova, p. 880, lám. 2 fig. 24.
1988. *Kraeuselisporites sp.*, Pons, p. 93, láms. 22 figs. 5-7 y 23 fig. 8.

Diagnosis. Espora zonada de contorno ecuatorial circular a circular-triangular convexo. Cuerpo central circular a triangular-convexo con la exina engrosada en el ecuador. Cara proximal con conspicuo engrosamiento trirradiado, sinuoso, generalmente completo, que llega hasta el margen de la zona. Cada rama del engrosamiento trirradiado se bifurca cerca del polo y se une con las bifurcaciones de las ramas vecinas conformando un triángulo equilátero. Apertura distal, cuando presente, polar, subcircular o de contorno poco definido, formando una depresión o un agujero y bordeada por elementos esculturales conspicuos. Zona hialina con márgenes irregulares provistos de ocasionales proyecciones espinosas que también saltuariamente aparecen en la superficie. Cara proximal lisa. Ornamentación mayor en la zona ecuatorial del cuerpo central, compuesta por espinas largas de base ensanchada y ápice agudo,

Fig. 3. A-D, *Couperisporites lilianae n.sp.* A-B, Paratipo, BA Pal 5664, coord. 34.5/102. Vista proximal-ecuatorial (A) mostrando brazos trirradiados sinuosos y zona; nótese las finas perforaciones de la capa externa de la exina. Vista ecuatorial-distal (B) mostrando apertura rodeada por galeas de base poligonal. C-D, Holotipo, BA Pal 5664, coord. 50/101.9. Detalle (C) mostrando el repliegue de la exina formando un poro en el ángulo, y aspecto general (D) mostrando la doble zona ecuatorial y la apertura distal rodeada por galeas de base poligonal. E-I, *Aequitiradites baculatus* Döring. E, LP Pb P. m. 257, ejemplar ilustrado originalmente en Archangelsky & Gambero, 1965 lám. 3 figs. 3,4. El color amarillento se debe al distinto medio de inclusión utilizado en esa época, aunque se han conservado intactos los detalles ornamentales de la exina; F-H, BA Pal 5067, coord. 51.3/110. Vista proximal (F) mostrando brazos trirradiados, vista proximal-ecuatorial (G) mostrando ornamentación baculo-verrucosa y zona, con detalle de corte óptico del cuerpo central (H) donde se observa ornamentación baculada y corte de exina con una delgada capa interna; BA Pal 5067, coord. 35.8/101, corte óptico de exina en el ángulo del cuerpo central, mostrando báculas y verrugas. J-L, *Aequitiradites superspinulosus n.sp.* J, Holotipo, BA Pal 5669, coord. 55.9/100. Vista general mostrando ornamentación densa y zona con reborde; K, BA Pal 5666, coord. 55/104. Detalle de la cara distal mostrando apertura incipiente; L, Paratipo, BA Pal 5667, coord. 33.1/107. Foco ecuatorial mostrando ornamentación en la zona y parte del cuerpo central. Escala gráfica, 10 μm .

simple o bifurcado con ángulo agudo, o con engrosamientos lacrimiformes. Cara distal con espinas robustas, largas, de base ensanchada, juntas a algo separadas, mayores hacia el polo distal donde se muestran diferenciadas del resto. Exina compuesta por tres capas.

Diagnosis. Spore zonate with a circular to convex triangular amb. Central body circular to convex triangular amb with the exine thickened at the equator. Proximal face with an almost complete, sinuous and triradiate thickening which reaches the zone margin. Each branch of this thickening bifurcates near the pole and joins with the bifurcation of the neighbouring branches forming an aequilateral triangle. Polar distal aperture, if present, subcircular to poorly defined, forming a depression or hole, limited by conspicuous sculptural elements. Zone hyaline with irregular margins and occasionally spine projections. Proximal face smooth. Ornamentation larger at the equatorial region of the central body with basally enlarged long spines that have simple or bifurcated acute apexes, or drop-like thickenings. Distal face with strong and long spines with enlarged bases, fused to slightly separated, larger toward the distal pole where they are differentiated. Exine has three layers.

Holotipo: BA Pal 5678, coord. 49.5/98.5 (Figs. 2 H, I); Pozo MLD 3, 1651 m.

Paratipos: BA Pal 5678, coord. 33.8/93.2 (Figs. 2 G, J); Pozo MLD 3, 1651 m. BA Pal 5675, coord. 45.5/111.6 (Figs. 2 K, L); Pozo MLD 4, 1584.01 m.

Medidas: Diámetro ecuatorial, 49-68 μm (25 ejs.); diámetro del cuerpo central, 34-49 μm (20 ejs.); ancho de la zona, 4-11 μm .

Etimología: la especie alude a la longitud de las espinas.

Descripción. Muchos ejemplares suelen presentar un engrosamiento distal incompleto y paralelo al ecuador, a modo de pliegue sobre el cual se disponen espinas largas (Fig. 2 H). En los ejemplares mejor conservados este pliegue circular no está presente, por lo cual sospechamos que el mismo puede deberse a efectos de compresión durante la fosilización. Es también común observar pliegues radiales sobre la zona, a modo de

engrosamientos que parecen reforzarla y darle rigidez. De todas formas, los brazos del engrosamiento trirradiado proximal se extienden hasta los márgenes de la zona y resaltan su silueta sinuosa (Figs. 2 G, I). El ancho de estas crestas o labios varía de 2-4 μm . En el mismo borde, suelen formar una típica escotadura breve en forma de V (Figs. 2 K, L). La cara proximal es lisa y solo presenta espinas y conos esparcidos en la superficie de la zona (Fig. 2 I).

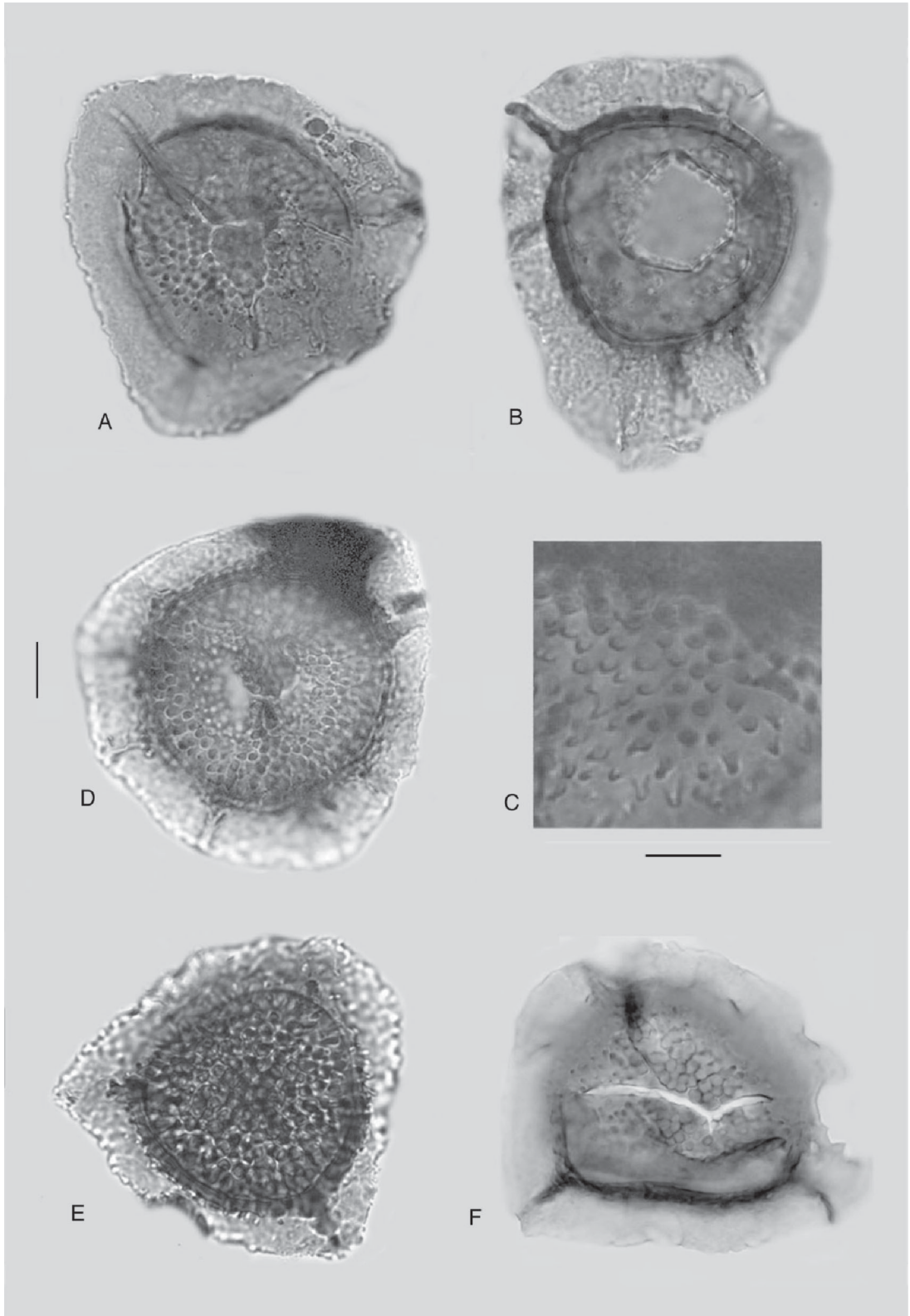
En vista ecuatorial (Fig. 5 D) se observa la zona como un delicado velo que se inserta directamente en el ecuador engrosado del cuerpo central. Los elementos ornamentales mayores se distribuyen en la zona ecuatorial. Las bases de las espinas están ensanchadas y pueden entrar en contacto con bases vecinas, formando a veces muros sinuosos continuos sobre los que se disponen las espinas (Figs. 2 L; 5 E). Las mismas, cuando están algo separadas, tienen contornos circulares a poligonales. Las espinas pueden ser rectas y agudas, o bien algo sinuosas, con un espesor variable en su extensión, rematando en ápices agudos, bifurcados, o con engrosamientos lacrimiformes apicales (Figs. 2 H, K, L; 5 E).

La cara distal presenta forámenes o bien depresiones en la región polar (Figs. 2 I, J) cuyo ancho es variable (9-21 μm). En ambos casos los contornos subcirculares están resaltados por ornamentos compactos compuestos por galeas de bases fusionadas que a veces alcanzan a formar estructuras anulares discretas (Fig. 2 H). El ancho basal de las galeas varía entre 2.5-4 μm . El espesor total de la exina varía entre 1.7-2.6 μm .

Discusión y comparaciones. Una de las características distintivas de la especie es el triángulo que forman en el polo proximal los brazos trirradiados. *Aequitiradites sp. A*, del Jurásico medio de la Cuenca Neuquina (Volkheimer & Quattrocchio, 1981; Martínez *et al.*, 2001) tiene esta misma característica, pero es una especie muy distinta por la escultura que está formada por cortas espinas y por una zona de márgenes enteros.

Cyclocrystella sp. del límite Jurásico-Cretácico del Plateau de las Malvinas es muy se-

Fig. 4. A-C, *Aequitiradites spinulosus* (Cookson & Dettmann) Cookson & Dettmann. A, BA Pal 5677, coord. 30/108.5. Vista general mostrando zona ecuatorial más amplia en los ángulos, ornamentación de espinas en el cuerpo central y desprendimiento incipiente de la exina en el polo distal en forma de opérculo; B, BA Pal 5044, coord. 32.2/113. Ejemplar mostrando amplia zona ecuatorial y clara apertura distal, poligonal; C, BA Pal 5678, coord. 53.4/100.5. Detalle de exina proximal mostrando espinas espaciadas; D-F, *Aequitiradites verrucosus* (Cookson & Dettmann) Cookson & Dettmann. D, BA Pal 5676, coord. 41.4/109.2. Vista distal mostrando apertura polar y ornamentación verrucosa; E, BA Pal 5679, coord. 48.3/96.8. Vista distal de un ejemplar con verrugas densamente dispuestas, algunas de las cuales están capitadas por proyecciones espiniformes; F, BA Pal 5677 coord. 28.7/103.3. Vista distal mostrando ornamentación verrucosa compacta, más desarrollada en el polo. Escala gráfica, 20 μm ; para la figura C, 10 μm .



mejante a nuestra especie (Kotova, 1983 lám. 2 fig. 24). Presenta el típico triángulo polar proximal y una ornamentación de espinas largas que suelen unirse por las bases. La palinoflora del Plateau de Malvinas tiene mucha semejanza en sus componentes con la de Cuenca Austral y Grupo Baqueró.

Kraeuselisporites sp. del Aptiano de Colombia es idéntica a nuestra especie, tanto por su tamaño como por la forma y ornamentación, compuesta por espinas que tienen la misma longitud y disposición (Pons, 1988). En la descripción no se menciona la presencia de una apertura en el polo distal, pero ésta puede verse en la ilustración (Pons, *l.c.*, lám. 22 fig. 6). También presenta el triángulo proximal formado por los brazos trirradiados.

***Aequitiradites superspinulosus* n. sp.**

(Figs. 3 J – L; 5 F; 6 A)

Diagnosis. Espora zonada de contorno ecuatorial circular a triangular-convexo. Cuerpo central circular con la exina poco engrosada en el ecuador. Cara proximal usualmente sin brazos trirradiados sobre el cuerpo, solo a veces con las extensiones de los mismos sobre la zona y en la franja ecuatorial. Cara distal con una apertura polar de bordes irregulares. Zona ecuatorial delicada, de márgenes serrulados a crenulados irregularmente, a veces con un reborde perimetral engrosado, de ancho casi constante o levemente mayor en los ángulos. Superficie de la zona con pocas espinas diminutas y espaciadas. Ornamentación similar en ambas caras, compuesta por diminutas espinas o conos de 1-2 μm de alto, dispuestos apretada y uniformemente en toda la superficie, desde los polos hasta el ecuador. Exina 1-2 μm de espesor, con tres capas.

Diagnosis. Zonate spore with a circular to convex triangular amb. Circular central body with a slightly thickened exine at the equator. Proximal face usually without triradiate arms over the body, sometimes only with their extensions over the zone and equatorial region. Distal face with a polar aperture of irregular margins. Equatorial region delicate with serrate to crenulate margins, sometimes with a thickened perimetral border of an almost constant width, slightly larger at angles. Zone with minute and spaced spines. Similar ornamentation on both faces, with minute spines or conical 1-2 μm high, tightly and uniformly disposed over the whole surface, from poles to equator. Exine 1-2 μm thick, with three layers.

Holotipo: BA Pal, 5669 coord. 55.9/100 (Fig. 3 J); Lago Cardiel, Cerro Bayo NF 27/04, Formación Piedra Clavada, Miembro Karken.

Paratipo: BA Pal 5667, coord. 33.1/107 (Fig. 3 L); Lago Cardiel, Cerro Bayo NF 2/01 A, Formación Piedra Clavada, Miembro Karken.

Medidas. Diámetro ecuatorial 48-70 μm (13 ejes); ancho zona, 4.6-11 μm .

Material adicional estudiado: 1) Formación Piedra Clavada, Miembro Karken: Lago Cardiel, Cerro Bayo, NF 1/01, 2/01. 2) Formación Kachaika: perfil El Moro, NF 17/03; perfil Bajo Comisión, NF 3/02, 6/02, 7/02, 17/02 (el punto 9). 3) Formación Springhill: Plataforma Continental, pozo MLD-4, 1584.01 m.

Etimología: alude al elevado número de espínulas densamente dispuestas.

Descripción. *Aequitiradites superspinulosus* n. sp. presenta un típico contorno ecuatorial subtriangular a circular (Figs. 3 J, L; 5 F; 6 A), tanto del cuerpo como de la zona, la que puede tener un ancho levemente mayor en los ángulos cuando presenta la extensión de los brazos trirradiados proximales (Fig. 3 L). La zona es muy delicada y su superficie presenta diminutas ondulaciones que la hacen aparecer escabrada (Figs. 3 J, L). A veces el borde tiene un engrosamiento perimetral incompleto (Fig. 3 J). En la cara proximal aparecen brazos trirradiados incompletos, que se ubican sobre la zona, generalmente en los ángulos, y en parte sobre la franja ecuatorial (Figs. 3 L; 5 F). En la cara distal se insinúa una apertura de ubicación polar (Fig. 3 K). Cuando ésta se desarrolla, es irregular, en forma de fisuras o espacios poligonales de márgenes más o menos enteros. No se observa un cambio de ornamentación con respecto al resto del cuerpo (Fig. 3 K). La ornamentación es uniforme en ambas caras (Fig. 6 A), compuesta de espinas y conos compactos de ancho basal parejo (Figs. 3 L; 6 A). La exina en el ecuador del cuerpo aparece más gruesa, a modo de cíngulo sobre el cual se apoya la zona (Fig. 3 L).

Discusión y comparaciones. Esta especie es fácilmente confundible con *A. spinulosus* (Cookson & Dettmann) Cookson & Dettmann, de la cual difiere por la escultura dispuesta de una manera mucho más regular y compacta y de una altura siempre uniforme tanto en la cara proximal como distal. En el material típico de *A. spinulosus* la ornamentación es más variada, dispuesta de una manera más espaciada en la región ecuatorial y más compacta en el polo distal que en el proximal (Cookson & Dettmann, 1958:113, lám. 18 figs. 9-12). También difiere por el típico contorno ecuatorial, normalmente circular, y por la ausencia de brazos trirradiados proximales que suelen ser pronunciados y completos en *A. spinulosus*. Al respecto, ya Cookson y Dettmann (1958:113) habían sugerido que todas las formas que incluyeron en *A. spinulosus*

eran sumamente variables, y que podían corresponder a más de un taxón. En tal sentido, los ejemplares que ilustran en la lámina 18, fig. 13 y lámina 19, fig. 6 tienen la mayor semejanza con la nueva especie, por poseer el cuerpo central prácticamente de contorno circular y la ornamentación con espinas de tamaño uniforme y densamente dispuestas. *A. spinulosus* es una de las especies del género más ampliamente citadas para el Cretácico en diversas regiones, y muchas determinaciones que hemos visto en la literatura son poco precisas, abarcando un amplio espectro de variabilidad, especialmente en el tipo y densidad de ornamentación. Entre tales formas, hay algunas con denominación diferente, que probablemente se asemejen a la especie patagónica.

Aequitriradites ornatus Upshaw del Cretácico Superior de Wyoming, USA, tiene semejanza con nuestra especie por su contorno ecuatorial subcircular y una ornamentación espinosa muy densa. Sin embargo, difiere en su tamaño mucho mayor (diámetro ecuatorial 64-102 μm y zona hasta 19 μm). También tiene brazos trirradiados muy marcados, con labios prominentes, y las espinas de la ornamentación miden hasta 7.5 μm de alto (Upshaw, 1963). Esta especie fue citada también para el Albiano de USA (Wingate, 1980) y el Albiano-Cenomaniano de Groenlandia (Koppelhus & Pedersen, 1993).

Otra especie parecida es *Aequitriradites echinatus* Pu & Wu, del Cretácico Inferior de China (Li & Liu, 1994, Fig. 6 c). Posee un diámetro ecuatorial mayor (75 μm) y también una zona ecuatorial más ancha (más de 10 μm) y sin reborde. El tipo de ornamentación y su densidad, parecen ser semejantes a *A. superspinulosus n.sp.*, así como el cuerpo que tiene un contorno ecuatorial subcircular.

Aequitriradites cooksonae Döring del Wealdeno de Alemania es también semejante a *A. superspinulosus n.sp.* Tiene tamaño similar y una ornamentación densa y espinosa en la cara proximal (Döring, 1964:470, lám. 3 figs. 4-6). Difiere de la especie patagónica por una zona ecuatorial más delgada, espinas más altas y de ancho basal mayor (3-4 μm de alto x 2.5-3.5 μm de ancho basal), y por la ornamentación más delicada, compuesta por elementos cónicos o granulados en la cara distal. La marca trirradiada proximal es también más completa y notoria en los ejemplares europeos.

***Aequitriradites baculatus* Döring 1964**

(Figs. 3 E – I)

Descripción. Contorno ecuatorial subtriangular a subcircular de ángulos redondeados y la-

dos convexos (Figs. 3 E, G). El cuerpo central es subcircular a subtriangular en vista polar. La marca trirradiada proximal es conspicua, en forma de una cresta más o menos pronunciada, continua a discontinua, llegando a veces casi hasta el borde de la zona (Figs. 3 E, F). En general, el desarrollo de las crestas es desigual, y puede faltar una de ellas. Las mismas, cuando son macizas, tienen bordes irregulares o bien pueden estar formadas por la unión de grandes procesos verrucosos a tuberculados; ambos tipos de proceso pueden verse en un mismo ejemplar (Figs. 3 E, H). Las crestas tienen un ancho que varía entre 1.6-3.5 μm . La zona ecuatorial es membranosa, algo más ancha en los ángulos que en los lados, con una superficie provista de escasos gránulos y con un margen ondulado a serrulado que puede estar débilmente engrosado en casi todo su contorno (Figs. 3 G, I). El cuerpo central (34-55 μm de diámetro) es muy grueso en el ecuador (hasta 4.7 μm) con una capa interna de la exina visible y delgada (Fig. 3 H). La cara proximal tiene una escultura menos pronunciada que la cara distal, compuesta por granos, conos, algunas verrugas y báculos espaciadas, con una mayor densidad hacia el ecuador (Figs. 3 H, I). La cara distal está densamente ornamentada por verrugas y báculos, de contorno basal circular a poligonal y en contacto lateral a algo separadas (Fig. 3 E). Las mayores tienen hasta 3 μm de altura y su ancho basal varía entre 1.5-3 μm (Figs. 3 E, H, I). Una abertura distal o fovea puede presentarse en la región polar. Su contorno puede ser subcircular (Fig. 3 E) o en forma de una fisura irregular. La exina está compuesta por tres capas.

Medidas. Diámetro ecuatorial 60 (66) 73 μm (23 ej.); ancho de la zona, en el ángulo, 7-15,7 μm , en los lados, 4-11 μm . Exina, 3.7-5.8 μm .

Material estudiado: Provincia Santa Cruz, Estancia Bajo Tigre, Formación Anfiteatro de Ticó, NF Pique de Carbón. Aptiano Temprano. Previamente fue hallada en la misma localidad pero en el NF *Brachyphyllum* (Archangelsky & Gamero, 1965). La especie también fue citada para la Formación Kachaika, probablemente de edad albiana (A. Archangelsky & Llorens, 2003).

Discusión y comparaciones. La exina parece estar compuesta por tres capas. La más externa se extiende en el ecuador para formar una zona continua. Tal como señala Dettmann hay una pequeña separación de esta capa con la capa media en el ecuador, formándose un delgado canal periférico, visto en cortes transversales en otras especies del género (Dettmann, 1963 p. 93; lám. 22 fig. 12). La capa media está fuertemente engrosada, especialmente en el ecuador y puede considerarse como un verdadero cíngulo. Esta

estructura se asemeja bastante a una cingulizona que suele hallarse en algunas esporas paleozoicas (*Cristatisporites*, *Vallatisporites*). La capa interna es, en cambio, muy delgada y vista al microscopio óptico suele destacarse por una birrefringencia mayor.

La marca trirradiada (trilete) es muy característica de la especie y suele presentar dos brazos más desarrollados que el tercero, que incluso puede faltar. Cada brazo suele estar formado por gruesos elementos alineados radialmente, fusionados en distinto grado, que se extienden hasta la zona llegando casi hasta el margen. Cuando falta un brazo del trilete, la capa media de la exina desarrolla a veces un apéndice agudo que se incrusta en la zona.

La superficie de la zona, sin considerar los elementos esculturales, presenta un aspecto algo arrugado (no liso), aunque no parece estar perforada como en otras especies de *Aequitriradites*.

Hemos revisado el material original determinado por Archangelsky & Gamero como *A. baculatus* que aquí ilustramos en color (Fig. 3 E). Los otros ejemplares vistos proceden del mismo sitio, de un nivel fosilífero muy cercano al original. Mantenemos la determinación pues hay un parecido con los ejemplares originales descritos por Döring quien en su diagnosis se refiere a una ornamentación exclusivamente baculada; sin embargo, en sus ilustraciones también pueden observarse otros elementos, en especial verrucosos (Döring, 1964, lám. 2 figs. 5, 6).

El ejemplar de la especie ilustrado por A. Archangelsky & Llorens, que procede de la Formación Kachaike (A. Archangelsky & Llorens 2003 Fig. 3 H) tiene una ornamentación esencialmente baculada, y por lo tanto más acorde con la diagnosis original de Döring.

A. baculatus también ha sido citada e ilustrada para el Cretácico Temprano del norte de Camerún, Africa (Dejax & Brunet, 1996 lám. 2 fig. 8).

Aequitriradites verrucosus (Cookson & Dettmann) Cookson & Dettmann, 1961.
(Figs. 4 D-F; 6 E, F)

1958 *Cirratriradites verrucosus* Cookson & Dettmann, p. 112, lám. 18 figs. 2-6.

1961 *Aequitriradites verrucosus* (Cookson & Dettmann), Cookson & Dettmann, p. 427, lám. 52 figs. 1-6.

Material estudiado: Pozo MLD-3 (1651 m, 1656.6 m); perfil Bajo Comisión (PBC-1, PBC-3, PBC-7), Formación Kachaike.

Medidas. Diámetro ecuatorial, 57-69 μm (6 ej.); diámetro del cuerpo, 44-46 μm ; ancho de la

zona, 5-12 μm ; apertura distal, 15 μm ; exina (total), 1.8-2.9 μm ; capa interna de exina, 0.4-0.6 μm .

Comentarios. Hemos incluido en esta especie algunos ejemplares cuya ornamentación es básicamente verrucosa, pero que también poseen verrugas con prolongaciones espiniformes, y que a primera vista pueden confundirse con *A. spinulosus* (Figs. 4 E; 6 F). Estas formas intermedias, si bien no son frecuentes, suelen aparecer esporádicamente. La zona tiene generalmente un ancho uniforme en todo el contorno ecuatorial (Fig. 4 D), o bien puede ser algo más extendida en los ángulos (Fig. 4 E). Los brazos trirradiados se destacan sobre la zona o en la región ecuatorial del cuerpo central, raramente llegando al polo (Figs. 4 E, F; 6 E).

A. verrucosus tiene una distribución geográfica y estratigráfica amplia en el Cretácico. En Patagonia se la conoce para el Berriasiano-Valanginiano de la Formación Springhill (Baldoni & Archangelsky, 1983), en el Aptiano de la Formación Anfiteatro de Ticó (Archangelsky & Gamero, 1965) y Ranquiles (Vallati, 1995). También fue citada para el pozo Un Oil OS 1, del Cretácico Temprano de Chubut (Archangelsky & Seiler, 1980). En la presente contribución se amplía esa distribución a la Formación Kachaike, del Albiano de Santa Cruz, y a la Plataforma Continental del área de Magallanes, en sedimentos equivalentes a la Formación Springhill.

Aequitriradites spinulosus (Cookson & Dettmann) Cookson & Dettmann, 1961
(Figs. 4 A-C; 6 B-D)

1958. *Cirratriradites spinulosus*, Cookson & Dettmann p. 113, lám. 18 figs. 9-13, lám. 19 figs. 1, 2, 5-7.

1961. *Aequitriradites spinulosus* Cookson & Dettmann, Cookson & Dettmann p. 427, lám. 52 figs. 7-12.

Medidas: Diámetro ecuatorial, 45-84 μm (15 ej.); diámetro del cuerpo central, 37-49 μm ; ancho zona, 6-13 μm ; apertura distal, 14-21 μm ; espesor exina total, 1.6-3.8 μm ; capa basal de la exina, 0.3-1.0 μm .

Material estudiado: Pozo MLD-3 (1651 m); pozo MLD-4 (1625.20 m); perfil Bajo Comisión (PBC 1, PBC 3, PBC 6, PBC 7); Fm. Anfiteatro de Ticó (NF basal).

Comentarios. *Aequitriradites spinulosus* es una especie que presenta caracteres que pueden ser muy variables y, por lo tanto, a veces difícil de clasificar. Ya Cookson & Dettmann destacaron originalmente este hecho y sugirieron que, muy probablemente, habría más de una especie en el material que ellas describieron (Cookson &

Dettmann, 1958, p. 113). Estimaron que la principal variable sería la forma y el tamaño de la ornamentación, por una parte, y en menor medida, el tamaño de la espora. El material que hemos determinado tiene un alcance más restringido en sus caracteres, aunque hay variaciones que, no por lo escasas, son sin embargo llamativas, como por ejemplo aquellos ejemplares que tienen un contorno ecuatorial subcuadrado que se debe a las variaciones que presenta el ancho de la zona (ver Cookson & Dettmann, 1958, lám. 19 fig. 7). En la ornamentación, si bien predominan espinas (siempre cortas), pueden aparecer también conos y/o verrugas (Figs. 4 C; 6 B, C). La zona es ancha, más extendida en los ángulos (Figs. 4 B; 6 B) y finamente ornamentada. En la cara distal suelen hallarse las aperturas que pueden ser poligonales (Fig. 4 B), marcadas por una ornamentación gruesa, o subcirculares (Figs. 6 B, C). A veces, la exina no se ha desprendido del polo y aparece como un opérculo (Fig. 4 A). Los brazos trirradiados proximales suelen ser casi completos en los ejemplares mejor preservados (Fig. 6 D). Fue hallada una tétrade que muestra claramente la posición distal de la apertura (Fig. 6 C).

La distribución estratigráfica de *Aequitriradites spinulosus* en nuestro país abarca todo el Cretácico Inferior. Ha sido registrada en las siguientes formaciones: Springhill, Berriasiano-Valanginiano (Baldoni & Archangelsky, 1983), Anfiteatro de Ticó, Aptiano (Archangelsky & Gamarro, 1965, confirmado con material estudiado en este trabajo), Ranquiles, Aptiano (Vallati, 1995), Agrio, Hauteriviano (Aguirre-Urreta *et al.* 1999) y Kachaike, Albiano (A. Archangelsky & Llorens, 2003). El material del perfil Bajo Comisión estudiado en este trabajo, corresponde a la Formación Kachaike, mientras que los ejemplares de la Plataforma Continental (MLD-3 y MLD-4) se hallan en sedimentitas equiparables a la Formación Springhill, sección continental (inferior).

Por otra parte, se confirma la distribución ecuménica de *A. spinulosus* en el Cretácico y, al mismo tiempo, su presencia en Patagonia durante el Cretácico Temprano (y por ahora su ausencia más hacia el norte de América del Sur).

Género *Couperisporites* Pocock 1962

Especie tipo: *Couperisporites complexus* (Couper 1958) Pocock 1962

Antecedentes. Pocock (1962) creó el género *Couperisporites* sobre la base de material wealdeano de Inglaterra determinado por Couper (1958) como *Cingulatisporites complexus*, y agre-

gó otros especímenes nuevos, procedente del Cretácico Temprano de Canadá. Definió esta espora como zonada, con una marca trilete proximal que presenta una bifurcación terminal. La ornamentación distal se destaca en una franja ecuatorial con elementos rugulado-verrucosos y una región polar con elementos robustos, de base poligonal que llevaban una espina (Pocock, 1962 p. 50, figs. texto 13-1 y 13-2). Sin embargo, en esta diagnosis no mencionó la existencia de una apertura distal por desprendimiento de los elementos poligonales, aunque ésta se ilustra parcialmente en la lámina 6 fig. 4 (izquierda de la foto). Con posterioridad Singh (1964) amplió la distribución estratigráfica de la especie en Canadá hasta el Albiano medio. No agregó datos diagnósticos y tampoco mencionó una apertura distal (Singh, 1964, p. 84, lám.10 figs. 4-10).

Dettmann (1963) creó la nueva turma Hilates para esporas que poseen una apertura polar, tanto distal como proximal, producida por la caída de los elementos esculturales. En la misma incluyó, entre otros géneros, *Aequitriradites* y *Couperisporites*. Aunque no modificó la diagnosis original de este último, Dettmann creó la nueva especie, *C. tabulatus*, que presenta una apertura polar proximal, y de hecho acepta, aunque sin mencionarlo, que la especie tipo debería poseer una apertura polar.

Kotova (1968) enmendó la diagnosis original y mencionó la presencia de una apertura distal (hilum) que se forma por una ruptura natural de la exina, y agregó que se presentan sectores deltiformes en los extremos de las marcas trirradiadas, vinculadas a la exina proximal muy delgada (que incluso puede faltar).

Con posterioridad Pocock (1970) estudió dos nuevas especies de *Couperisporites* de Canadá, del Jurásico Tardío y Cretácico Temprano, y ofreció una diagnosis genérica en la cual agregó la presencia de un leptoma en el polo distal, aunque no mencionó la enmienda previa de Kotova (1968). Agregó dos datos de interés estratigráfico y señaló que, por una parte, los géneros *Aequitriradites* y *Couperisporites* caracterizan el Cretácico Inferior, y por otra, que la presencia de una especie en el Jurásico Tardío es una indicación del advenimiento de la flora eocretácica.

Jansonius & Hill (1976) aceptaron la enmienda dada por Kotova, y también su interpretación estructural de la espora. En Argentina *Couperisporites*, si bien nunca fue descrito, fue citado en listas taxonómicas para la cuenca Golfo San Jorge, biozona *Interlobulites-Foraminisporis* (Archangelsky *et al.*, 1984) y para la Formación La Cantera en San Luis (Prámparo, 1988, 1990, 1994).

Couperisporites integra un grupo de esporas que probablemente pertenecían a Hepáticas, habida cuenta de la similitud que se observa con algunos representantes actuales, especialmente por la presencia de una apertura polar distal que funciona como área germinativa (Hässel de Menéndez, 1962, lám. 10 fig. 4).

***Couperisporites lilianae* n. sp.**

(Figs. 3 A-D)

Diagnosis. Espora de contorno ecuatorial triangular, lados convexos y ángulos redondeados. La exina presenta una delicada capa externa en ambas caras, con diminutas perforaciones, que se proyecta ecuatorialmente en una zona hialina. La proyección ecuatorial de esta capa es menor en la cara proximal que en la distal. En vista polar la zona muestra un margen circular externo definido y un margen circular interno paralelo, también definido. Ambos márgenes llevan espinas espaciadas y cortas. Un cuerpo interno de contorno subcircular está engrosado en el ecuador. Cara proximal con brazos trirradiados sinuosos, desarrollados o no, llegando a los ángulos donde se bifurcan y repliegan formando un poro. Cuerpo central con elementos esculturales desarrollados en la cara distal, más robustos hacia el polo, formados por galeas de base poligonal dispuestas de manera compacta, con generalmente una, a veces más, espina central. Una apertura subcircular o alargada se ubica en las cercanías del polo.

Diagnosis. Spore of triangular amb, convex sides and rounded angles. Exine with an external delicate and minutely perforate layer on both faces stretching equatorially as a hyaline zone. The extent of this layer at equator is shorter on the proximal face than on the distal face. In polar view the zone shows an external circular margin and a parallel inner circular margin. Both margins bear short and spaced spines. An internal body of a subcircular amb is thickened at equator. Proximal face with sinuous triradiate arms, totally or partially developed, reaching

angles where they bifurcate and fold to form a pore. Central body developing ornament at distal face, more robust at pole where galeae of polygonal base are compactly placed. Galeae bear one, sometimes more central spines. A subcircular to elongate aperture is placed near to or at the pole.

Holotipo: BA Pal 5664, coord. 50/101.9 (Figs. 3 C, D); Lago Cardiel, Cerro Bayo, Formación Piedra Clavada, Miembro Karken, NF 2/01.

Paratipo: BA Pal 5664, coord. 34.5/102 (Figs. 3 A, B); Lago Cardiel, Cerro Bayo, Formación Piedra Clavada, Miembro Karken, NF 2/01.

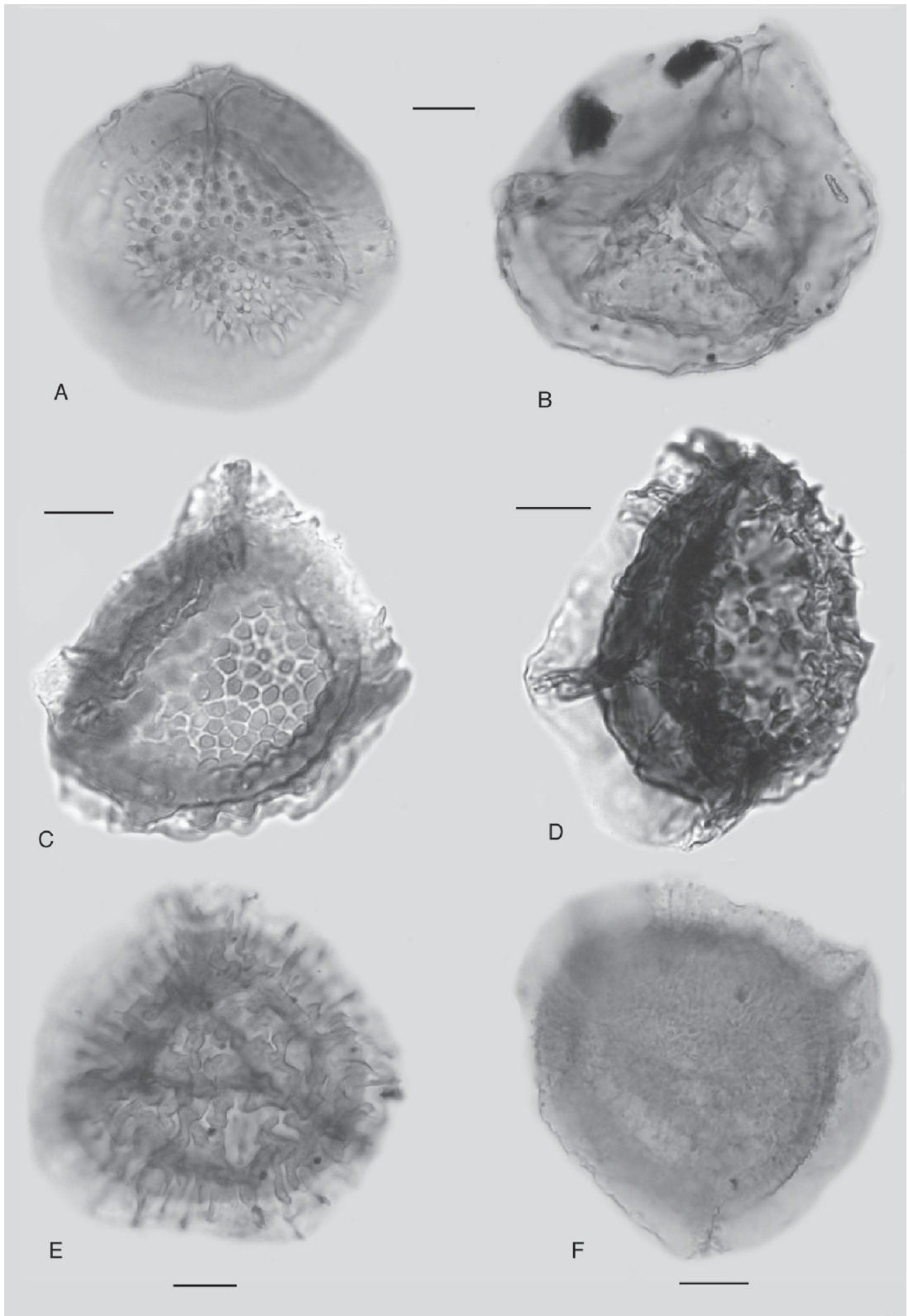
Etimología: dedicamos la especie a la Dra. Liliana Villar de Seoane quien gentilmente nos cedió el material para su estudio.

Material adicional estudiado: Lago Cardiel, Cerro Bayo, Formación Piedra Clavada, Miembro Karken, NF 3/01.

Medidas. Diámetro ecuatorial, 54 (81) 102 μm (9 ej.); diámetro del cuerpo central, 53-70 μm ; ancho zona, 7-14 μm ;

Descripción. Cuando están desarrollados, los brazos trirradiados son marcadamente sinuosos (Fig. 3 A) y llegan a los ángulos. Estos brazos actúan de sostén de la delicada capa externa de la exina. En los ángulos de la espora, esta capa forma el reborde de la invaginación producida por los brazos trirradiados (Fig. 3 C). El contacto de la proyección ecuatorial proximal con la proyección equivalente de la cara distal, está claramente marcada como una línea continua y paralela al margen de la zona (Figs. 3 C, D). Sobre esa línea, en el sector hialino distal de la capa externa, también aparecen saltuariamente cortas espinas (Fig. 3 A). Como los ejemplares fósiles se hallan comprimidos, se produce una superposición en la zona ecuatorial de la capa externa de la exina en ambas caras de la espora. En vista polar se observa el margen externo de la zona (extensión máxima de la capa externa de la exina distal), y sobre ella, como un círculo interno y paralelo se ve el borde que marca la extensión máxima de la capa externa de la exina proximal. Por lo tanto se puede interpretar que la espora poseía una doble zona ecuatorial, producto de las

Fig. 5. A-B. *Couperisporites* sp. A, BA Pal 5679, coord. 44.8/103.1. Vista proximal mostrando zona ecuatorial y cuerpo central con espinas espaciadas; B, BA Pal 5678, coord. 21.9/99.5. Ejemplar maduro mostrando brazos trirradiados proximales y área apertural circular en el polo distal; C, *Aequitiradites plicatus* n.sp., BA Pal 5671, coord. 35.9/108. Vista distal mostrando ornamentación verrucosa y cuerpo con ecuador engrosado; D-E, *Aequitiradites longispinosus* n.sp., D, BA Pal 5678, coord. 36.4/93.7. Vista lateral mostrando anillo ecuatorial y exina de cara proximal lisa (izquierda) y ornamentada distalmente (derecha); E, BA Pal 5678, coord. 47.2/104. Vista distal mostrando bases fusionadas de galeas formando muros sinuosos sobre el cuerpo; F, *A. superspinulosus* n.sp., BA Pal 5680, coord. 41.9/102.6. Vista distal mostrando contorno ecuatorial circular y ornamentación de pequeñas espinas en cara distal. Escala gráfica, 10 μm .



extensiones de largo diferente de la capa externa de la exina en la cara proximal y distal, respectivamente.

Es probable que las extensiones proximal y distal de la capa externa de la exina hayan dejado un espacio con el cuerpo central en la franja ecuatorial, el cual estaría relacionado con la invaginación o poro que se desarrolla en los ángulos. Esta invaginación podría estar vinculada a potenciales zonas de germinación ecuatorial, tal como acontece en algunos representantes vivientes de las hepáticas, y que también se observa en géneros fósiles (*Triporoletes*).

La apertura distal es un foramen de 13-14 μm de diámetro, que se forma por la caída de los elementos esculturales de base poligonal, que se produce de manera individual o bien de varias unidades fusionadas en una especie de opérculo (Figs. 3 B, D). Estos opérculos pueden hallarse como elementos sueltos en los preparados palinológicos. Las bases poligonales o galeas tienen un ancho que varía entre 5-10 μm y llevan espinas de 1-8 μm , comúnmente alrededor de 5 μm (Fig. 3 A, B).

El cuerpo central tiene la exina engrosada en el ecuador, a modo de cíngulo, de 4-7 μm de espesor (Fig. 3 A). La capa externa de la exina tiene un espesor de 2-3.5 μm , y está fuertemente adherida a la capa interna; por ello se observan prácticamente en el mismo plano óptico las diminutas perforaciones de hasta 0.6 μm de la capa externa de la exina, y las galeas infraestantes del cuerpo central (Figs. 3 C, D).

Comparaciones. *Couperisporites liliana* n.sp. difiere de la especie tipo, *C. complexus* (Jurásico Tardío-Abiano Medio de Canadá, del Wealdeano de Inglaterra y del Neocomiano de Siberia) por un tamaño menor (54-102 μm contra 80-132 μm), una zona ecuatorial más corta (7-14 μm contra 12-20 μm) y una clara proyección proximal de la capa externa de la exina, bien delimitada, que conforma una especie de segunda zona en la especie patagónica. Los brazos trirradiados de *C. complexus* son más anchos y rectos que en *C. liliana*. El ancho basal de las galeas es similar, pero las espinas que éstas llevan son más largas en el

material patagónico (1-8 μm contra 2-4 μm en el material canadiense y siberiano).

Couperisporites tabulatus del Neocomiano Tardío-Aptiano Temprano de Australia (Dettmann, 1963) difiere por ser la única especie del género que tiene una apertura que es proximal, y una zona ecuatorial muy breve (5-7 μm contra 7-14 μm en la especie patagónica), y exenta de ornamentación. Las dos capas de la exina en la especie australiana son más delgadas que en *C. liliana*.

Couperisporites rarus Kotova, del Albiano Temprano de Siberia (Kotova, 1968) es mayor en diámetro ecuatorial (90-130 μm) y ancho de zona (14.5-26 μm) que *C. liliana*. El brazo trirradiado proximal es recto en *C. rarus*, y las espinas que se asientan sobre las galeas son más cortas que en *C. liliana* (3-5 μm). Tiene semejanza en la extensión de la capa externa de la exina proximal conformando una línea continua sobre la zona distal (Kotova, 1968, lám.6 figs. 7,9).

Couperisporites jurassicus Pocock, del Jurásico Tardío de Canadá (Pocock, 1970) es más pequeña (56-67 μm) y los brazos trirradiados de la cara proximal son rectos. La cara distal presenta espinas breves de base circular y separadas entre sí. *C. vanguardensis* Pocock, del Cretácico Temprano de Canadá (Pocock, 1970) es una especie mucho más pequeña (44-45 μm). La cara distal presenta espinas cortas (2-3 μm) y espaciadas.

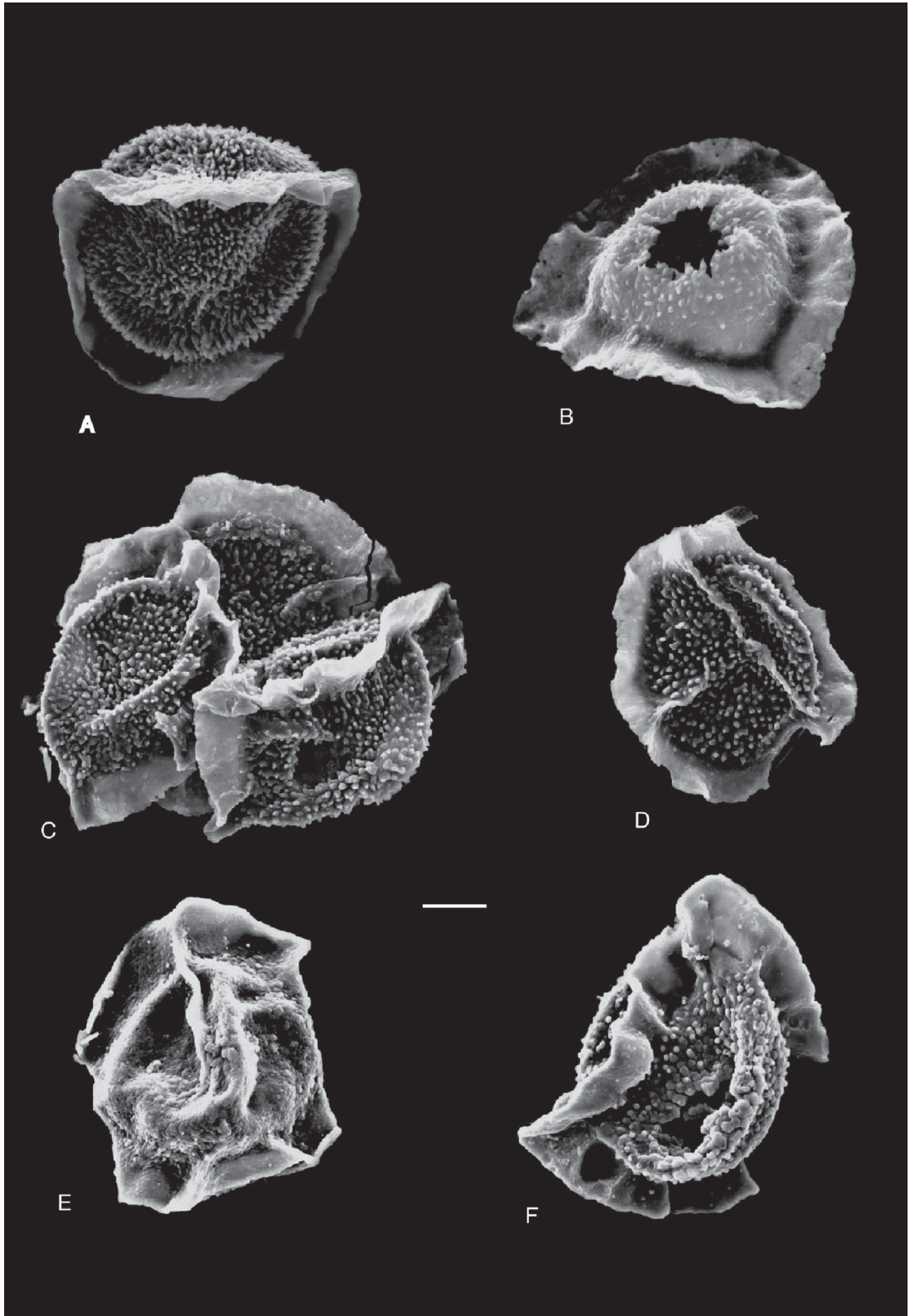
Couperisporites spinulosus Maheshwari et al. del Aptiano-Albiano de Zaire, por la descripción e ilustraciones, y tal como los mismos autores sugieren, es muy parecida (para nosotros idéntica) a *Aequitradites spinulosus*; por ello sugerimos que sea considerada en ese género (Maheshwari et al., 1977 p. 17, lám. 3 figs. 1-3).

***Couperisporites* sp. A**

(Figs. 5 A, B)

Descripción. Unos pocos ejemplares que difieren de *C. liliana* n. sp. han sido hallados en dos niveles inferiores de la perforación MLD-3 de la Plataforma Continental. Se caracterizan por

Fig. 6. A, *Aequitradites superspinulosus* n.sp. BA Pb MEB 238. Vista proximal y en parte distal, mostrando ornamentación y zona ecuatorial; B-D, *Aequitradites spinulosus* (Cookson & Dettmann) Cookson & Dettmann. B, BA Pb MEB 238. Vista distal de una espora mostrando apertura polar y ornamentación; C,D, BA Pb MEB 228. Tétrade (C) con una espora mostrando la apertura distal, y vista proximal (D) de un ejemplar mostrando brazos trirradiados y ornamentación; E-F, *Aequitradites verrucosus* (Cookson & Dettmann) Cookson & Dettmann. E, BA Pb MEB 227. Vista proximal mostrando brazos trirradiados incompletos y escasa ornamentación verrucosa; F, BA Pb MEB 228. Vista distal mostrando apertura y ornamentación verrucosa, también visible en un fragmento de la cara proximal donde aparece asimismo una espina. Escala gráfica, 10 μm .



un contorno ecuatorial subcircular con conspicuos brazos trirradiados proximales, resaltados por labios elevados, que nacen en el polo y se bifurcan en la zona ecuatorial (Figs. 5 A, B). El cuerpo central, también de contorno subcircular, tiene la exina engrosada en el ecuador, a modo de un cíngulo. La cara proximal es lisa y presenta cortas espinas espaciadas solamente en la zona, tanto en superficie como en el margen. En ejemplares no germinados (sin apertura distal), los brazos son rectos (Fig. 5 A), formados por la unión de la capa externa de la exina de facetas vecinas, las que al germinar la espora se abren y los labios pierden entonces la rigidez primitiva (Fig. 5 B). La cara distal, sobre el cuerpo central presenta una escultura de breves espinas y conos espaciados, de base circular, separados por una distancia igual o levemente mayor a su diámetro basal (Fig. 5 A). El largo de las espinas alcanza a 12 μm . En la zona ecuatorial, la ornamentación se reduce y se distancia más. La zona es ancha, 10 μm , y está formada por la unión de la capa externa de la exina de las caras proximal y distal, las que varían en extensión. Cuando una de ellas es más corta, su margen queda grabado como una línea que bordea el ecuador (Fig. 5 A). La apertura distal es amplia, subcircular, y se halla bordeada por un cordón de espinas que se fusionan por la base para darle cierta rigidez al borde del foramen (Fig. 5 B).

Medidas. Diámetro ecuatorial, 53-64 μm (3 ej.).

Material estudiado: Pozo MLD-3, 1651 m, 1656.6 m.

Comentarios. Esta especie difiere de *C. lilianae* n.sp. por un diámetro ecuatorial menor y por los elementos esculturales muy diferentes a las galeas de esa especie. La exina en *C. sp.* es hialina y por eso los elementos esculturales traslucen claramente al ser observados con el microscopio óptico.

En los ejemplares inmaduros, con los brazos trirradiados rectos y salientes, éstos en la parte distal se abren semejando una estructura retusa, tal como se observa en algunas esporas de pteridófitas. Esta división, o más bien separación entre la exina de facetas vecinas, forma una apertura ecuatorial o poro, tal como se observa en las otras especies del género.

Los primeros ejemplares vistos, que no presentaban la apertura distal, fueron tentativamente clasificados en el género *Kraeuselisporites*, con el cual pueden ser fácilmente confundidas.

CONCLUSIONES

Esporas referidas a hepáticas son frecuentes en las asociaciones palinológicas eocretácicas de Patagonia Austral. Entre los géneros que ofrecen interés por su morfología particular, *Aequitriradites* y *Couperisporites* han sido estudiados con detalle para lograr una mejor caracterización de las especies representadas en los estratos del Cretácico Temprano patagónico. Se ha podido determinar la presencia de taxones con una amplia distribución geográfica y estratigráfica, tales como *Aequitriradites spinulosus* y *A. verrucosus*, o con una distribución más restringida, como el caso de *A. baculatus*. Además, se registraron algunas especies nuevas, con caracteres distintivos: *A. plicatus*, *A. longispinosus*, *A. superspinulosus* y una forma que fue incluida en el género *Couperisporites*, *C. lilianae*, que se cita por primera vez en Argentina, junto a otra forma con asignación específica abierta, *C. sp.*

Los materiales estudiados provienen de diferentes perfiles y unidades litoestratigráficas y algunas especies parecen estar restringidas a formaciones determinadas. Tales son los casos de *A. plicatus*-*A. longispinosus* halladas solo en la Formación Springhill (Berriasiano-Valanginiano), y *A. superspinulosus*-*Couperisporites lilianae* que proceden de la Formación Kachaike (probablemente Albiano).

En cuanto a la morfología de estas esporas cabe destacar la estructura de la exina que posee tres capas definidas. La capa externa que cubre el cuerpo central de la espora, y se proyecta en el ecuador como una zona hialina, que puede estar separada (o desprendida) de la capa media, quedando entre ambas un espacio. En el caso del género *Couperisporites*, la capa externa de la exina a veces se extiende más en la cara distal de la espora que en la cara proximal, y en los ángulos se forma una invaginación semejante a un poro, donde la separación de las capas es manifiesta. La capa media de la exina conforma el espesor mayor del cuerpo medio de la espora, y generalmente está aún más engrosada en el ecuador, a modo de cíngulo. Finalmente, la capa interna está íntimamente ligada a la capa media y suele destacarse como una delgada franja con una birrefringencia más evidente. Esta morfología probablemente está vinculada a funciones de dispersión, relacionadas con una alta humedad ambiente, lo cual estaría de acuerdo con las condiciones en que viven las hepáticas en la actualidad.

Otro aspecto que puede destacarse en la morfología es la variedad de la ornamentación, que a veces presenta elementos compuestos, con bases amplias, sólidas, de contornos circulares a netamente poligonales y con espinas de variadas longitudes y formas que se asientan sobre dichas bases. Variaciones importantes en la ornamentación se han observado también en esporas de pteridófitas recuperadas en diferentes unidades formacionales del eocretácico patagónico. Es probable que todas estas variables morfológicas estén sugiriendo adaptaciones a diferentes condiciones ecológicas que fueron sucediéndose durante la época señalada, y que determinan un eventual potencial bioestratigráfico en el ámbito de la Cuenca Austral.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dra. G. Hässel de Menéndez por la valiosa información brindada sobre material y bibliografía actual de hepáticas. Deseamos también agradecer a Luis Lezama por el trabajo realizado con el armado de las figuras; a Orlando Cárdenas por preparar el material, en parte rescatado de residuos antiguos, y a Fabián Tricárco por las fotografías del microscopio electrónico de barrido. V. Barreda y M. Prámparo efectuaron algunas observaciones que mejoraron la versión final del trabajo, y que aquí agradecemos.

La presente contribución ha sido efectuada en el marco del proyecto PICT 99-6044 de la ANCyT.

BIBLIOGRAFIA

- Aguirre-Urreta, M. B., A. Concheiro, M. Lorenzo, E. G. Ottone & P. F. Rawson. 1999. Advances in the biostratigraphy of the Agrio Formation (Lower Cretaceous) of the Neuquén Basin, Argentina: ammonites, palynomorphs, and calcareous nannofossils. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 150: 33-47.
- Archangelsky, A. & M. Llorens. 2003. Palinología de la Formación Kachaiké, Cretácico Inferior de la Cuenca Austral, provincia de Santa Cruz. I. Esporas lisas y cinguladas. *Ameghiniana* 40:71-80.
- Archangelsky, S. & A. Archangelsky. 2004. Palinología estadística en el Cretácico de la Cuenca Austral, Plataforma Continental Argentina. II. Seis perforaciones del área Gallegos. III. Discusión y conclusiones. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, n.s. 6: 245-255.
- Archangelsky, S. & J. C. Gamarro. 1965. Estudio palinológico de la Formación Baqueró (Cretácico), provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 4: 159-170.
- Archangelsky, S. & J. Seiler. 1980. Algunos resultados palinológicos de la perforación Un Oil OS-1, del SO de la provincia de Chubut, Argentina. *Actas II Congr. Argent. Paleontol. Estratigraf. y I Congr. Latinoamer. Paleontol.* 5: 215-225. Buenos Aires.
- Archangelsky, S., A. Baldoni, J. C. Gamarro & J. Seiler. 1984. Palinología estratigráfica del Cretácico de Argentina austral. III. Distribución de las especies y conclusiones. *Ameghiniana* 21: 15-33.
- Baldoni, A. M. & S. Archangelsky. 1983. Palinología de la Formación Springhill (Cretácico Inferior), subsuelo de Argentina y Chile Austral. *Rev. Española Micropaleont.* 15: 47-101.
- Balme, B. E. 1957. Spore and pollen grains from the Mesozoic of Western Australia. *Comm. Scient. Industr. Res. Organiz. CSIRO, Coal Res. Sect.* TC 25: 9-47.
- Cookson, I. C. & M. E. Dettmann. 1958. Some trilete spores from the Upper Mesozoic deposits in the Eastern Australian region. *Proc. Roy. Soc. Victoria* 70:95-138.
- 1961. Reappraisal of the Mesozoic microspore genus *Aequitriradites*. *Palaeontology* 4: 425-427.
- Couper, R. A. 1958. British Mesozoic microspores and pollen grains. A systematic and stratigraphic study. *Palaeontographica B* 103: 75-179.
- Dejax, J. & M. Brunet. 1996. Les flores fossiles du Bassin d'Hama-Koussou, Crétacé Inférieur du Nord-Cameroun: correlations biochronologiques avec le fossé de la Bénoué, implications paléogéographiques. *Géologie de l'Afrique et de l'Atlantique Sud, Actes Colloques Angers 1994*, pp. 145-173.
- Delcourt, A. F. & G. Sprumont. 1955. Les spores et grains de pollen du Wealdien du Hainault. *Mém. Soc. Belge Géol.* 4: 1-73.
- Delcourt, A. F., M. E. Dettmann & N. F. Hughes. 1963. Revision of some Lower Cretaceous microspores from Belgium. *Palaeontology* 6: 42-45.
- Dettmann, M. E. 1963. Upper Mesozoic microfloras from South-Eastern Australia. *Proc. Roy. Soc. Victoria* 77:1-148.
- Döring, H. 1964. Die Sporengattung *Aequitriradites* im Wealden Norddeutschlands. *Monatsberichte Deutsch. Akad. Wissenschaft. Zu Berlin, Mitt. Mathem., Naturwissen., Medizin u. Technik* 6: 463-473.
- Gamarro, J. C. & O. Cárdenas. 1980. Como hacer permanentes las preparaciones palinológicas en glicerina-gelatina. *Bol. Asoc. Latinoameric. Paleob. Palinol.* 7:39-42.
- Hässel de Menéndez, G. G. 1962. Estudio de las Anthocerotales y Marchantiales de la Argentina. *Opera Lilloana* 7: 1-297.
- Jansonius, J. & C. Hill. 1976. *Genera file of fossil spores*. Special Publ. Dep. Geology, Univ. of Calgary, fichas 628-629.
- Koppelhus, E. B. & G. K. Pedersen. 1993. A palynological and sedimentological study of Cretaceous floodplain deposits of the Atane Formation at Skansen and Igdlunguaq, Disko, West Greenland. *Cretaceous Research* 14: 707-734.
- Kotova, I. Z., 1968. Esporas cretácicas del grupo *Hilates*. En: V. A. Vakhrameev (ed.), *Vegetales del Mesozoico*, pp. 17-28. Acad. Cs. URSS.
- 1983. Palynological study of Upper Jurassic and Lower Cretaceous sediments, Site 511, Deep Sea

- Drilling Project Leg 71 (Falkland Plateau). *Initial Rep. DSDP Leg 71* (2), pp. 879-906.
- Li, W. & Z. Liu. 1994. The cretaceous palynofloras and their bearing on stratigraphic correlation in China. *Cretaceous Research* 15:333-365.
- Mädler, K. 1964. Die geologische Verbreitung von Sporen und Pollen in der Deutschen Trias. *Beih. Geologisch. Jahrbuch.* 65: 1-147.
- Maheshwari, H. K. & B. N. Jana. 2000. Nomenclature note on *Aequitriradites* Delcourt & Sprumont 1955, a genus of Mesozoic palynofossils. *Geophytology* 28: 139-141.
- Maheshwari, H. K., M. N. Bose & K. P. N. Kumaran. 1977. Mesozoic spores dispersae from Zaïre. II. The Loia and Bokungu Groups in the Samba Borehole. *Ann. Mus. Roy. Afrique Cent., Sciences Géol.* 80: 7-36.
- Martínez, M. A., M. E. Quattrocchio & W. A. S. Sarjeant. 2001. Análisis palinoestratigráfico de la Formación Lajas, Jurásico Medio de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Rev. Española de Micropal.* 33:33-60.
- Pocock, S. A. J. 1962. Microfloral analysis and age determination of strata at the Jurassic-Cretaceous boundary in the Western Canada plains. *Palaeontographica B* 111:1-95.
- 1970. Palynology of the Jurassic sediments of Western Canada. *Palaeontographica B* 130: 12-72.
- Pons, D. 1988. Le Mésozoïque de Colombie. Macroflores et microflores. *Cahiers de Paléontologie*, CNRS, pp 1-168.
- Prámparo, M. B. 1988. Nuevos aportes a la palinología de la Formación La Cantera, Cretácico de la Cuenca de San Luis, en su localidad tipo. *IV Congr. Arg. de Paleontol. y Bioestrat.* Actas 3:41-50. Mendoza 1986.
- 1990. Palynostratigraphy of the Lower Cretaceous of the San Luis Basin, Argentina. *Neu. Jahrb. Geol. Paläont. Abh.* 181: 255-266.
- 1994. Palynoflora of the La Cantera Formation, Argentina. *Cretaceous Research.*
- Proskauer, J. 1955. The Sphaerocarpaceae of South Africa. *Journ. S. African Botany* 21:63-75.
- Punt, W., S. Blackmore, S. Nilsson & A. Le Thomas. 1994. Glossary of pollen and spore terminology. *Labor. Palaeobot. Palynol. Contrib. series* 1: 1-71.
- Schrank, E. & M. S. Mahmoud. 1998. Palynology (pollen, spores and dinoflagellates) and Cretaceous stratigraphy of the Dakhla Oasis, central Egypt. *Journ. African Sciences* 26: 167-193.
- Singh, C. 1964. Microflora of the Lower Cretaceous Mannville Group, East-Central Canada. *Bull. Research Council Alberta* 15: 1-239.
- Sullivan, H. J. 1964. Miospores from the Drybrook Sandstone and associated measures in the Forest of Dean Basin, Gloucestershire. *Palaeontology* 7: 351-392.
- Taylor, J., P. J. Hollingsworth & W. C. Bigelow. 1974. Scanning electron microscopy of Liverwort spores and elaters. *The Bryologist* 77: 281-327.
- Upshaw, C. F. 1963. Occurrence of *Aequitriradites* in the Upper Cretaceous of Wyoming. *Micropaleontology* 9: 427-431.
- Vallati, P. 1995. Una microflora con *Afropollis* (polen de Angiosperma) en el Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina. *Actas VI Congr. Argent. Paleontol. Bioestrat.* pp. 277-290. Trelew.
- Volkheimer, W. & M. Quattrocchio. 1981. Distribución estratigráfica de los palinomorfos jurásicos y cretácicos en la faja andina y áreas adyacentes de América del Sur Austral con especial consideración de la Cuenca Neuquina. En: W. Volkheimer & E. A. Musacchio (eds), *Cuencas Sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, pp. 407-444. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico. Buenos Aires.
- Wingate, F. H. 1980. Plant microfossils from the Denton Shale Member of the Bokchito Formation (Lower Cretaceous, Albian) in Southern Oklahoma. *Oklahoma Geol. Surv. Bull* 130: 1-93.

Recibido: 06-X-2005

Aceptado: 22-XI-2005