

BOL. SOC. BOT. MÉXICO 33:1-12, 1 fig. (1974)

SOBRE LA UTILIZACION DEL MICROSCOPIO ELECTRONICO
DE BARRIDO EN EL ESTUDIO DE HOJAS FOSILES
DEL CRETACICO INFERIOR DE PATAGONIA,
ARGENTINA

por SERGIO ARCHANGELSKY*

INTRODUCCION

El análisis cuticular es una rama de la Botánica y Paleobotánica poco desarrollada en comparación con otras orientaciones de estas grandes disciplinas. La cutícula es una membrana resistente que cubre las partes de los vegetales superiores que están en contacto con la atmósfera: su función es la protección de los tejidos interiores, más delicados, y la regulación del intercambio hídrico entre el medio y la planta. Dadas sus cualidades que la hacen resistente a los agentes químicos, físicos y biológicos de destrucción, la cutícula tiene buenas posibilidades de fosilizar en ambientes propicios.

La atención de los investigadores suele centrarse en la cutícula de las hojas; sin embargo, estas membranas están desarrolladas en otras partes de los vegetales que pueden tener tanta o mayor significación en sistemática, como por ejemplo en los órganos reproductores.

La cutícula tiene una morfología particular, derivada naturalmente de su función primordial. En ella se reflejan claramente los contornos de la capa más externa de las células epidérmicas y, además, las estructuras estomáticas; pero también puede tener elementos esculturales propios de forma y disposición variadas. En suma, una cutícula presenta numerosos caracteres que pueden tener importancia sistemática y que son, por lo tanto, utilizados en las diagnósis específicas y aún genéricas.

Hasta ahora, tanto botánicos como paleobotánicos han estudiado los caracteres cuticulares por transparencia de tal modo que ciertas estructuras muy desarrolladas en profundidad a través de la epidermis, tenían que ser interpretadas mediante sucesivos cortes ópticos en los microscopios convencionales, con

* Profesor Titular y Jefe de la División Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Miembro de la Carrera del Investigador, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, Argentina.

secuentes ascensos o descensos del micrométrico. Como los rasgos salientes de las cutículas son de naturaleza escultural y no textural, o sea que son superficiales, la nueva técnica de microscopía electrónica de barrido, ofrece una excelente oportunidad para oscultar con mucha más minucia los caracteres mencionados. Breves comunicaciones al respecto fueron efectuadas recientemente y ellas demuestran la factibilidad del uso del nuevo instrumental con cutículas fósiles (Alvin, 1970, Boulter, 1970). Con tales antecedentes decidimos intentar un estudio más amplio, aplicando la técnica con algún grupo fósil representativo para verificar si era posible el agregado de nuevos caracteres a las descripciones tradicionales, que pudieren utilizarse en la diferenciación de taxa (específicos o de un rango mayor). Por otra parte, se decidió realizar un estudio comparativo de una estructura determinada entre dos grupos mayores de Gimnospermas, con la finalidad de corroborar las observaciones e interpretaciones actualmente aceptadas.

La abundancia de material momificado en el Cretácico inferior (Formación Baqueró) de la Provincia Santa Cruz, Patagonia, que ya fuese estudiado previamente con óptica convencional, nos alentó a iniciar el trabajo; además, en este material prácticamente no se deben usar reactivos químicos oxidantes de diafanización la que se obtiene mediante un breve lavado con una base diluida. Muy contadas ocasiones se recurre a la maceración breve (pocos minutos).

Entre los diferentes grupos de Gimnospermas que componen la tafoflora de Baqueró, decidimos estudiar en primera instancia a los representantes del Orden Bennettitales, extinguido ya, y del Orden Cycadales. La preparación del material fue efectuada siguiendo las técnicas químicas usuales y las cutículas liberadas del sedimento fueron tratadas durante pocos segundos con vibrador ultrasónico (que no afecta la misma) para lograr el desprendimiento de pequeñas adherencias; se montaron sobre pequeños portaobjetos metálicos circulares y fueron sometidas a un baño de oro-paladio. Las observaciones y las fotografías se realizaron en el Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Buenos Aires.

OBSERVACIONES EN BENNETTITALES

Se han estudiado las hojas de varios géneros (Archangelsky y Baldoni, 1972): *Otozamites*, *Ptilophyllum*, *Dictyozamites* y *Zamites*, que son los más importantes en la tafoflora de Baqueró. En este orden, los géneros de hojas se caracterizan por su morfología, especialmente por la forma, inserción y

venación de los folíolos. Los caracteres anatómicos de la epidermis no han aportado evidencias que permitan apoyar o corregir las definiciones de los diferentes géneros; en cambio, son muy valiosos para reconocer especies. Uno de los rasgos anatómicos salientes, que comparten todas las Bennettitales, es la estructura del aparato estomático, denominado sindetocélico por poseer sólo dos células subsidiarias especializadas que son el producto de una segunda división de la célula madre. Este tipo de estoma, en las Gimnospermas, sólo lo comparten algunos representantes de las Chlamydospermae, y gracias al mismo podemos diferenciar las hojas de las Cycadales, con un hábito similar, pero que poseen estomas haplocélicos (con más de dos células anexas).

Harris (1932) y Florin (1933) dedicaron especial atención al aparato estomático de las Bennettitales, comparándolo con el aparato estomático de las Cycadales mediante prolijas reconstrucciones de los diferentes engrosamientos cuticulares que suelen observarse. Cortes histológicos realizados por Florin, confirmaron la verdadera extensión de las diferentes capas de cutícula que se presentan en los estomas fósiles comprimidos. Nuestras observaciones permiten ratificar la interpretación del aparato estomático dada por Florin, pero al mismo tiempo, la nueva técnica nos habilita para presentar ilustraciones que son mucho más reales que los dibujos o fotografías publicadas.

Cuando observamos una cutícula por transparencia, sea en vista interna o externa, tendremos siempre la misma imagen. Sólo con aumentos grandes, con diafragmas abiertos y fuerte luz podemos, manejando el micrométrico, discernir si la cutícula ubicada en el portaobjetos se observa en una vista interna o externa. Pero en conjunto, la imagen no nos permite tener una visión real de cada plano por separado. Con el MEB,¹ en cambio, sólo podemos observar una superficie en la cual no traslucen los detalles que están en un plano inferior. Este hecho permite ver el aspecto real de una sola cara de la cutícula, sin tener ningún otro plano que interfiera con la imagen. Consecuentemente se logra una observación independiente de ambas caras de una cutícula y de tal modo se tiene una mejor interpretación de todos los detalles esculturales, tomados ya sea en su conjunto, ya individualmente.

En vista externa, la cutícula de las Bennettitales suele ser lisa: no se observan los contornos de las células y la unión de todas las paredes periclinales, a través de las membranas anticlinales, en este plano llegan a una homogeneidad llamativa. Ello significa que las membranas anticlinales, en sus raíces, sólo afectan a la capa más interna de la cutina. En esta vista los estomas

¹ MEB es la sigla que usamos para Microscopio Electrónico de Barrido.

presentan sus bocas, que pueden ser simples orificios con leves engrosamientos, o bien con variadas papilas (en forma y número) que las obturan. Además, pueden observarse papilas ya sean simples o compuestas y otros orificios que suelen corresponder a bases de tricomas y que evidentemente demuestran la conexión que existe, a través de la cutícula, entre el interior y el exterior de la hoja (adicional a la que se produce a través de los estomas). También se pueden observar e interpretar pliegues o depresiones cuticulares (fosas estomáticas, etc.).

En vista interna (o sea que el observador está colocado, por así decirlo, adentro de la hoja y mirando hacia afuera), el panorama cambia y se asemeja más al que observamos por transparencia. En primer lugar, se notan claramente las membranas cutinizadas de las paredes anticlinales de las células que conforman el clásico mosaico epidérmico. Las membranas periclinales pueden ser chatas o bien pueden tener oquedades que corresponden a papilas externas. Los asientos de tricomas suelen desplegar alrededor del orificio (ya observado en vista externa) una estructura infundibuliforme o cilíndrica, que se desarrolla en profundidad tanto o más que las membranas anticlinales. Pero las estructuras que mejor se pueden observar en este plano son los aparatos estomáticos. Demuestran, en este grupo, uniformidad estructural de elementos básicos, y por otra parte, variedad en el desarrollo de cada uno de esos elementos. La estructura sindetocélica es constante. Las dos células anexas se presentan siempre engrosadas y sus márgenes incurvados, limitando claramente una cavidad en la cual se alojaba el contenido protoplasmático. Varían, de acuerdo a la especie, el tamaño de las células anexas, la naturaleza de los engrosamientos (especialmente en los márgenes) y la vinculación con las células circundantes. En los sectores de unión de dos células anexas, producida en los polos del aparato estomático, pueden desarrollarse engrosamientos que limitan la extensión de las células oclusivas. En este sector polar la cutícula de las anexas a veces presenta oquedades que indican la zona por la cual se arqueaban los polos de las oclusivas, buscando la superficie. En ningún caso hemos observado perforaciones, lo cual significa que las células oclusivas no llegaban realmente a la superficie. Ello está atestiguado por otra parte en la ausencia de los polos de las oclusivas en vista externa. Las células oclusivas o de cierre están parcialmente cutinizadas en las Bennettiales. Siempre presentan un engrosamiento de posición dorsal, con definidos contornos que reproducen, en menor escala, a las células anexas y que se parecen a las alas de una mariposa. Estos engrosamientos son independientes y sólo se unen a las células anexas en el sector del ostíolo, donde pueden también presentar engrosamientos adicionales, de poco desarrollo, hacia el inte-

rior. Estos engrosamientos varían también según las especies en tamaño, espesor y en sus márgenes, que pueden ser enteros o festoneados. Esta estructura adicional, que parece "flotar", cubría parcialmente las células oclusivas, y por su forma constante y definida posiblemente correspondía a un aparato regulador, una vaina, que permitía la separación o la unión de las dos células oclusivas en el sector del ostíolo. Dado el carácter especial y debido a su constancia, hemos propuesto denominar a esta estructura con un término específico: *papilia*.

Es interesante señalar que la estructura sindetocélica de este tipo parece tener por finalidad un doble mecanismo de obturación, puesto que las dos células anexas con sus engrosamientos distales libres podían ejercer cierta presión sobre la masa de la célula, y ésta, a su vez, retransmitía a la papilia ese esfuerzo que terminaba por cerrar el ostíolo. Aunque el mecanismo descrito es hipotético (dado que no tenemos Bennettitales vivientes para comprobarlo, y dado que no tenemos conocimiento de estructuras similares en vegetales actuales) pensamos que era probable: en algunas especies hemos observado que los márgenes engrosados de las células anexas están apoyados o conectados con las membranas periclinales de las células epidérmicas vecinas mediante trabéculas de cutina que posiblemente tenían relación con el funcionamiento dinámico de la membrana libre de la célula anexa.

Estos estomas son, por lo común, del tipo superficial (o sea que las células anexas llegan a la superficie). Hemos observado un caso particular (*Otozamites parviauriculata*) en el que tanto las células oclusivas como las anexas, están fuertemente hundidas en una cavidad epiestomática, la cual está limitada por varios ciclos de células similares a las epidérmicas superficiales, pero dispuestas en profundidad. En este caso las anexas son más pequeñas, pero siempre son dos, y las oclusivas presentan las papilias. Se trataría de un aparato estomático policíclico, pero en el cual el ciclo más interno mantiene la estructura sindetocélica.

Se hecha de ver que mediante la nueva técnica microscópica es posible efectuar un análisis más profundo de la estructura de la cutícula epidérmica. Ello se debe principalmente a la posibilidad de un estudio en dos planos independientes —el interno y el externo— sin que se produzca una superposición óptica, tal como acontece con los microscopios de uso corriente.

Hasta aquí hemos considerado comparativamente algunos resultados obtenidos con el microscopio óptico común y con el MEB, pero con aumentos del mismo orden. La resolución óptica del microscopio común permite observar detalles con nitidez suficiente con aumentos que no pasan de los 1,200 x; de allí en más, se puede llegar hasta aumentos del orden de los 2,000 x, pero la

definición disminuye y las observaciones se tornan dificultosas, muchas veces tentativas. El MEB, en cambio, ofrece imágenes de una resolución prácticamente tridimensional con estos mismos aumentos, y las fotografías tienen indudablemente una calidad superior. Pero esta técnica permite entrar en un campo nuevo cuando, manteniendo la misma fidelidad, superamos esos aumentos hasta llegar a los 30,000 x: la imagen sigue siendo excelente. Este hecho nos permite analizar con un detalle excepcional los aspectos más salientes de diversas estructuras. Por ejemplo, en el caso de papilas compuestas, con aumentos del orden de los 2,500-4,000 x, hemos podido analizar la forma y el desarrollo de las distintas lobulaciones, regulares o no. Con este aumento ya comienza a verse la composición irregular de la pared de las papilas que están armadas por millares de elementos superpuestos, de tamaños y formas muy variados; estos microelementos se siguen observando nítidamente con aumentos de hasta 30,000 x y el diámetro de los menores es del orden de los 0.05 μ . La irregularidad en la forma de tales microelementos puede ser quizás producto de corrosión. Pero la existencia de los mismos no ofrece dudas en otro caso que hemos observado en la misma cutícula, en la que un tricoma presenta microespinulas cónicas regulares que vistas con 20,000 x mantienen su forma —tienen una altura de 0.1 μ — y presentan en la base y sus alrededores microelementos de contornos ondulados, irregulares, semejantes a los citados anteriormente. De haber existido un efecto de corrosión, este tendría que haber afectado a las microespinulas.

Otro caso interesante fue analizado en *Dictyozamites areolatus*; las paredes anticlinales de las células epidérmicas sinuosas presentan orificios o alvéolos cuya naturaleza no se podía deducir con el microscopio común. Con el MEB se pudo observar que dichas aréolas son reales y no producto de corrosión: conforman oquedades que se intercomunican por debajo de las membranas anticlinales.

En relación con las sinuosidades de las paredes anticlinales de las células, carácter común a la mayor parte de las Bennettitales, se ha podido establecer que ellas se deben a una inserción inclinada de la membrana; dicha inclinación oscila rítmicamente cada media longitud de onda en sentido contrario. Finalmente, en todas las cutículas observadas se ha podido establecer, con grandes aumentos, una estructura diferente entre las membranas anticlinales (con microelementos más compactos) y periclinales (con microelementos más laxos). Si ello se debe a efectos de corrosión, existe pues una respuesta diferencial a la misma. Pero no podemos descartar la posibilidad de que estos microelementos sean formaciones reales, y su diminuto tamaño puede abrir nuevas perspectivas en la investigación, alcanzando un nivel casi molecular. En tal sentido, en un

futuro próximo se realizarán observaciones de cortes transversales de cutículas fósiles con microscopio electrónico de transparencia.

OBERVACIONES EN CYCADALES

La tafoflora de la Formación Baqueró incluye numerosos fragmentos de frondas filiciformes, con una gruesa cutícula. Ellas fueron clasificadas en dos órdenes luego del análisis cuticular: el primero vinculado a las Pteridospermales y el segundo a las Cycadales. Entre estas últimas, un género —*Ticoa*— es particularmente importante y su estructura epidérmica recuerda mucho a la de ciertos representantes vivientes. Se han reconocido hasta el presente 3 especies que tienen rasgos diferentes entre sí, pero que en un nivel genérico son similares. El elemento más característico de la cutícula es el complicado aparato estomático haplocélico, que fue trabajosamente interpretado puesto que era policíclico y tenía una cámara epiestomática muy desarrollada. Las células oclusivas en algunos casos se pudieron observar en el fondo de dicha cámara, la cual presentaba, además, una boca protegida por engrosamientos de las células anexas del ciclo más externo. Fotografías seriadas de tal estructura y un esquema interpretativo dan idea sobre la complejidad de la misma (Archangelsky, 1963). Aparatos estomáticos semejantes sólo se han observado en algunas Cycadales vivientes.

En vista externa la cutícula de *Ticoa* es lisa y suavemente plegada, con orificios de dos tipos: unos subcirculares a ovalados, de bordes leve y uniformemente engrosados (que corresponden a las bases de tricomas), y otros que presentan engrosamientos casi papiliformes y que corresponden a las bocas de los aparatos estomáticos. Sólo en un caso hemos observado un tricoma desarrollado que no se había desprendido de la cutícula. En vista interna, la cutícula estomatífera presenta un panorama diferente. Se notan claramente las membranas anticlinales y periclinales de las células epidérmicas, los procesos infundibuliformes de las bases de tricomas y los aparatos estomáticos policíclicos. La estructura infundibuliforme es similar en dos de las especies estudiadas y corresponde a membranas muy desarrolladas que encierran una masa de textura esponjosa. Los estomas policíclicos tienen el mismo plan y sólo varía, entre las especies, el tamaño del aparato y el número de ciclos de células anexas que concurren a la formación de la cámara epiestomática. La más compleja es la de *Ticoa magnipinnulata* que se presenta como un verdadero panal de células pequeñas en por lo menos 4 ciclos sucesivos. El ciclo más interno rodea las dos células oclusivas que dorsalmente presentan una membrana. Esta membrana delimita una cavidad que se ensancha en el centro (alrededor del ostiolo) y

que en los polos presenta o no una típica constricción. *Ticoa lamellata* es la especie que tiene una mejor cutinización de las células oclusivas, ya que la membrana cubre el dorso y en los márgenes tiene un leve desarrollo envolvente; además, rodeando el ostíolo, presenta un engrosamiento conspicuo, invaginado (también visible en menor grado en las otras dos especies); finalmente, desde los polos del ostíolo se desarrolla una membrana engrosada que se ensancha en la zona de contacto con las células anexas. Quedan delimitadas de tal manera las dos cavidades elongadas, en forma de media-luna, que contenían las células de cierre. Estas no se desarrollaban en un mismo nivel ya que en la zona polar se curvaban levemente hacia la superficie. Las membranas dorsales de las células oclusivas pueden o no ser de naturaleza cutínica. En las Cycadales vivientes existen los mismos engrosamientos pero ellos son de lignina: sometidas a un proceso de maceración, desaparecen. Pensamos que su presencia en las formas fósiles se debe a que la lignina original, en un medio adecuado sufrió ciertas transformaciones que le otorgaron una capacidad de resistencia al ataque con ácidos: por lo tanto, luego del proceso diagenético tienen las mismas propiedades de la cutina. La otra explicación posible es que originalmente las membranas de las células oclusivas eran de cutina y que en el transcurso del tiempo, esta sustancia fue suplantada por lignina.

En cuanto a las paredes anticlinales y periclinales de las células epidérmicas, aquéllas son rectas y tienen un desarrollo en profundidad mucho más reducido que en las Bennettitales. Con aumentos máximos observamos nuevamente que la cutícula está constituida por microelementos, aquí de forma perfectamente isodiamétrica, los que se disponen algo más compactados en las membranas anticlinales. Los elementos menores son del orden de los 0.05μ . El mismo tipo de microelementos se ha observado en otras estructuras de la cutícula, por ejemplo en las bases de pelos, donde forman un conjunto homogéneo. Hemos ensayado asimismo la observación de la cutícula de otro género asignado al orden, *Pseudoclenis*, de la misma procedencia. Este, tiene hojas de un hábito similar a muchas Cycadales vivientes. En estas formas existe un carácter epidérmico que se comparte con muchas especies vivientes; se trata de la existencia de dos tipos de células epidérmicas, unas con paredes anticlinales delgadas y otras muy engrosadas. La observación con el MEB permite reproducir las células de ambos tipos, especialmente las engrosadas que tienen lúmenes muy reducidos.

Para iniciar la comparación de nuestro material fósil con las Cycadales vivientes, hemos elegido la especie *Cycas revoluta*. Externamente la cutícula es lisa pero con numerosos pliegues suaves que recuerdan a los vistos en *Ticoa*.

Los pelos suelen desprenderse fácilmente y dejan al descubierto orificios circulares que en vista interna desarrollan una membrana cilíndrica. En la misma vista, se observa el desarrollo de una cámara epiestomática globosa, grande, de un tamaño y forma similares a los de *Ticoa*, pero con uno, ocasionalmente dos ciclos de células anexas. No observamos restos de membranas sobre las células oclusivas que se destruyen durante el tratamiento químico. En líneas generales, todos los rasgos son similares a los que se han estudiado en las formas fósiles. Este primer intento nos obliga a realizar estudios con el MEB de la epidermis de todas las especies de Cycadales vivientes para tener un patrón de comparación con las cada vez más frecuentes formas fósiles que se están encontrando en las tafofloras mesozoicas de todo el mundo. Además, debemos adecuar las preparaciones del material actual que evidentemente no tiene la misma resistencia a los reactivos químicos como el material fósil. Esto permite sospechar que la cutina durante el proceso de fosilización adquiere propiedades que la hacen más resistente; resta saber cuáles son los cambios que a nivel molecular se producen durante la diagénesis.

CONCLUSIONES

Los primeros resultados obtenidos con el MEB en el estudio de cutículas fósiles son satisfactorios, y ellos permiten ampliar sustancialmente el campo de la Botánica y Paleobotánica que se conoce como Análisis Cuticular. En primer lugar, los caracteres morfológicos de las cutículas se ven mejor definidos puesto que se evita la superposición de distintos planos, que se observan de manera independiente. Por ejemplo, se ha podido observar claramente la constancia de una estructura en el aparato estomático del Orden Bennettiales, que merece la introducción de un término especial: papilia.

En segunda instancia, el MEB permite efectuar observaciones con aumentos muy grandes (hasta 30,000 x); así se han reconocido nuevos caracteres cuticulares. Todo esto permite, por una parte, mejorar las descripciones diagnósticas y por otra, agregar en las mismas caracteres nuevos, haciéndolas mucho más completas.

Finalmente, y como era de esperar, se inaugura una nueva etapa en el análisis cuticular; la misma ha de comprender una reevaluación de todas las cutículas fósiles en un nivel más detallado, y una comparación más estrecha con las cutículas actuales, reforzando o deslindando posibles parentescos. Pero, al mismo tiempo, surgirán nuevas incógnitas que necesitarán de técnicas adicionales para su eventual resolución

Resumen

Se dan a conocer los resultados del estudio de cutículas fósiles del Cretácico inferior de Argentina mediante el uso del microscopio electrónico de barrido. Esta técnica ha sido aplicada en varios géneros de los Ordenes Bennettiales y Cycadales (Gymnospermae). Se ha centrado el estudio en los caracteres más salientes, en especial los aparatos estomáticos que en las Bennettiales presenta una estructura constante —que fue denominada papilia— vinculada al engrosamiento dorsal de las células oclusivas. Con aumentos del orden de los 30,000 x, se han observado microelementos esculturales que se distribuyen con variada compacidad en distintas membranas, discutiéndose la posible naturaleza de los mismos. Se concluye que la nueva técnica permite ampliar sustancialmente el conocimiento de los rasgos morfológicos de las cutículas con el agregado de nuevos elementos y una mejor definición de las estructuras ya conocidas.

Abstract

Some results of the study of Argentinian Lower Cretaceous leaf cuticles with the Scanning Electron Microscope are presented. The new technique was used in the description of several genera belonging to the Orders Bennettiales and Cycadales (Gymnospermae). The stomatal apparatus of the Bennettiales presents a constant dorsal thickening of the guard cells, which is named as papilia. Further, with 30,000 x, a sculpture of somewhat regular microelements was observed in the inner walls of the cuticles; they are arranged following different patterns on various membranes, and their possible nature is discussed. It is concluded that this new technique allows a better definition of the most important features found in fossil cuticles.

BIBLIOGRAFIA

- Alvin, K. L. 1970. The study of fossil leaves by Scanning Electron Microscopy. *Proc. 3rd. Ann. Scanning El. Micr. Symp.*, 123-128.
- Archangelsky, S. 1963. A new Mesozoic Flora from Ticó, Santa Cruz Province, Argentina. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geology* 2, 45-92, 12 1s.
- Archangelsky, S. & Baldoni, A. 1972. Revisión de las Bennettiales (Gymnospermae) de la Formación Baqueró, Cretácico inferior, Prov. de Santa Cruz. *Rev. Mus. La Plata, n. s. Pal.* (En prensa).
- Boulter, M. C. 1970. Fine details of some fossil and recent Conifer leaf cuticles, en Haywood, V. H. (ed.) *Scanning Electron Microscopy. Systematic and Evolutionary Applications. Acad. Press, London & New York. Systematics Assoc. Spec. vol. 4*, 211-235.

- Florin, R. 1933. Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales. *Kungl. Sv. Vet. Handl.* 12 (5), 1-134, 16 ls.
- Harris, T. M. 1932. The Fossil Flora of Scoresby Sound East Greenland, part 2. *Med. om Gronland* 85 (3), 1-114, 9 ls.

Figs. 1, 2, 4 y 6. *Ticoa magnipinnulata* Arch. 1: vista interna de la cutícula inferior con estomas y bases de tricomas, y vista exterior de la cutícula superior (parte superior de la fotografía). 20 x. 2: aparato estomático en vista interior 500 x. 4: vista interior de cutícula inferior mostrando microelementos en una base de tricoma 15,000 x. 6: vista interior de cutícula inferior mostrando el detalle de una membrana anticlinal (microelementos compactos) y periclinales vecinas (microelementos menos compactos).

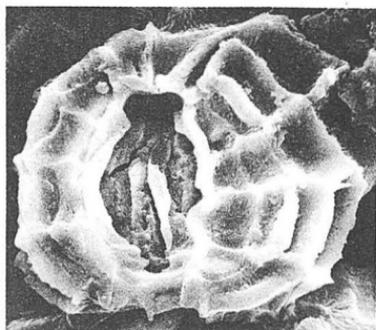
Fig. 3. *Otozamites parviauriculata* Men. Vista interior de la cutícula superior mostrando membranas anticlinales sinuosas. 50 x.

Figs. 5 y 8. *Zamites decurrens* Men. 5: vista interna del aparato estomático mostrando membranas cutinizadas de las células anexas y papilias de las células oclusivas 700 x. 8: vista exterior de cutícula inferior mostrando una depresión longitudinal con bocas de aparatos estomáticos y papilas, y dos crestas laterales con papilas 150 x.

Fig. 7. *Otozamites waltonii* Arch. et Baldoni. Vista exterior de cutícula inferior con un detalle de tricoma que muestra microespinulas 10,000 x.

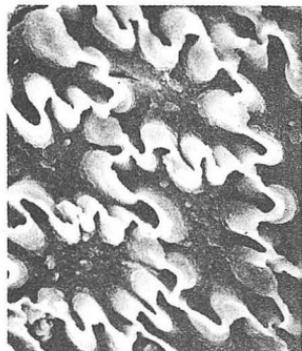


1



2

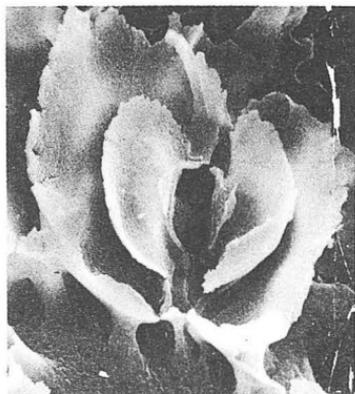
3



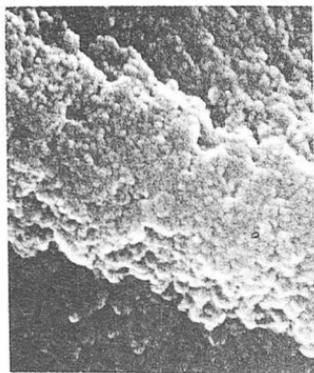
4



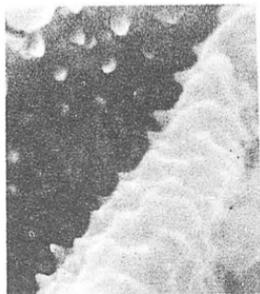
5



6



7



8

