

ASOCIACIÓN DE BRIOFITAS DE LA FORMACIÓN LA CANTERA, APTIANO TARDÍO, CUENCA DE SAN LUIS, ARGENTINA



GABRIELA G. PUEBLA, NATALIA MEGO Y MERCEDES B. PRÁMPARO

Departamento de Paleontología, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA) - Centro Científico Tecnológico-CCT Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET-Mendoza), Av. Adrián Ruiz Leal s/n, Parque General San Martín, M5502IRA Mendoza, Argentina. gpuebla@mendoza-conicet.gov.ar, nmegeo@mendoza-conicet.gov.ar, mprampar@mendoza-conicet.gov.ar

Resumen. La Formación La Cantera (Cretácico Temprano) ha brindado una importante palinoflora asociada a una diversa macroflora, ambas obtenidas de su localidad tipo, expuesta en la Sierra del Gigante, Cuenca de San Luis, centro-oeste de Argentina. Se ilustran y describen esporas de los géneros *Aequitriradites* (Delcourt y Sprumont) *emend.* Cookson y Dettmann y *Couperisporites* Pocock, junto a diversos morfotipos vegetales correspondientes a Bryophyta, recuperadas de los mismos niveles fosilíferos, aunque no en conexión orgánica. Como resultado de este nuevo análisis de la asociación vegetal fósil obtenida (esporas dispersas y macrorestos), se deduce un evidente predominio de esporas y megafiora con afinidad a las hepáticas, entre las briofitas. La ocurrencia de esporas y macrorestos en los mismos sedimentos, pertenecientes al grupo de las hepáticas, y musgos, es indicativa del desarrollo *in situ* (no hay evidencias de transporte) de este grupo de plantas bajo condiciones de humedad local, relacionadas a un cuerpo de agua dulce en este sector de la Cuenca de San Luis, durante el Aptiano tardío.

Palabras clave. Briofitas. Formación La Cantera. Aptiano tardío. San Luis. Argentina.

Abstract. BRYOPHYTE ASSOCIATION FROM THE LA CANTERA FORMATION, LATE APTIAN, SAN LUIS BASIN, ARGENTINA. The La Cantera Formation (Early Cretaceous) has yielded an important palynoflora associated to a diverse macroflora; both recovered from rocks exposed at its type locality in the Sierra del Gigante, San Luis Basin, central-western Argentina. Spores of the genera *Aequitriradites* (Delcourt and Sprumont) *emend.* Cookson and Dettmann and *Couperisporites* Pocock are described and illustrated together with diverse plant morphotypes recovered from the same fossiliferous levels and belonging to Bryophyta, albeit not in organic connection. This new analysis of the fossil plant association (disperse spores and macroscopic remains) reveals a dominance of spores and megafiora with hepatic affinity within the bryophytes. The occurrence of spores and macroremains of hepaticae and mosses in the same sediments suggests the *in situ* development of this group of plants (there is no evidence of transport). They grew in this part of the San Luis Basin during the Aptian under local wet conditions related to a fresh water body.

Key words. Bryophytes. La Cantera Formation. Late Aptian. San Luis. Argentina.

Las briofitas *sensu lato* constituyen el grupo más diverso de plantas terrestres después de las angiospermas, con una amplia diversidad de hábitats (Mishler, 2001). Las briofitas comprenden tres grandes grupos: las hepáticas (Superdivisión Marchantiomorpha), las antocerofitas (Superdivisión Anthocerotomorpha) y los musgos (Superdivisión Bryomorpha). El nivel actual de información no es concluyente para determinar si son monofiléticas o parafiléticas. Las relaciones precisas entre los tres grupos de briofitas permanecen como una de las principales incógnitas sin resolver en la biología evolutiva de las plantas (Goffinet, 2000).

De una manera u otra, son el o los linajes de plantas terrestres que divergieron más tempranamente (Konopka *et al.*, 1998). Las primeras plantas terrestres (embriofitas) evolucionaron de los ancestros de algas verdes charofíceas; probablemente poseían caracteres anatómicos y fisiológicos semejantes a los de las briofitas y se las conoce a través de un amplio registro de esporas dispersas denominadas crip-

tosporas (Stemans *et al.*, 2009). El registro más antiguo de este tipo de esporas es el recientemente publicado por Rubinstein *et al.* (2010) sobre material palinológico procedente de Argentina (Sierras Subandinas) y correspondiente al Ordovícico Medio temprano (*c.* 473–471 Ma). Dichos autores corroboraron, con sus hallazgos, que los primeros estadios en la terrestreización de las plantas comenzaron en el borde oriental de Gondwana. Además, sobre la base de la presencia de esporas tipo hiladas entre las criptosporas presentes (*Gneudnasporal Laevolancis*) validaron la posición basal de las hepáticas en la filogenia de las primeras plantas terrestres.

Las briofitas son plantas de tamaño pequeño que carecen de tejidos mecánicos resistentes, por lo que su fosilización es difícil. Sin embargo, algunas de las esporas producidas por este tipo de plantas, especialmente las hepáticas, se preservan bien debido a su exina gruesa y esculpurada.

Es recién a partir del Carbonífero que se pueden identificar con mayor certeza macrofósiles que corresponderían

a briofitas (Jovet-Ast, 1967; Oostendorp, 1987). En Argentina, el primer resto megascópico de briofita fue descrito por Ottone y Archangelsky (2001) y corresponde al género *Muscites* Brongniart del Carbonífero de Gondwana (Cuenca de Paganzo).

El Cretácico fue un período de gran importancia en la evolución y dispersión de las briofitas; aparecieron restos fácilmente asignables a géneros actuales de musgos y antoceros (Taylor *et al.*, 2009) y las hepáticas adquirieron gran diversidad y desarrollo, hecho demostrado por la abundante presencia de esporas con las características morfológicas del grupo en casi todas las asociaciones de esa edad (Archangelsky y Archangelsky, 2005). Los casos de buena preservación de macrorrestos de briofitas están asociados, además de a los depósitos de ámbar, a sedimentos finos probablemente acumulados en cuerpos de agua dulce bajo condiciones anaeróbicas (Lacey, 1969).

Las briofitas son uno de los grupos de plantas considerados como más conservativos en cuanto a sus caracteres morfológicos (Frahm, 1994). Los fósiles más antiguos de estas plantas pueden, de esta manera, ser comparados fácilmente con formas modernas y ser asignados a familias o géneros actuales.

La Formación La Cantera ha brindado una importante

asociación microflorística (Prámparo, 1989, 1990, 1994) asociada a una diversa macroflora (Puebla, 2009, 2010) principalmente obtenida de rocas expuestas en su localidad tipo, la Sierra del Gigante, Cuenca de San Luis, centro-oeste de Argentina (Fig. 1). En esta nueva contribución se describen e ilustran, por primera vez, esporas y restos vegetales correspondientes al grupo de las briofitas, recuperadas de los mismos niveles fosilíferos, aunque no en conexión orgánica. El análisis conjunto de la asociación vegetal fósil obtenida (esporas dispersas y macrorrestos) permite identificar las familias presentes de este grupo en la Cuenca de San Luis y discutir su relación en cuanto a su representación dentro de la asociación florística. Es una contribución al conocimiento de la diversidad de especies de briofitas existentes en el Cretácico, en este caso del centro-oeste de Argentina y un complemento a los estudios realizados por Archangelsky y Villar de Seoane (1996), Archangelsky y Archangelsky (2005), y Cladera *et al.* (2007) para la Patagonia Austral.

PROCEDENCIA, EDAD Y PALEOAMBIENTE

El área de estudio de donde provienen los restos fósiles corresponde a la Sierra del Gigante, situada al noroeste de la provincia de San Luis, a 85 Km de la ciudad capital (Fig. 1). Los macro y microfósiles fueron hallados en la localidad tipo de la Formación La Cantera 32°59'25"S–66°52'48"O, que es parte del Grupo El Gigante (Flores y Criado Roque, 1972) y aflora en el ámbito de la Cuenca de San Luis. Esta formación se compone principalmente de pelitas verde grisáceas, finamente laminadas con algunas intercalaciones de pelitas rojas y yeso, correspondientes a un sistema de lagunas efímeras asociadas a una planicie aluvial baja, con sistemas endorreicos de dimensiones reducidas (Criado Roque *et al.*, 1981) (Fig. 2). Prámparo (1990, 1994) y Prámparo *et al.* (2007), sobre la base del estudio de la asociación palinológica presente en la Formación La Cantera, le asignaron a la misma una edad aptiana tardía. La asociación polínica estudiada indica una importante representación de gimnospermas (*Ephedripites-Classopollis-Cycadopites-Monosulcites*), correspondientes a la vegetación desarrollada en los alrededores de una laguna de agua dulce dominada por restos algales (e.g., *Scenedesmus, Leiosphaeridia, Botryococcus*) (Prámparo, 1999). Para mayores detalles acerca de las características sedimentológicas y contenido paleontológico de la formación ver Puebla (2009).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los restos fósiles vegetales (macro y microfósiles) estudia-

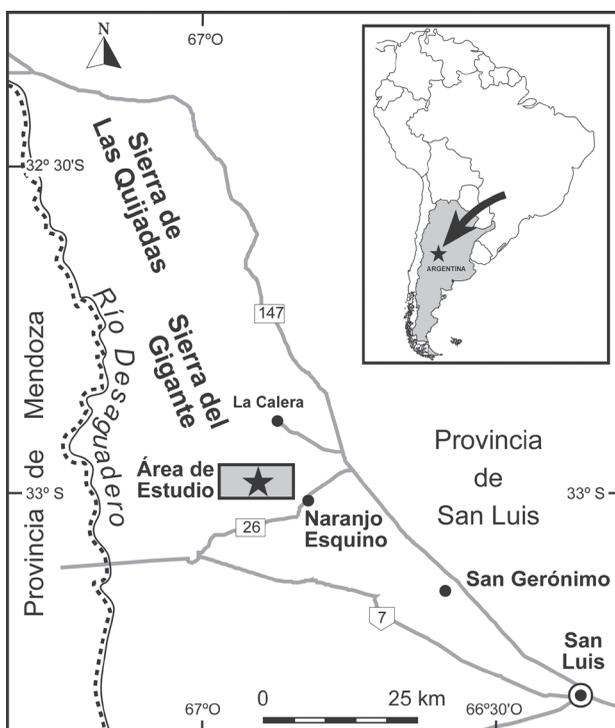


Figura 1. Mapa de ubicación de la Formación La Cantera, provincia de San Luis, Argentina/ Location map of the La Cantera Formation, San Luis Province, Argentina.

dos fueron obtenidos de la localidad tipo de la Formación La Cantera. Los materiales fueron recuperados de un intervalo basal y otro superior en la sección tipo de la mencionada formación (Fig. 2). Diecinueve niveles resultaron fértiles desde el punto de vista palinológico. Las muestras palinológicas fueron procesadas según las técnicas convencionales de extracción físico-químicas (HCl y HF) (Volkheimer y Melendi, 1976). El material fue fotografiado con un microscopio Olympus BX50 con contraste de fase e interferencia diferencial, con una cámara digital adaptada al mismo. Los preparados palinológicos estudiados se encuentran depositados en la Paleopalintoteca del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA) Mendoza, bajo la sigla **MPLP** (Mendoza-Paleopalintoteca-Laboratorio de Paleopalintología).

Los macrofósiles estudiados se encuentran como compresiones/impressiones carbonizadas en limolitas gris verdosas finamente laminadas. Se describieron 9 especímenes de briofitas, los cuales fueron estudiados utilizando una lupa estereoscópica (Olympus SZ 61) y se tomaron fotografías con una cámara digital de 8 megapíxeles (Olympus SP-350), anexada a la lupa. El material fósil estudiado forma parte de la colección de Paleontología de la UNSL (Universidad Nacional de San Luis) donde se encuentran depositados bajo la sigla **MHIN-UNSL-GEO**.

LISTA SISTEMÁTICA DE LAS BRIOFITAS IDENTIFICADAS

Esporas

Aequitriradites cf. *A. verrucosus* (Cookson y Dettmann) Cookson y Dettmann 1961 (Fig. 4.10–12; Fig. 5.1–2)

Couperisporites cf. *C. complexus* (Couper) Pocock 1962 (Fig. 3. 1–3; 4.1–9)

Foraminisporis asymmetricus (Cookson y Dettmann) Dettmann 1963 (Fig. 5.3)

Zlavisporis reticulatus (Pocock) Pacltova y Simoncsics 1970 (Fig. 5.4–8)

Staplinisporites caminus (Balme) Pocock 1962

Taurocusporites segmentatus Stover 1962 (Fig. 5.9)

Macrofósiles

Thallites sp. (Fig. 6.1–5)

cf. *Hepaticites* sp.1 (Fig. 6.11–12)

cf. *Hepaticites* sp.2 (Fig. 6.6–7)

Muscites sp. (Fig. 6.8–10)

“Fósil taloide indeterminado” (Fig. 6.13)

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Palinoflora

Las esporas de briofitas están presentes en todos los niveles estudiados de la Formación La Cantera, en un número de ejemplares no mayor a 10 por nivel estudiado. En Argentina, Archangelsky y Archangelsky (2005) describieron e ilustraron con gran detalle ejemplares asignados a *Aequitriradites* y *Couperisporites*, recuperados del Cretácico Temprano de Patagonia, con la finalidad de lograr una mejor caracterización

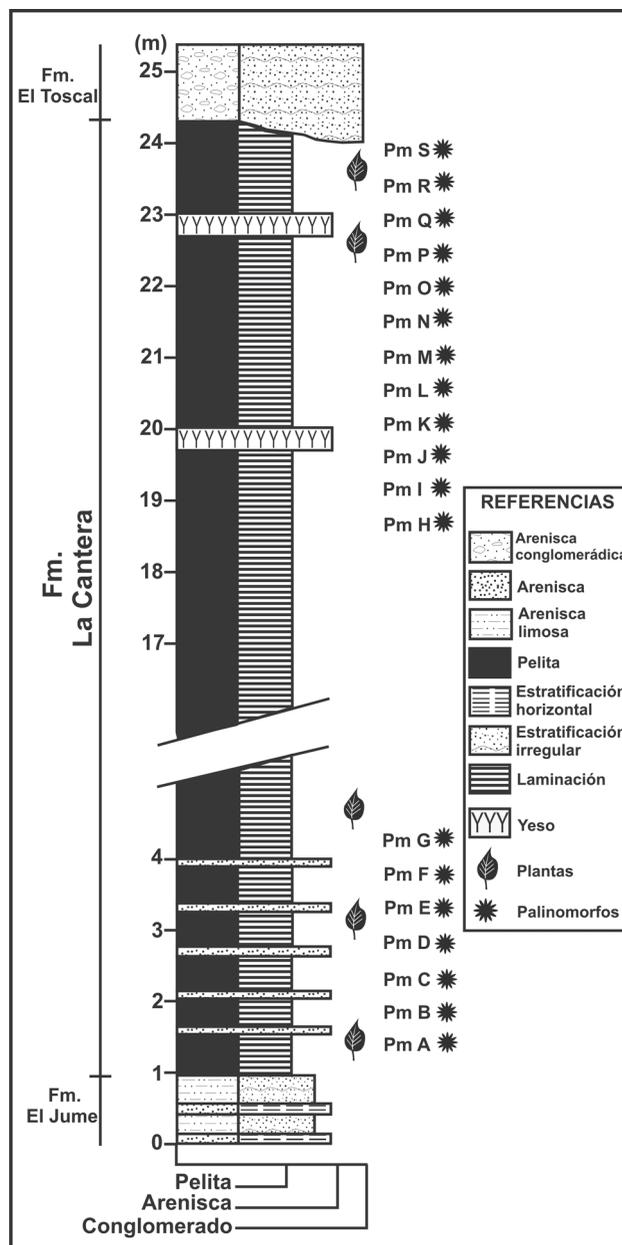


Figura 2. Perfil estratigráfico de la Formación La Cantera, localidad tipo, mostrando los niveles con palinomorfos y plantas fósiles/ *Stratigraphic section of La Cantera Formation at its type locality, showing levels with palynomorphs and fossil plants.*

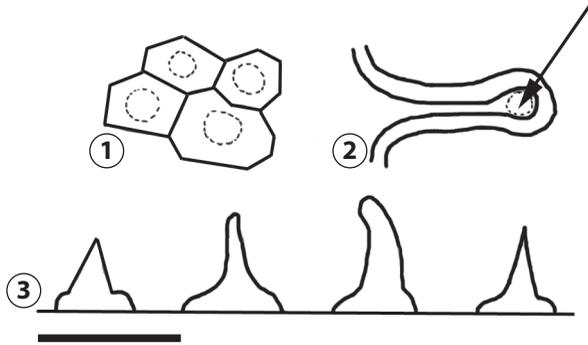


Figura 3. Esquema de los elementos esculturales de *Couperisporites* cf. *C. complexus* (Couper) Pocock/ *schematic drawing of the sculptural elements of Couperisporites* cf. *C. complexus* (Couper) Pocock. **1**, base poligonal de las galeas/ *polygonal bases of the galeae*; **2**, brazos trirradiados plegados formando un poro en los ángulos, indicado con una flecha/ *triradiate arms folded forming a pore at the angles, indicated with an arrow*; **3**, variabilidad en los elementos esculturales (galeas)/ *variability of the sculptural elements (galeae)*. Escala gráfica/ *scale bar* = 20 μ m.

de las especies. En la presente contribución se describen los ejemplares encontrados en la Cuenca de San Luis (centro-este) y asignados a dichos taxones, para complementar así el conocimiento de la diversidad de las briofitas en el Cretácico de Argentina a través del estudio de sus esporas. Una amplia discusión de ambos géneros y su comparación con taxones afines puede consultarse en Archangelsky y Archangelsky (2005). Se realiza además un breve comentario sobre la variabilidad morfológica de los especímenes provenientes de la Formación La Cantera asignados a *Zliviopsis reticulatus*. Los demás ejemplares considerados dentro de las briofitas se presentan en una lista taxonómica; los mismos solo se ilustran (Figs. 3–5) por corresponder a especies muy conocidas y ampliamente descritas en otras asociaciones cretácicas.

Género *Aequitriradites* Delcourt y Sprumont 1955
emend. Cookson y Dettmann 1961

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

Comentarios. En el género *Aequitriradites* se agrupan esporas caracterizadas por una amplia membrana (zona) rodeando el cuerpo central, con los brazos o crestas trirradiadas (se usa este término en lugar de 'lesura trilete' siguiendo lo

propuesto por Archangelsky y Archangelsky, 2005), que se extienden generalmente hasta el margen de la membrana. La exina es inaperturada o perforada distalmente (hilada). Cuando se encuentra perforada, la apertura se forma como resultado de una ruptura natural de la exina cerca del polo distal. Los elementos esculturales son variados, generalmente granulares excepto en la región polar distal, donde se componen de verrugas irregulares, discretas, bajas y de bases poligonales (2–3 μ m).

Aequitriradites cf. *A. verrucosus* (Cookson y Dettmann)
Cookson y Dettmann 1961

Figuras 4.10–12, 5.1–2

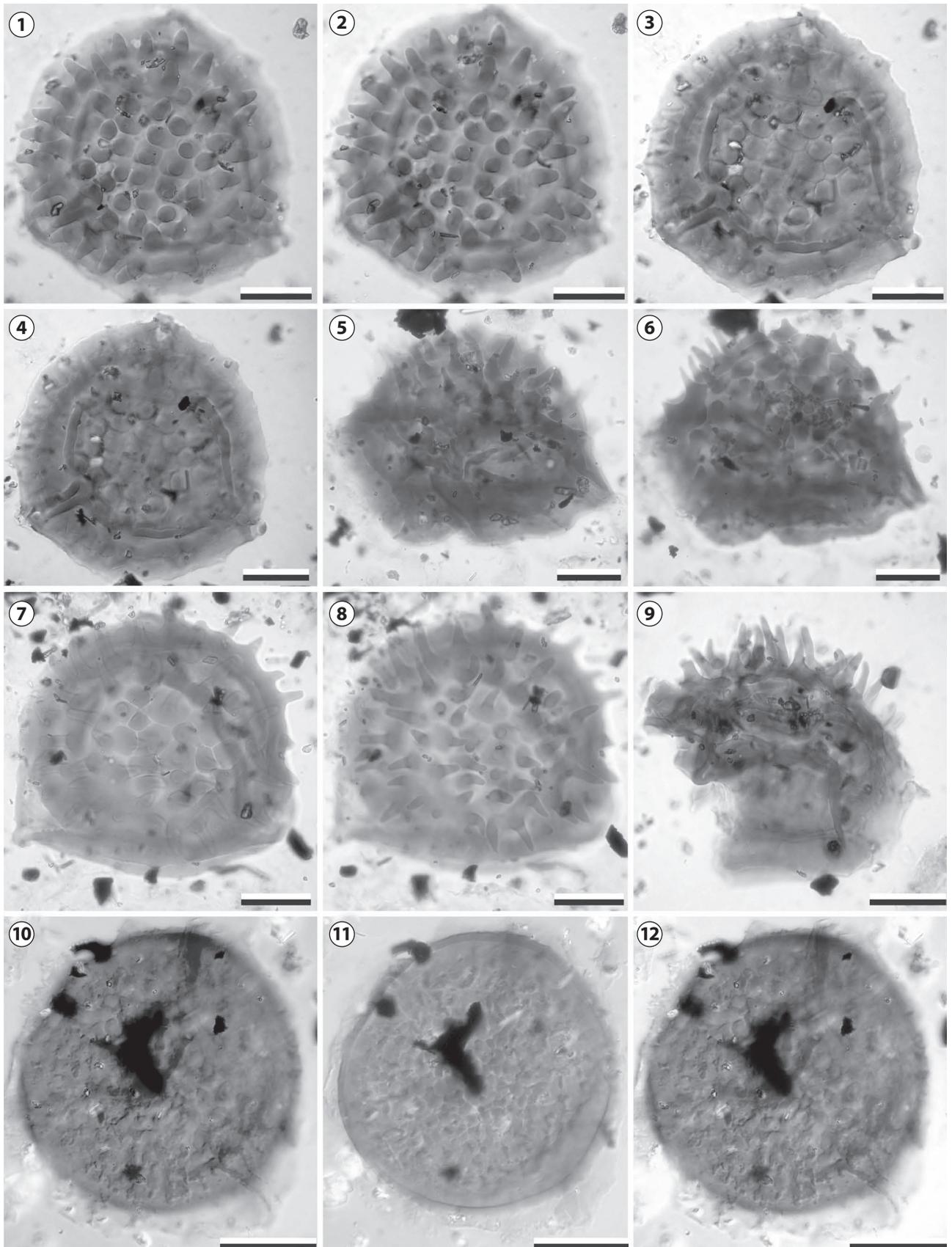
Descripción. Espora de contorno ecuatorial subtriangular a subcircular. Cuerpo central circular. Cara proximal con una ornamentación constituida por pequeñas espinas (3–3,5 μ m de alto y 1 μ m de ancho de base) dispuestas en forma espaciada (4–5 μ m de distancia) y brazos trirradiados levemente sinuosos y finos, simples, alcanzando el borde externo de la zona. Cara distal con ornamentación verrucosa densa, las verrugas en planta presentan 2–3 μ m de diámetro y son en su mayoría circulares, pero hacia el polo son más poligonales y se presentan más densamente dispuestas. En algunos sectores se unen formando elementos mayores rugulados y presentan algunos granos intercalados. En ocasiones las verrugas pueden faltar dejando un orificio subcircular distal (hilum). Exina gruesa (2 μ m), especialmente engrosada en el ecuador del cuerpo central del cual nace una zona membranosa.

Material estudiado. MPLP 3049e (PmN): W28/2; 2244d (PmF): Q33/1 (dos ejemplares).

Medidas. Diámetro ecuatorial: 44–66 μ m; cuerpo central: 55 μ m; ancho de la zona: 4–8 μ m (los dos ejemplares encontrados presentan la zona incompleta).

Observaciones. *Aequitriradites plicatus* Archangelsky y Archangelsky (2005) se distingue por poseer ambas caras con ornamentación verrucosa, a diferencia de nuestros ejemplares, cuya cara proximal presenta pequeñas espinas mientras que la distal es verrucosa; además posee una zona ecuatorial de márgenes ondulados, pliegues radiales y un cuerpo central

Figura 4. Esporas de briofitas/ *bryophytic spores* **1–9**, *Couperisporites* cf. *C. complexus* (Couper) Pocock; **1–4**, MPLP 3049C (PmN): F30/0. **1**, vista distal/ *distal view*; **2**, vista distal mostrando elementos esculturales con bases poligonales/ *distal view showing sculptural elements with polygonal bases*; **3**, foco intermedio/ *intermediate focus*; **4**, vista proximal, poro en la parte superior de la espora/ *proximal view, pore at the upper part of the spore*; **5–6**, MPLP 3049E (PmN): N25/0; **5**, vista ecuatorial, foco alto/ *equatorial view, high focus*; **6**, vista ecuatorial, foco bajo/ *equatorial view, low focus*; **7–8**, MPLP 3049e (PmN): B42/3. **7**, vista proximal/ *proximal view*; **8**, vista distal/ *distal view*; **9**, MPLP 3049F (PmN): T39/4 ejemplar en vista ecuatorial mostrando elementos esculturales muy largos en la cara distal/ *specimen in equatorial view, showing long sculptural elements at the distal face*; **10–12**, *Aequitriradites* cf. *A. verrucosus* (Cookson y Dettmann) Cookson y Dettmann, 3049E (PmN): W28/2; **10**, vista proximal, foco intermedio/ *proximal view, intermediate focus*; **11**, vista distal/ *distal view*; **12**, vista proximal, foco alto/ *proximal view, high focus*. Escala gráfica/ *scale bar* = 20 μ m.



generalmente circular diferente del circular-triangular de *A. plicatus*.

El “cf.” se refiere a la presencia de espinas en la cara proximal, además de la característica ornamentación verrucosa de la cara distal, típica de la especie.

Distribución. *Aequitriradites verrucosus* está ampliamente distribuida en cuencas cretácicas del mundo. Ver la distribución completa en Argentina en Archangelsky y Archangelsky (2005).

Género *Couperisporites* Pocock 1962

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

Comentarios. El género *Couperisporites* Pocock (1962) incluye esporas zonadas e hiladas con brazos trirradiados que se extienden hasta el margen ecuatorial, pero, a diferencia del género *Aequitriradites*, en *Couperisporites* los brazos trirradiados se bifurcan y forman un área deltoidea dentro de la cual se encuentra un poro. Además, la exina proximal es lisa a granulada y la distal se encuentra ornamentada por procesos redondeados y de base poligonal, que culminan en una espina corta o larga pero en general gruesa (galea). La ornamentación en *Couperisporites* es más prominente que en *Aequitriradites*.

Couperisporites cf. *C. complexus* (Couper 1958) Pocock 1962

Figuras 3.1–3, 4.1–9

Descripción. Espora trilete, de contorno ecuatorial subtriangular, lados convexos y ángulos redondeados. La capa externa de la exina se proyecta formando una zona de posición ecuatorial hialina ornamentada con escasas proyecciones espinosas (2 µm de alto y 3 µm de ancho de base). La cara proximal, lisa, presenta brazos trirradiados levemente sinuosos, que se extienden hasta el borde interno de la zona, donde se bifurcan y forman un área deltoidea dentro de la cual se encuentra un poro de 6 µm de diámetro (Fig. 4.4) y labios elevados (2 µm de ancho cada uno). Cuerpo central con elementos esculturales robustos desarrollados en la cara distal; se trata de galeas de base poligonal (ver esquema en Fig. 3.1), de 6 a 7 lados (7–10 µm) dispuestas de manera aislada, es decir sin presentar bases confluentes, a 2–10 µm de distancia. Las galeas pueden presentar una terminación espinosa o bien, en algunos casos (Fig. 4.1–2), una proyección baculada de 8–18 µm de alto y 2–5 µm de ancho de base, con terminaciones redondeadas o truncadas (ver esquema en Fig. 3.3). En la

región polar de la cara distal se observa en algunos ejemplares el hilum formado por la remoción parcial de algunos de los elementos esculturales (galeas).

Material estudiado. MPLP 3049a (PmN): F23/3, X23/1, Y39/0; 3049c: F30/0, Q33/3; 3049e: N25/0, B42/3; B37/0; 3049f: T39/4; 3049h: T42/3 (10 ejemplares).

Medidas. Diámetro ecuatorial: 67–115 µm; diámetro del cuerpo central: 65 µm; ancho zona: 8–10 µm.

Observaciones. El “cf.” se debe a que en nuestros ejemplares no se visualiza con claridad la diferenciación en la ornamentación en dos zonas de la cara distal que distinguió Pocock (1962) en su descripción original: una zona externa más angosta bordeando la zona engrosada con rúgulas desarrolladas en paralelo al borde de la espora, y una zona interna cubierta por bases poligonales huecas y redondeadas que en su extremo portan una espina gruesa y corta (galea). En los ejemplares de la Formación La Cantera la ornamentación de la cara distal, constituida por galeas de las mismas características que *C. complexus*, es homogénea pero con los elementos ornamentales que alcanzan un tamaño mucho mayor (8–18 µm de alto) que en los ejemplares de la especie tipo de Canadá (2–4 µm).

Recientemente Archangelsky y Archangelsky (2005) crearon para el Cretácico Inferior de Patagonia la especie *Couperisporites lilianae*. Esta especie se diferencia del material de la Formación La Cantera por presentar una clara proyección proximal de la capa externa de la exina y por la ornamentación, que si bien también esta constituida por galeas, las mismas pueden portar más de una espina central.

Nuestro material se asemeja en algunos rasgos diagnósticos (principalmente morfología de los brazos trirradiados) a *Couperisporites* sp. A (Archangelsky y Archangelsky, 2005) pero presentan un diámetro ecuatorial mayor (67–115 µm) que el de los especímenes asignados a *C. sp. A* (53–64 µm). La ornamentación en *C. sp. A* consiste en conos y espinas de base circular y de hasta 12 µm de alto y una zona de 10 µm de ancho.

Archangelsky y Archangelsky (2005 p. 134), al crear la especie *C. lilianae*, efectuaron una amplia discusión y comparación con las diferentes especies de *Couperisporites*, distinciones que se aplican también para *C. cf. C. complexus* aquí descrito.

Distribución. En general son escasos los registros de hallazgos del género *Couperisporites* y siempre están restringidos a asociaciones del Cretácico Inferior. En Argentina, Archangelsky y Archangelsky (2005) describieron dos especies nuevas *C. lilianae* y *C. sp. A*. Los ejemplares descritos de la

Cuenca de San Luis constituyen la primera mención de *C. complexus* para Argentina.

Además del registro de *C. complexus* en el Cretácico Inferior de Inglaterra (Couper, 1958) y Canadá (Pocock, 1962), recientemente Nye *et al.* (2008, fig. 5,I,J) ilustraron para el Barremiano de la parte superior de Weald Clay (Surrey, UK) un ejemplar muy similar al de la Formación La Cantera, al que asignan a *C. complexus*, pero sin dar una descripción. Se observa claramente el poro en la terminación de los brazos

trirradiados, las espinas distribuidas espaciadas en la zona y las gaeas en el cuerpo central, al igual que lo observado en los ejemplares de la Cuenca de San Luis.

Género **Zlivisporis** Pacltova 1961

Especie tipo. *Zlivisporis blanensis* Pacltova 1961.

Zlivisporis reticulatus (Pocock) Pacltova y Simoncsics 1970

Figuras 5.4–8

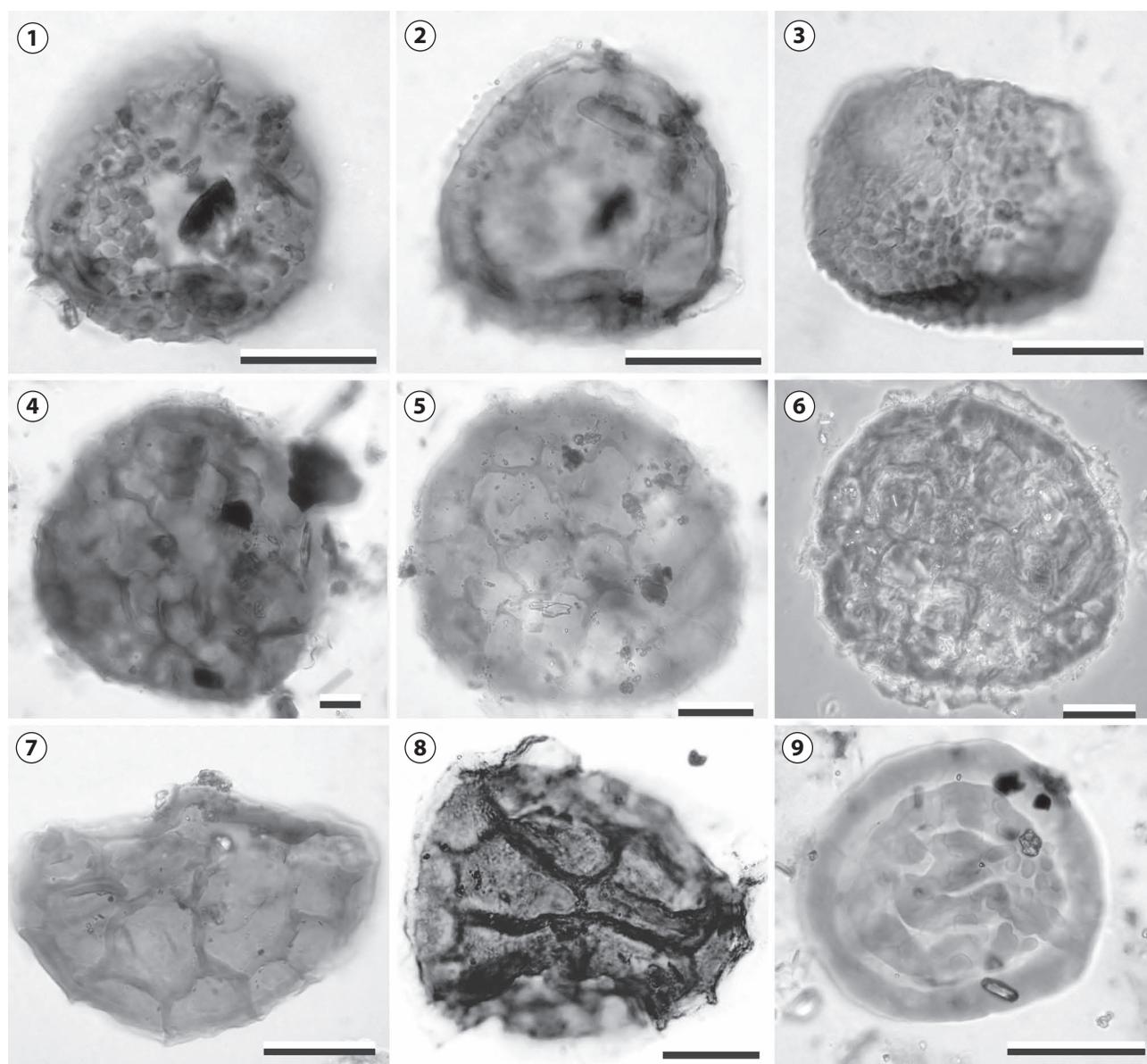


Figura 5. 1–2, *Aequitriradites* cf. *A. verrucosus* (Cookson y Dettmann) Cookson y Dettmann, MPLP 2244D (PmF): Q33/1. 1, vista distal/ *distal view*; 2, vista proximal/ *proximal view*; 3, *Foraminisporis asymmetricus* (Cookson y Dettmann) Dettmann, MPLP 8263E (PmS): T24/4; 4–8, *Zlivisporis reticulatus* (Pocock) Pacltová y Simoncsics; 4, MPLP 2244C (PmF): L38/1 vista distal/ *distal view*; 5–6, MPLP 22511: M23/2; 5, vista distal/ *distal view*; 6, foto tomada con contraste de fase/ *phase contrast photo*; 7, MPLP 2251J: O36/0 vista ecuatorial/ *equatorial view*; 8, 8267G (PmR): N38/2; 9, *Tauroporites segmentatus* Stover, 3049G (PmN): Y26/0. Escala gráfica/ *scale bar* = 20 μ m.

Observaciones. *Z. reticulatus* es una especie de amplia distribución en las asociaciones microfóricas del mundo desde el Cretácico Temprano, y muy frecuente en asociaciones de Argentina. Los ejemplares encontrados en la Formación La Cantera presentan una zona de 5–7 μm de ancho, con ámbito circular a subtriangular (de 65–88 μm), cara distal convexa ornamentada con muros que delimitan áreas poligonales que van desde 5 a 20 μm de diámetro, formando un retículo irregular (Fig. 5.4–6); cara proximal piramidal, con una gran variabilidad en la distribución de los muros, que va desde formas totalmente ornamentadas con muros que forman un retículo, en muchos casos imperfecto, hasta formas con la cara proximal solo ornamentada con algunos muros que delimitan grandes áreas alrededor de la lesura (Fig. 5.8). Solo en algunos ejemplares se observa la invaginación radial al extremo de la lesura. Una importante discusión sobre el correcto uso y asignación de estos tipos de esporas a géneros como *Zlivisporis* se encuentra en Braman (2001).

Macroflora

Se han recuperado más de 300 ejemplares fósiles procedentes de la Formación La Cantera que incluyen hojas, tallos y estructuras reproductivas. Los restos de hojas son los más frecuentes y se encuentran como folíolos aislados. La mayoría de las hojas pertenecen al grupo de las angiospermas (Puebla, 2009, 2010). A continuación se describen 9 especímenes pertenecientes al grupo de las Briofitas.

División BRYOPHYTA Schimper 1879

Género *Thallites* Walton 1925

Especie tipo. *Thallites erectus* (Leckenby) Walton 1925.

Thallites sp.

Figura 6.1–5

Descripción. Fragmentos de talo gametofítico, de 8 mm de largo máximo; presentan un eje ramificado dicotómicamente. Las ramificaciones son lineares con ápice agudo u obtuso, de menos de 1 mm de ancho y 1,5–7 mm de largo. No se observa venación, estructuras reproductivas ni rizoides.

Material estudiado. MHIN-UNSL-GEO-P611; P612; P613; P614; P615.

Observaciones. Se interpreta este material como fragmentos probablemente asignables a briofitas. Esta asignación se basa en las características morfológicas preservadas, tales como tamaño, ramificación dicotómica, forma, etc. Debido a la naturaleza fragmentaria del material y una pobre preservación no es posible una descripción más exhaustiva. Sin embargo,

estos restos pueden ser asignados al morfogénero *Thallites* Walton, que incluye plantas fósiles talosas pero de afinidad problemática.

Comparaciones. Walton (1925) propuso el género *Thallites* para fósiles con caracteres que no permiten aseverar su pertenencia a algas, briofitas, o a gametofitos de helechos o de equisetales; por lo tanto la afinidad de este género es considerada como “problemática” (Webb y Holmes, 1982). Además, en la diagnosis de *Thallites* queda claramente establecido que uno de los caracteres que permite ubicar a ciertos fósiles en el mismo, es que se deben encontrar pobremente preservados. Las hepatofitas son un importante componente de la flora del Cretácico Temprano (Albiano tardío) de la Isla Alexander, Antártida. Cantrill (1997) describió dos especies talosas antárticas: *Thallites bicostatus* y *Thallites* sp., las cuales presentan similitudes con los fósiles aquí descritos. Sin embargo, los especímenes de la Formación La Cantera no pueden ser considerados como pertenecientes a *T. bicostatus* Cantrill ya que no se observa la vena media, carácter distintivo de la especie antártica.

Género *Hepaticites* Walton 1925

Especie tipo. *Hepaticites langii* Walton 1925.

cf. *Hepaticites* sp. 1

Figuras 6.11–12

Descripción. Fragmento de planta postrada, talosa, que se ramifica dicotómicamente, al menos siete veces en ángulos agudos que varían entre 20° y 45°; talos con márgenes lisos y ápice obtuso; de 0,4–0,6 mm de ancho y 1–3,5 mm de largo, de textura membranacea. Cada bifurcación está irrigada por una vena media conspicua.

Material estudiado. MHIN-UNSL-GEO-P616.

Observaciones. Los caracteres que sugieren la asignación taxonómica de este fósil a cf. *Hepaticites* son la presencia de talos con ramificación dicotómica, los márgenes lisos y paralelos (Fig. 6.12) y la vena media bien marcada (Fig. 6.11–12). Desafortunadamente, no es posible observar en el fósil detalles celulares, por lo cual no se puede confirmar que el talo sea uniestratificado, carácter esencial para ubicar a este fósil con seguridad dentro de las hepáticas. El fragmento carece de rizoides y estructuras reproductivas, caracteres que ayudarían a confirmar la asignación aquí sugerida.

Comparaciones. Este espécimen se asemeja a la especie *Hepaticites simpliciformis* Cardoso y Iannuzzi 2004, proveniente del Carbonífero inferior de Bolivia (Cardoso y Iannuzzi, 2004). Estos autores propusieron que esta especie fósil se

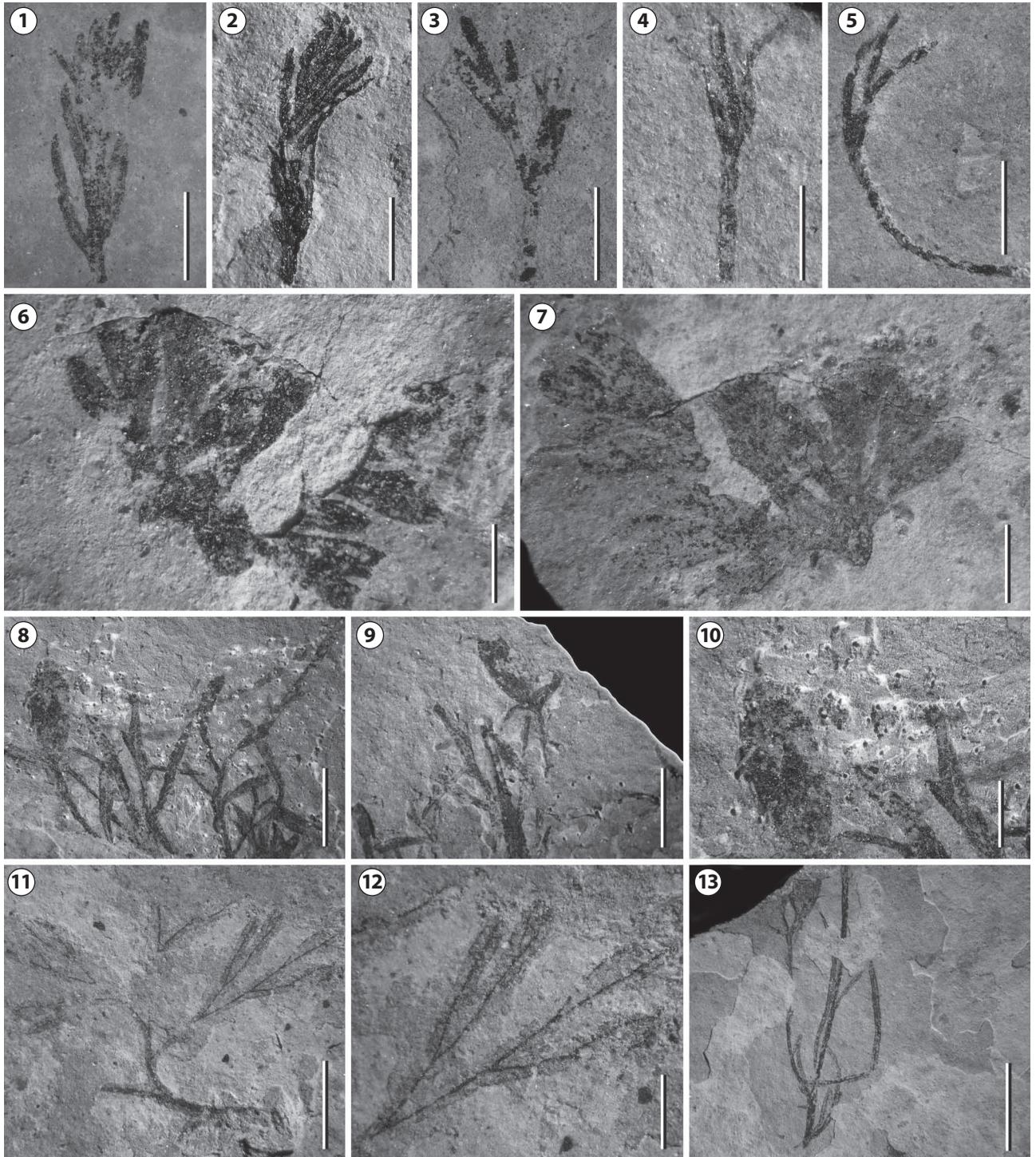


Figura 6. Macrofósiles de Briofitas/ *Bryophytic macrofossils*. **1-5**, *Thalites* sp. Fragmentos de talo, el eje se ramifica dicotómicamente y las ramificaciones son lineares/ *fragments of thallus, axis branches dichotomously and linear branches*; **1**, (MHIN-UNSL-GEO-P611); **2**, (MHIN-UNSL-GEO-P612); **3**, (MHIN-UNSL-GEO-P613); **4**, (MHIN-UNSL-GEO-P614); **5**, (MHIN-UNSL-GEO-P615); **6-7**, cf. *Hepaticites* sp. 2, fragmento de talo, ramificaciones lobuladas que forman un abanico/ *fragment of thallus, lobed, fan-like branches*; **6**, (MHIN-UNSL-GEO-P617 a) y **7**, (MHIN-UNSL-GEO-P617 b); **8-10**, *Muscites* sp., gametofito con numerosas hojas lineares o lanceoladas/ *gametophyte with many linear or lanceolate leaves*; **8 y 10**, (MHIN-UNSL-GEO-P618 a); **9**, (MHIN-UNSL-GEO-P618 b); **8**, esporofito acrocárpico con cápsula erecta y peristoma formado por dientes/ *acrocarpous sporophyte with erect capsule and peristome formed by teeth*; **9**, esporofito acrocárpico con cápsula erecta/ *acrocarpous sporophyte with erect capsule*; **10**, detalle de cápsula/ *detail of capsule*; **11-12**, cf. *Hepaticites* sp. 1 (MHIN-UNSL-GEO-P616), fragmento de planta postrada talosa/ *fragment of prostrate plant thalloid*; **11**, ramificación dicotómica/ *dichotomous branching*; **12**, detalle de la vena media en cada bifurcación/ *detail of the midrib in each bifurcation*; **13**, "Fósil taloide indeterminado" (MHIN-UNSL-GEO-P619); fragmento de talo con hojas lanceoladas/ *fragment of thallus with lanceolate leaves*. Escala gráfica/ *scale bar*: para/ *for* **1, 10, 11**= 2,5mm; para/ *for* **8, 9, 13**= 5mm; para/ *for* **2**= 0,5 mm; para/ *for* **3, 5**= 2mm; para/ *for* **6, 7, 12**= 1mm; para/ *for* **4**= 1,5mm.

aproxima mucho a las hepáticas actuales, en especial a los representantes del orden Metzgeriales. Finalmente, la incluyeron en el morfogénero *Hepaticites* Walton, el cual agrupa plantas fósiles semejantes a las briofitas actuales. Los materiales descritos por Cardoso y Iannuzzi se destacan porque se han preservado detalles de la lámina, caracteres no preservados en el material de la Formación La Cantera, lo cual no permite efectuar una comparación detallada. Cantrill (1997) describió tres especies de *Hepaticites* (*Hepaticites minutus*, *Hepaticites* sp. 1 y *Hepaticites* sp. 2) para el Cretácico Inferior de la Isla Alexander, Antártida. La especie aquí descrita presenta similitudes con las tres especies descritas por Cantrill. *Hepaticites minutus* y el fósil de la Formación La Cantera presentan la misma forma, pero el espécimen de la Cuenca de San Luis es de menor tamaño. La especie *Hepaticites* sp. 1 difiere en tamaño y forma del material aquí estudiado y la breve descripción de la especie *Hepaticites* sp. 2 no permite realizar comparaciones más detalladas. La especie *Ricciopsis grandensis* Cladera, Del Fueyo, Villar de Seoane y Archangel'sky (2007) constituye el primer registro de Ricciaceae en Argentina. El ejemplar fósil de la Formación La Cantera es similar a la especie patagónica pero difiere en el tamaño, siendo más grandes los ejemplares de *R. grandensis* (1–2 mm de ancho y 2–5 mm de longitud) que el ejemplar aquí descrito (0,4–0,6 mm de ancho y 1–3,5 mm de largo).

cf. *Hepaticites* sp. 2

Figuras 6.6–7

Descripción. Impresión carbonizada de un fragmento de talo de 3 mm de largo y 5 mm de ancho total, formado por varias ramificaciones en forma de lóbulos (menores a 1 mm) que salen de un mismo punto, en forma de abanico. Los lóbulos se ramifican irregularmente y surgen en ángulos agudos, menores a 45°, los ápices varían de redondeados u obtusos, usualmente dicotómicos, pero pueden dividirse en tres o más. El margen es entero y en algunas partes se observa una vena media bien marcada. No se observan estructuras fértiles.

Material estudiado. MHIN-UNSL-GEO-P617a y P617b (molde y contramolde).

Comparaciones. Por sus caracteres morfológicos, este morfotipo se asemeja a varios géneros actuales de hepáticas talosas, en particular a los pertenecientes al orden Marchantiales (e.g., *Riccia* L.). Estos fósiles se parecen, en su forma general, a la especie *Hepaticites* sp. descrita por Walton (1949) y a la especie denominada “fósil taloide indeterminado” del Triásico Medio de Australia descrita por Webb y Holmes

(1982), aunque esta última no presenta vena media. Debido a la pobre preservación del fósil estudiado no es posible hacer una comparación más rigurosa; sin embargo, se podría considerar afín a las hepáticas.

Clase BRYOPSIDA Rothmaler 1951

Género *Muscites* Brongniart 1828

Especie tipo. *Muscites tourmalii* Brongniart 1828.

Muscites sp.

Figuras 6.8–10

Descripción. Gametofito compuesto por numerosas hojas lineares o lanceoladas, 25 mm de ancho y 30 mm de largo total; hojas de aproximadamente 5 mm de largo y 0,6 mm de ancho, ápice agudo y base decurrente, irrigadas por una costa fina que recorre las hojas longitudinalmente. Esporofito acrocárpico, de aproximadamente 1 cm de largo; cápsula erecta, ovalada de 6–7,5 mm de largo y 2–3 mm de ancho; peristoma formado por dientes.

Material estudiado. MHIN-UNSL-GEO-P618a y P618b (molde y contramolde).

Observaciones. Se puede incluir a las impresiones estudiadas dentro de la Clase Bryopsida (Bryomorpha, musgos), debido a las características morfológicas reunidas tales como forma, tamaño y vascularización de las hojas, ramificación y esporofito constituido por una seta que presenta una cápsula. En el borde de la cápsula se pueden observar estructuras en forma de dientes (Figs. 6.8, 10), que son interpretadas como pertenecientes al peristoma, luego de la pérdida de la caliptra u opérculo.

Comparaciones. El morfogénero *Muscites* Brongniart reúne a los fósiles que tienen caracteres similares a los de los musgos actuales. Los fósiles aquí estudiados presentan similitudes con numerosas especies de musgos actuales, tal como algunas especies del género *Hypnodontopsis*, que se caracteriza por presentar hojas lanceoladas, costa percurrente, y unas pocas hileras de células esféricas o circulares a cada lado de la costa. En muchos casos se observa que las hojas se disponen en una roseta apical (Frahm, 2004). Este género presenta varias especies fósiles, como *H. conferta* Goeppert y Berendt (1845), *H. apiculata* Iwatsuki y Noguchi (1973), *H. fossilis* Frahm (2000) y *H. pilifer* Frahm (2000). El fósil de la Formación La Cantera presenta similitudes con algunas de estas especies, principalmente con *H. fossilis* y *H. conferta*, las cuales difieren entre sí en la forma y tamaño de la cápsula y el largo de la seta. Sin embargo, no es posible hacer una asignación más certera debido a que en el fósil no se han preservado ciertos caracteres diagnósticos como las estrías de la cápsula

y las células de la lámina. Passalia (2007) describió un fragmento gametofítico del Cretácico de Santa Cruz, que difiere de nuestro ejemplar por presentar filodios de forma elíptica y dispuestos helicoidalmente. La especie *Muscites antarcticus*, descrita por Cantrill (2000) para el Aptiano de Antártida, presenta diferencias con el material aquí estudiado, principalmente en lo que respecta a la morfología de los filodios, notablemente amplexifolios y recurvados en los ejemplares antárticos. Por lo tanto, los especímenes aquí descritos se asignan al morfogénero *Muscites*, que abarca una amplia variedad de formas.

“Fósil taloide indeterminado”

Figura 6.13

Descripción. Fragmento de talo de 18 mm de largo total, hojas lanceoladas surgiendo de un mismo punto, irrigadas por una vena media que las recorre longitudinalmente; hojas de 0,4 mm de ancho. Hacia la zona apical se observan (parcialmente) tres estructuras que surgen de un mismo eje (Fig. 6.13).

Material estudiado. MHIN-UNSL-GEO-P619.

Observaciones. Este material es un único fragmento incompleto, pero por su morfología general pertenecería al grupo de las briofitas, presentando particularmente semejanzas con las hepáticas talosas, aunque no se descarta la posibilidad de que pudiera corresponder a un musgo. Debido a que no se puede determinar su filiación con certeza, se sugiere la denominación informal “fósil taloide indeterminado” *sensu* Webb y Holmes (1982). Las estructuras que se observan en uno de los extremos apicales probablemente sean de tipo reproductivo.

DISCUSIÓN

La mayoría de las briofitas del Paleógeno, y todas las del Neógeno y Cuaternario pueden ser referidas a géneros actuales, lo que sugiere que tal vez la mayoría de las familias modernas surgieron durante el Cretácico (Taylor y Taylor, 1993). Algunas especies fósiles de *Aequitriradites* son parecidas a especies vivientes del género *Riella* Mont. (Marchantiopsida) que habita en Patagonia y África. *Riella alatospora* Wigg, presenta una morfología semejante a la de algunas de las especies fósiles (Proskauer, 1955, en Archangelsky y Archangelsky, 2005). *Couperisporites* integra también el grupo de esporas que probablemente pertenecían a hepáticas por el tipo de apertura polar distal (hilum) que funciona como área germinativa, característica que se observa en algunos representantes actuales del grupo (Archangelsky y Archangelsky,

2005). Dettmann (1963) sugirió que las esporas asignadas al morfogénero *Foraminisporis* Krutzsch presentan una gran similitud morfológica con especies de hepáticas actuales como *Nothylas breutellii* Gottsche y *Phaeoceros bulbiculosus* (Brotero) Prosk; por otra parte las esporas de *Riccia beyrichiana* Hampe *ex* Lehm son muy similares a las asignadas a *Zlivisporis* (*Rouseisporites*) *reticulatus*. Esporas modernas de briofitas como *Encalypta ciliada* Hedw. son similares al morfogénero *Staplinisporites* Pocock (Dettmann, 1963). Por otra parte, Abbink (1998) consideró a este morfogénero como producido tanto por briofitas como por licofitas. Las esporas del género *Taurocusporites* Stover son consideradas afines a las briofitas.

De lo anteriormente expuesto, se deduce un evidente predominio de esporas con afinidad a las hepáticas entre las briofitas presentes en la microflora de la Formación La Cantera. Lo mismo ocurre con la macroflora, aunque además se registra la presencia de algunos ejemplares que corresponderían a musgos. Si bien las esporas estudiadas no fueron encontradas en conexión orgánica con los restos vegetales, ambos se encuentran en los mismos niveles de la sección tipo, lo que podría indicar una correspondencia directa entre ellos, destacando la presencia de hepáticas en la vegetación presente en la Cuenca de San Luis, en los tiempos de deposición de la Formación La Cantera.

En general, los registros de macrofósiles de briofitas en el Cretácico Temprano son escasos a nivel mundial, y más aún los hallazgos de micro y macrorrestos en un mismo yacimiento. En Argentina, los registros más antiguos de macrofósiles de este grupo dentro del Cretácico provienen del Aptiano temprano de la provincia de Santa Cruz (Formación Anfiteatro de Ticó, Grupo Baqueró) y fueron descritos por Cladera *et al.* (2007). Por otra parte, los registros de briofitas en las asociaciones palinoflorísticas del Cretácico Inferior son frecuentes, especialmente en la Patagonia Austral (Archangelsky y Villar de Seoane, 1996; Archangelsky y Archangelsky, 2005).

Por lo tanto, la asociación de briofitas de San Luis constituye uno de los registros más completos de briofitas de Argentina y amplía el conocimiento de la diversidad de este grupo para el centro-oeste del país, sumado a los aportes ya publicados, fundamentalmente los referidos a la región patagónica austral (Archangelsky y Villar de Seoane, 1996; Archangelsky y Archangelsky, 2005; Cladera *et al.*, 2007).

Los restos vegetales fósiles encontrados se presentan en general poco fragmentados y con evidencia de escaso transporte. Por lo tanto, se infiere que la Formación La Cantera

correspondería a un paleoambiente con condiciones de sedimentación lo suficientemente tranquilas como para permitir la preservación de estructuras delicadas como los restos macroscópicos de briofitas, además de peces e insectos (Puebla, 2010). Es importante destacar que las briofitas son plantas que, al carecer de tejidos mecánicos resistentes, son de difícil fosilización. Generalmente se las encuentra en sedimentos finos acumulados en cuerpos de agua dulce bajo condiciones anaeróbicas, como es el caso de la Formación La Cantera.

La importancia de las briofitas radica en un conjunto de características que hace de ellas un grupo de plantas de interés, tales como sensibilidad ecológica, tamaño pequeño (desde unos pocos milímetros a decímetros), especificidad de nicho, intolerancia general al agua de mar. Esto convierte al grupo de las briofitas en buenos indicadores ambientales. Fisiológicamente son poiquilohídricas, es decir que no controlan la pérdida de agua; cuando el ambiente se seca, las briofitas también. La tolerancia a la desecación es fisiológica y no estructural como en la mayoría de las plantas vasculares; cuando disponen nuevamente de humedad se rehidratan (Taylor *et al.*, 2009).

Finalmente, se concluye que el hallazgo de esporas y restos macroscópicos de briofitas en los mismos sedimentos correspondientes a la Formación La Cantera en su localidad tipo, en su mayoría pertenecientes al grupo de las hepáticas, son indicativos del desarrollo *in situ* (no hay evidencias de transporte) de este grupo de plantas bajo condiciones de humedad local, en ese sector de la Cuenca de San Luis, durante el Aptiano tardío.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). A la Universidad Nacional de San Luis por el préstamo de los materiales que son parte de este estudio. A las Dras. L. Villar de Seoane y A. Archangelsky por los valiosos aportes y sugerencias brindados para mejorar el manuscrito en calidad de árbitros, así como también al Comité Editor de la revista; finalmente a R. Bottero por su colaboración en la parte gráfica de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

Abbink, O.A. 1998. Palynological investigations in the Jurassic of the North Sea region. *Laboratory of Palaeobotany and Palynology Contributions Series* 8: 192 p.

Archangelsky, S. y Archangelsky, A. 2005. *Aequitriradites* Delcourt y Sprumont y *Couperisporites* Pocock, esporas de hepáticas, en el Cretácico Temprano de Patagonia Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 7: 119–138.

Archangelsky, S. y Villar de Seoane, L. 1996. Estudios palinológicos de la Formación Baqueró (Cretácico), Provincia de Santa Cruz, Argentina. VII. *Ameghiniana* 33: 307–313.

Braman, D.R. 2001. Terrestrial palynomorphs of the Upper Santonian–? Lowest Campanian Milk River Formation, Southern Alberta, Canada. *Palynology* 25: 57–107.

Brongniart, A. 1828. *Histoire des Végétaux fossiles, ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les Divers Couches du Globe, Tome I*. Fortin, Masson et C^{ie}, Paris, 488 p.

Cantrill, D.J. 1997. Hepatophytes from the Early Cretaceous of Alexander Island, Antarctica: Systematic and Paleoecology. *International Journal of Plant Sciences* 158: 476–488.

Cantrill, D.J. 2000. A Cretaceous (Aptian) flora from President Head, Snow Island, Antarctica. *Palaeontographica Abteilung B* 253: 153–191.

Cardoso, N. y Iannuzzi, R. 2004. Nova briófito do Carbonífero Inferior da Bolívia. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7: 111–116.

Cladera, G., Del Fueyo, G., Villar de Seoane, L. y Archangelsky, S. 2007. Early Cretaceous riparian vegetation in Patagonia, Argentina. *Revista del Museo de Ciencias Naturales, nueva serie* 9: 49–58.

Cookson, I.C. y Dettmann, M. E. 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 Abteilung B* 103: 75–179.

Criado Roque, P., Mombro, C.A. y Moreno, J. 1981. Sedimentitas mesozoicas. Geología de la Provincia de San Luis. En: M. Yrigoyen (Ed.), Geología de la provincia de San Luis. 7^o Congreso Geológico Argentino (Neuquén), *Relatorio*, p. 79–96.

Delcourt, A.F., Dettmann, M.E. y Hughes, N. F. 1963. Revision of some Lower Cretaceous microspores from Belgium. *Palaeontology* 6: 42–45.

Delcourt, A.F. y Sprumont, G. 1955. Les spores et grains du pollen du Wealdien du Hainaut. *Mémoires de la Société Belge de Géologie* 4: 1–73.

Dettmann, M. E. 1963. Upper Mesozoic microfloras from South-Eastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 77: 1–148.

Flores, M.A. y Criado-Roque, P. 1972. Cuenca de San Luis. En: A. Leanza (Ed.), *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, p. 567–580.

Frahm, J.P. 1994. Die Identität von *Muscites hauchecornei* Caspary and Klebs (Musci) aus Baltischem Bernstein. *Nova Hedwigia* 58:239–243.

Frahm, J.P. 2000. New and interesting records of mosses from Baltic and Saxonian amber. *Lindbergia* 25: 33–39.

Frahm, J.P. 2004. A new contribution to the moss flora of Baltic and Saxonian amber. *Review of Palaeobotany and Palynology* 129: 81–101.

Goepfert, H.R. y Berendt, G.C. 1845. Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt. En: G.C. Berendt (Ed.) 1845–1956, *Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, gesammelt in Verbindung mit Mehreren bearbeitet und herausgegeben von Dr. Grorg Carl Berendt, erste Band*. Nicolaischen Buchhandlung, Berlin, 488 p.

Goffinet, B. 2000. Origin and phylogenetic relationships of bryophytes. En: J. Shaw y B. Goffinet (Eds.), *The biology of bryophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 124–149.

Iwatsuki, Z. y Noguchi, A. 1973. New combinations in E. Asiatic mosses. *Journal of Japanese Botany* 48: 215–218.

Jovet-Ast, S. 1967. Bryophyta. En: *Traité de Paléobotanique*. Tome II, Bryophyta, Psilophyta, Lycophyta. E. Boureau, Paris: p.17–190.

Konopka, A.S., Herendeen, P.S. y Crane, P.R. 1998. Sporophytes and gametophytes of Dicranaceae from the Santonian (Late Cretaceous) of Georgia, USA. *American Journal of Botany* 85: 714–723.

Krutzsch, W. 1959. Mikropaläontologische (sporenpaläontologische) Untersuchungen in der Braunkohle des Geiseltales. *Beiheft z. Geologie* 21-22: 1–435.

Lacey, W.S. 1969. Fossil bryophytes. *Biological Reviews* 44: 189–205.

- Mishler, B.D. 2001. Book review: The biology of bryophytes- bryophytes aren't just small tracheophytes. *American Journal of Botany* 88: 2129–2131.
- Nye, E., Feist-Burkhardt, S., Horne, D.J., Ross, A.J. y Whittaker, J.E. 2008. The palaeoenvironment associated with a partial *Iguanodon* skeleton from the Upper Weald Clay (Barremian, Early Cretaceous) at Smokejacks Brickwork (Ockley, Surrey, UK), based on palynomorphs and ostracods. *Cretaceous Research* 29: 417–444.
- Oostendorp, C. 1987. *The bryophytes of the Paleozoic and Mesozoic*. Bryophytorum Bibliotheca, 34. J. Cramer, Berlin, p. 112.
- Ottone, E.G. y Archangelsky, S. 2001. A new bryophyte from the Upper Carboniferous of Argentina. *Ameghiniana* 38: 219–223.
- Pacltová, B. 1961. On some plant microfossils from fresh-water sediments of the Upper Cretaceous (Senonian) in the South Bohemian Basin. Part 1. *Sborník Ustředního Ústavu Geologického, Oddíl Paleontologických* 26: 47–102 (en checo, con resumen en inglés).
- Pacltová, B. y Simoncsics, P. 1970. New types of spores (genera and species) from the Bohemian Miocene. *Paläontologische Abhandlungen B (Paläobotanik)* 3: 599–617.
- Passalia, M.G. 2007. Nuevos registros para la flora cretácica descripta por Halle (1913) en lago San Martín, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 44: 565–595.
- Pocock, S.A. J. 1962. Microfloral analysis and age determination of strata at the Jurassic-Cretaceous boundary in the Western Canada plains. *Palaontographica Abteilung B* 111: 1–95.
- Prámparo, M.B. 1989. Las esporas de Schizaeaceae (*Cicatricosisporites* y *Appendicisporites*) del Cretácico inferior, Cuenca de San Luis, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 21: 355–372.
- Prámparo, M.B. 1990. Palynostratigraphy of the Lower Cretaceous of the San Luis Basin, Argentina. It's place in the Lower Cretaceous floral provinces pattern. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie, Abhandlungen* 181: 247–258.
- Prámparo, M.B. 1994. The Lower Cretaceous palynoflora of the La Cantera Formation, San Luis Basin: correlation with other Cretaceous palynofloras of Argentina. *Cretaceous Research* 15: 193–203.
- Prámparo, M.B. 1999. Microfitoplancton orgánico del Cretácico Inferior de la Cuenca de San Luis. Parte I: *Scenedesmaceae* y *Chlorococcaceae*. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 6: 39–42.
- Prámparo, M.B., Quattrocchio, M., Gandolfo, M.A., Zamaloa, M.del C. y Romero, E. 2007. Historia evolutiva de las angiospermas (Cretácico-Paleógeno) en Argentina a través de los registros paleoflorísticos. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 11: 157–172.
- Proskauer, J. 1955. The European Anthocerotaceae. *8^{me} Congrès International de Botanique, Rapports et Communications* 16: 68–69.
- Puebla, G.G. 2009. A new angiosperm leaf morphotype from the early Cretaceous (Late Aptian) of the San Luis Basin, Argentina. *Ameghiniana* 46: 557–566.
- Puebla, G.G. 2010. [Evolución de las comunidades vegetales basada en el estudio de la flora fósil presente en la Formación La Cantera, Cretácico Temprano, Cuenca de San Luis]. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Cuyo (PROBIOL). 180 p. Inédita].
- Rothmaler, W. 1951. Die Nomenklatur der höheren Taxa. *Taxon* 1: 25.
- Rubinstein, C.V., Gerrienne, P., De la Puente, G.S. y Astini, R.A. 2010. Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana). *New Phytologist* 188: 365–369.
- Schimper, W.P. En: Schimper, W.P., Schenck, A., 1879-1890. Palaeophytologie. En: Zittel, K. A. v. (Eds.), *Handbuch der Palaeontologie*, 2. Oldenbourg, Munich y Leipzig, 958 p.
- Stemans, P., Le Herisse, A., Melvin, J., Miller, M.A., Paris, F., Verniers, J., y Wellman, C.H. 2009. Origin and radiation of the earliest vascular land plants. *Science* 324: 353.
- Stover, L.E. 1962. *Tauropusporites*, a new trilete spore genus from the Lower Cretaceous of Maryland. *Micropaleontology* 8: 1–28.
- Taylor, T.N. y Taylor, E. L. 1993. Bryophytes. En: *The biology and evolution of fossils plants*. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, 982 p.
- Taylor, T.N., Taylor, E. y Krings, M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. Academic Press, Nueva York, 1199 p.
- Volkheimer, W. y Melendi, D.L. 1976. Palinomorfos como fósiles guía. Tercera parte: Técnicas de Laboratorio palinológico. *Revista Minera de Geología y Mineralogía* 34: 119–130.
- Walton, J. 1925. Carboniferous Bryophyta 1. Hepaticae. *Annals of Botany* 39: 563–572.
- Walton, J. 1949. A thalloid plant (cf. *Hepaticites* sp.) showing evidence of growth in situ, from the Coal Measures at Dollar, Clackmannanshire. *Transactions of the Geological Society of Glasgow* 21: 278–280.
- Webb, J.A. y Holmes, W.B.K. 1982. Three new thalloid fossils from the middle Triassic of Eastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Queensland* 93: 83–88.
- Wigglesworth, G. 1937. South African species of *Riella*, including an account of the developmental stages of three of the species. *Journal of the Linnean Society, Botany* 51: 309–332.

doi: 10.5710/AMGH.v49i2(504)

Recibido: 28 de mayo de 2011**Aceptado:** 16 de septiembre de 2011