

FLORA GIMNOSPÉRMICA DE LA FORMACIÓN ÑIRIHUAU (OLIGOCENO TARDÍO–MIOCENO TEMPRANO), PROVINCIA DE RÍO NEGRO, ARGENTINA



PAULA FALASCHI^{1,3}, MARÍA DEL CARMEN ZAMALOA¹, NICOLÁS CAVIGLIA¹ Y EDGARDO J. ROMERO^{1,2,3}

¹Laboratorio de Paleobotánica, Departamento de Ecología, Genética y Evolución. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2620, C1428EHA, Buenos Aires, Argentina. marsilea2001@yahoo.com.ar, mzamaloa@ege.fcen.uba.ar, chingolo09@hotmail.com

²Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR, Buenos Aires, Argentina. ejromero@macn.gov.ar

³Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Resumen. Las paleofloras cenozoicas de la zona de San Carlos de Bariloche, Argentina, se ubican principalmente a lo largo de los ríos Ñirihuau y Pichileufú, y pertenecen a diversas unidades estratigráficas. De éstas, la flora de Pico Quemado corresponde a la parte más basal de la Formación Ñirihuau y se le atribuye una edad oligocena tardía a miocena temprana. Se describen impresiones y compresiones foliares de *Araucaria nathorstii* Dusén (sección *Araucaria*) y una escama ovulífera de Araucariaceae; esta última constituye el primer registro de estructuras reproductivas de la sección *Araucaria* para el Cenozoico de América del Sur. Se hallan, además, impresiones y compresiones foliares de Podocarpaceae. Entre éstas, la presencia de podocarpáceas de hojas bilaterales afines a *Dacrycarpus* de Laubenfels, conocidas anteriormente para yacimientos eocenos de Chile, Argentina y Antártida, permite extender su registro hasta el Oligoceno tardío–Mioceno temprano de Patagonia y relacionarlas con las floras fósiles y actuales de la región Australásica. La morfología de las hojas estudiadas, así como sus afinidades con formas actuales, sumadas a la sedimentología, palinología, megaflore angiospérmica y la presencia de bivalvos de agua dulce, permiten sugerir un ambiente de depositación fluvio-lacustre, desarrollado en un clima templado a templado cálido y húmedo.

Palabras clave. Cenozoico. Patagonia. Gimnospermas. Megafósiles. Microfósiles.

Abstract. GYMNOSPERM FLORA FROM THE ÑIRIHUAU FORMATION (LATE OLIGOCENE–EARLY MIOCENE), RÍO NEGRO PROVINCE, ARGENTINA. The Cenozoic paleofloras in the area of San Carlos de Bariloche, Argentina are located mainly along the Ñirihuau and Pichileufú rivers, and belong to several stratigraphic units. Of these, the flora of Pico Quemado is situated in the most basal part of the Ñirihuau Formation and is probably late Oligocene–early Miocene in age. It is described herein, gymnospermous foliar impressions and compressions of *Araucaria nathorstii* Dusén (section *Araucaria*) and an ovuliferous scale of Araucariaceae; the latter constitutes the first evidence of reproductive structures belonging to section *Araucaria* for the Cenozoic of South America. Foliar impressions and compressions of Podocarpaceae are also present. Among them, the presence of podocarps with bilateral leaves related to *Dacrycarpus* de Laubenfels, previously known from Eocene outcrops of Chile, Argentina and Antarctica, allows extending their record up to the late Oligocene–early Miocene of Patagonia and relating them with the fossil and extant floras from the Australasian region. The morphology of the studied leaves, as well as their affinities with extant forms, together with the sedimentology, palynology, angiospermous megaflore and presence of freshwater bivalvia, allow suggesting a fluvial-shallow lacustrine depositional setting, developed under temperate to warm-temperate and humid climate.

Key words. Cenozoic. Patagonia. Gymnosperms. Megafossils. Microfossils.

LAS sedimentitas cenozoicas en el área de San Carlos de Bariloche fueron estudiadas desde comienzos del siglo XX (Roth, 1922; Schiller, 1926, 1927; Feruglio, 1927; Ljungner, 1931; Wichmann, 1934; Guiñazú, 1940; Larsson, 1941; González Bonorino, 1944; Petersen y González Bonorino, 1947, entre otros). El primer esquema estratigráfico se debe a Feruglio (1941), quien distinguió los afloramientos cercanos a dicha localidad en: Serie Andesítica (actualmente Formación Ventana y correlacionables); Patagoniano (con fósiles marinos, actualmente Formación Ventana según González Bonorino y González Bonorino, 1978) y Post-Patagoniano o Capas con *Nothofagus* Blume (con fósiles continentales, actualmente

Formación Ñirihuau y correlacionables). Estudios sedimentológicos, estratigráficos y paleoambientales más modernos se deben a González Bonorino (1973); González Bonorino y González Bonorino (1978); Rabassa (1974); Bergmann (1971); Cazau (1972, 1980); González Díaz y Nullo (1980); Ramos (1982); Spalletti (1981, 1983); Cazau *et al.* (1989, 2005); Mancini y Serna (1989), Spalletti y Dalla Salda (1996); Giacosa *et al.* (2001, 2005) y Paredes *et al.* (2009).

En esta área, los yacimientos con flora fósil pertenecen a diversas unidades estratigráficas y se ubican en las nacientes de los Arroyos Montoso, Chenqueniyeu y Pantanoso, a lo largo de los ríos Ñirihuau y Pichileufú y muy próximos

a San Carlos de Bariloche (Feruglio, 1941; Romero y Arguijo, 1981; Aragón y Romero, 1984). Los estudios de estas floras se deben esencialmente a los trabajos pioneros de Berry (1925, 1928, 1938), Fiori (1931, 1939, 1940) y más recientemente de Romero (1978), Romero y Arguijo (1981), Arguijo y Romero (1981) y Romero y Dibbern (1984). La localidad plantífera de interés en este trabajo se halla a ambas márgenes del Arroyo Montoso, próxima a los laboreos de la mina de Pico Quemado (Fig. 1), y se ubica estratigráficamente en la base de la Formación Ñirihuau (Aragón y Romero, 1984). Fue mencionada inicialmente por Roth (1922) y Rasmus (1922) y luego en trabajos de síntesis por Romero (1978), Romero y Arguijo (1981) y Aragón y Romero (1984), quienes señalaron que preserva una flora rica y variada, con diversas especies de *Nothofagus*, desarrollada en un ambiente fluvial-lagunar con clima húmedo y templado a templado-cálido (Aragón y Romero, 1984). No obstante, son escasos los trabajos paleobotánicos de detalle, los cuales se deben a Frenguelli (1943), Menéndez (1960) y Menéndez y Caccavari (1966), quienes describieron respectivamente

hojas de *Lomatia patagonica* Frenguelli 1943 (Proteaceae), frutos alados de *Ruprechtia latipedunculata* Menéndez 1960 (Polygonaceae) y hojas de *Araucaria* de Jussieu con cutícula preservada.

El objetivo principal de esta contribución es dar a conocer en mayor detalle la megafloora gimnospérmica de Pico Quemado, a fin de ampliar los estudios sistemáticos previos. Los objetivos secundarios comprenden la ampliación y cotejo de la información paleoecológica y paleoambiental disponible hasta el momento, para esto, se exponen brevemente los resultados preliminares del análisis palinológico y de improntas no gimnospérmicas, materiales que se hallan actualmente bajo estudio.

MARCO GEOLÓGICO Y ESTRATIGRÁFICO

Piatnitzky (1947) indicó que el yacimiento fosilífero de Pico Quemado se localizaba muy próximo al contacto con la infrayacente "Serie Andesítica", al igual que Bergmann (1971), quien lo denominó Complejo Pico Quemado, y reconoció en una perforación el límite entre ambas unidades en una discordancia ubicada a unos 170 m de profundidad. Luego González Bonorino y González Bonorino (1978) y Romero (1978) asignaron este yacimiento a la Formación Ventana. Más tarde, Aragón y Romero (1984) señalaron que el mismo pertenece a la Formación Ñirihuau, específicamente a la parte más basal de dicha Formación. Cazau *et al.* (1989) realizaron una división de la Formación Ñirihuau en tres miembros; de éstos, el miembro inferior concentra las principales acumulaciones de carbón incluyendo el yacimiento de Pico Quemado. Los estudios más recientes de la Formación Ñirihuau se deben a Giacosa *et al.* (2005) y Paredes *et al.* (2009), quienes estudiaron la evolución sedimentaria de la Formación Ñirihuau; abarcando cuatro secciones sedimentológicas de detalle a lo largo del río homónimo. Sin embargo, no se incluye la localidad de Pico Quemado en dichos relevamientos.

El relevamiento sedimentológico-estratigráfico de la Formación Ñirihuau en el área de Pico Quemado fue motivado mayormente por la exploración de carbón e hidrocarburos y se debe a los trabajos iniciales de Borrello (1956) y Bergmann (1971); quienes identificaron dos niveles carbonosos principales, distanciados entre sí por 37 a 70 m, cada uno de los cuales consta a su vez de dos mantos de carbón de 1 a 2 m de potencia. Posteriormente, Aragón y Romero (1984) dieron a conocer la columna sedimentológica en las zonas aledañas a la mina, y determinaron que los niveles fosilíferos afloran en forma intercalada o inmediatamente por encima

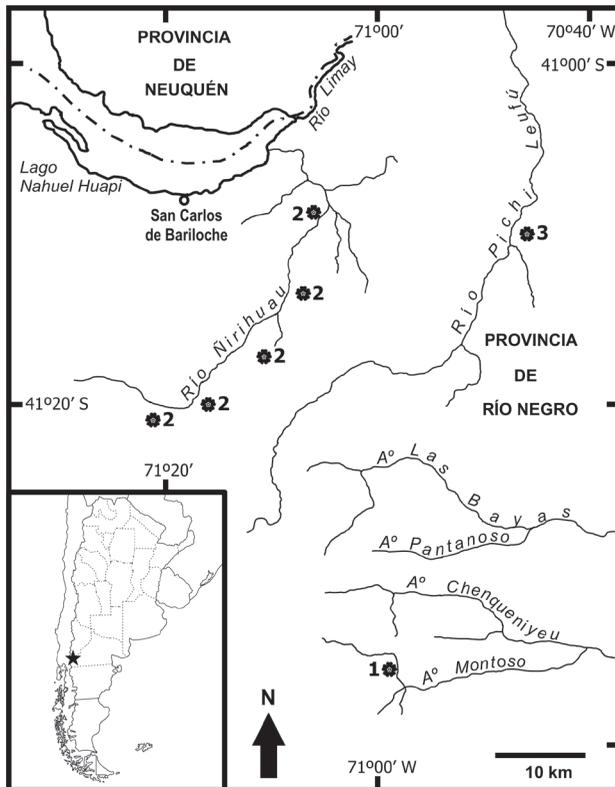


Figura 1. Ubicación geográfica de la localidad fosilífera de Pico Quemado (1) y demás localidades paleoflorísticas clásicas de la Formación Ñirihuau a lo largo del río homónimo (2). (3): Paleoflora eocena de Río Pichileufú/ Geographic setting of the Pico Quemado fossiliferous locality (1) and the historical paleofloristic localities of the Ñirihuau Formation along the homonymous river (2). (3): Eocene paleoflora of Río Pichileufú.

de los mantos de carbón. Las improntas vegetales se hallan en limolitas y arcilitas de color gris-castaño oscuro o beige claro cuando meteorizadas, de fractura concoidea. Según estos autores, entre las sedimentitas situadas en la margen este del arroyo Montoso, y frente a las dependencias que correspondieron a las oficinas de la mina, se conservan además restos de troncos carbonizados *in situ*.

La sedimentología de la Formación Ñirihuau indica, en general, un ambiente depositacional fluvio-lacustre (Cazau *et al.*, 1989), en particular para el sector de Pico Quemado, Aragón y Romero (1984) señalaron que la abundancia de material carbonoso y la presencia de grandes troncos *in situ* indicarían ambientes lacustres poco profundos o pantanos, desarrollados en clima templado a templado cálido con condiciones húmedas.

En relación a la edad de la Formación Ñirihuau, la misma ha sido objeto de controversias, y fue considerada como eocena temprana a oligocena o miocena tardía (Feruglio, 1941; Groeber, 1954; Cazau, 1972; González Bonorino, 1973; González Díaz y Nullo, 1980; Aragón y Romero, 1984). Cazau *et al.* (1989) realizaron dataciones radimétricas en numerosas localidades de la Cuenca de Ñirihuau, en afloramientos correspondientes a las Formaciones Huitrera, Ventana, Ñirihuau y Collón Cura. Estos autores indicaron una edad de 34–21 Ma (Oligoceno temprano bajo a Mioceno temprano bajo) para la Formación Ventana, subyacente a la Formación Ñirihuau en la localidad bajo estudio. De las localidades datadas para la Formación Ventana, Arroyo las Bayas es la más próxima a Pico Quemado (15 km), en ésta, la datación de andesitas arrojó un resultado de 27 Ma (Oligoceno tardío bajo). Respecto de la Formación Ñirihuau, dataciones en tobas del miembro medio indican su depositación alrededor de los 19,7–22 Ma (Mioceno temprano bajo), y finalmente la acumulación del miembro superior alrededor de los 16–17 Ma (Mioceno temprano alto a Mioceno medio bajo). De acuerdo a estos datos, se asignó a la Formación Ñirihuau una edad en el intervalo Oligoceno tardío a Mioceno medio bajo, aunque gran parte de la acumulación ocurrió casi enteramente en el Mioceno temprano (Giacosa *et al.*, 2001, 2005). La edad del miembro inferior de la Formación Ñirihuau, que incluye la localidad bajo estudio, quedaría así comprendida en el lapso Oligoceno tardío–Mioceno temprano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los megafósiles estudiados corresponden a colecciones realizadas por C.A. Menéndez, E.J. Romero (Museo

Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”-MACN) y J. González de la Asociación Paleontológica Bariloche en los años 60 y 70, y se hallan depositados en las colecciones del MACN, de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (FCEN-UBA) y del Museo de la Asociación Paleontológica Bariloche bajo las siglas **BA Pb**, **FCENCBPB** y **MAPBAR** respectivamente. En caso de hallarse improntas diferentes a ambos lados de una misma pieza, las mismas han sido identificadas con el mismo número de colección pero diferenciadas con números arábigos situados entre paréntesis.

Las improntas foliares fueron observadas bajo lupa binocular Wild Heerbrugg y fotografiadas con cámara Canon Powershot A710 IS y cámara Leica EC3 acoplada a la lupa. Las ilustraciones fueron hechas con tableta digitalizadora Genius EasyPen. El material cuticular fue removido mecánicamente y tratado mediante reactivo de Schulze, una parte del material fue montado con gelatina-glicerina para su observación y fotografiado bajo microscopio óptico Leitz Dialux 20; la parte restante fue metalizada con oro-paladio (40%–60%) y examinada en un microscopio electrónico Phillips XL 30 en el MACN.

Se procesaron seis muestras de los mismos sedimentos portadores de la megafloora con el fin de analizar la representación de las gimnospermas en la microflora. Se siguieron los métodos estándar: HCl y HF para disolución de carbonatos y silicatos respectivamente; breve oxidación con ácido nítrico al 10%, filtrado por mallas de 10 μm y 25 μm y montaje permanente en gelatina-glicerina. Para la observación y fotografías se utilizó un microscopio Dialux 20 con cámara Leica EC3 acoplada. Los preparados palinológicos estudiados se encuentran depositados en la colección de Palinología del Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Universidad de Buenos Aires, bajo las siglas **BA-FCB** p.m. 253–255.

La estratigrafía, así como la identificación de los niveles fosilíferos, fueron tomadas de Aragón y Romero (1984). Para la determinación y comparaciones de las hojas gimnospermas, se utilizaron las tipificaciones foliares de De Laubenfels (1953) y aquella más reciente de Offler (1984), basada en restos vegetativos de coníferas de Australia y Nueva Guinea. La asignación sistemática de los materiales fue realizada a nivel de morfotipo en la mayoría de los casos, excepto en el caso de hallarse cutículas con buena preservación y/o asociación a estructuras reproductivas o palinomorfos afines. Finalmente, se realizaron comparaciones con coníferas actuales de América del Sur y Oceanía, y

coníferas fósiles del Cenozoico de América del Sur, Antártida y Oceanía.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Familia *PODOCARPACEAE* Endlicher 1847

Género *Podocarpus* L'Heritier ex Persoon 1807

Especie Tipo. Podocarpus elongatus (Aiton) L'Heritier ex Persoon 1807

cf. *Podocarpus*

Morfotipo 1

Figuras 2.1-3

Material estudiado. FCENCBPB 278, 279, 281, 287, 288(1), 292, 293, 294, 295, MAPBAR 1041.

Procedencia geográfica. Arroyo Montoso, cercanías de la mina de Pico Quemado.

Procedencia estratigráfica. Formación Ñirihuau.

Descripción. Hojas aisladas simples, falcadas, comprimidas bifacialmente, de márgenes enteros (Fig. 2.1-3). Dimensiones: 6-8 cm x 0,4-0,7 cm, relación L/A= 11,4:1 - 16,3:1; el ancho mayor se alcanza en el tercio o mitad inferior de la hoja, y se estrecha abruptamente hacia la base, donde ésta se hace curva y determina en ocasiones una asimetría en el ancho de la lámina foliar. Sector de inserción ocasionalmente preservado, en tal caso la lámina se tuerce sobre sí misma y origina un falso pecíolo corto. Ápice agudo, no mucronado. Una vena media demarcada. Cutícula no preservada.

Comparaciones con formas actuales. Las hojas aquí estudiadas pueden ser asignadas al tipo foliar II de De Laubenfels (1953). Se trata de hojas comprimidas bifacialmente, de inserción ancha o estrecha, uninervias, generalmente de perfil recto pero existen algunas falcadas. Este tipo foliar no está precedido en la ontogenia por ningún otro tipo foliar, y puede permanecer en la planta adulta o bien ser sucedido por los tipos I o III. En todas las familias de coníferas actuales se hallan géneros que poseen este tipo foliar en algún momento de su ontogenia.

Offler (1984) presentó un estudio exhaustivo de todas las formas foliares vegetativas halladas durante la ontogenia de las coníferas actuales de Australia y Nueva Guinea, pertenecientes a las familias Cupressaceae *s.l.*, Podocarpaceae y Araucariaceae. Basándose exclusivamente en la morfología foliar, esta autora señaló que la combinación de 5 caracteres de importancia sistemática (filotaxis, tipo de compresión de la lámina, relación de la parte libre de la hoja respecto del eje, venación y forma de la hoja) resulta en general suficiente para permitir una separación a nivel genérico, y propuso 7

grupos foliares principales. Dentro de esta clasificación, el Morfotipo 1 puede ser asignado al Grupo IV, y dentro de éste, al Subgrupo 3, con hojas de lámina bien desarrollada, abierta respecto del eje, bifaciales y uninervias. Esto permite realizar una comparación más estrecha del Morfotipo 1 con las coníferas del sector australo-pacífico, y, en concordancia con la tipificación foliar y descripciones ofrecidas por De Laubenfels (1953), sugerir sus mayores afinidades con el actual género *Podocarpus*. Éste posee hojas con gran variabilidad de tamaño, pero generalmente grandes y siempre uninervias, de forma lineal-lanceolada a frecuentemente falcada. Respecto de la inserción, el sector más proximal de las hojas del Morfotipo 1 se halla pocas veces preservado. No obstante, en todos los casos se observó una notable curvatura basal, con una asimetría en el ancho de la lámina, compatible con una torsión de la lámina foliar, que en un ejemplar se continúa con un falso pecíolo corto (Fig. 2.2). Hojas de lámina estrechamente oblonga, con base estrecha y falso pecíolo originado por torsión son características de numerosas especies de *Podocarpus* actual (Offler, 1984; Hill y Brodribb, 1999). En las mismas, el falso pecíolo es muy corto, y en hojas aisladas, permanece como un ejecillo o se torna indistinguible de la lámina, aunque la curvatura de la base permanece intacta (véase Offler, 1984, figs. 30 y 35). No se han hallado hojas en conexión orgánica con tallos que permitan determinar la filotaxis, sin embargo, resulta posible sugerir una filotaxis espiralada a pseudo-verticilada según se observa en *Podocarpus* actual.

Dentro de las especies de podocarpaceas del extremo austral de América del Sur, el Morfotipo 1 se asemeja a *Podocarpus saligna* D. Don, especie que crece actualmente en la Cordillera de la Costa en Chile, ocupando zonas húmedas en las partes altas de los cerros (Hoffmann, 1997).

Comparaciones con formas fósiles. Para el Mioceno de Chile, Troncoso (1991) describió hojas de morfología y dimensiones muy similares al Morfotipo 1, las cuales asignó a *Podocarpus* sp. 1 y comparó con las especies actuales *Podocarpus saligna*; *P. elatus* R. Br. ex Endl., de Australia; *P. sellowi* Klotzsch ex Endl., de Brasil y *P. parlatorei* Pilg. del norte argentino. No existen hasta el momento otros registros de hojas similares.

En los mismos niveles portadores de las hojas, se halló polen de *Podocarpidites* spp. (Figs. 6.6-9), lo cual permite reforzar la asignación sistemática del Morfotipo 1 a *Podocarpus* sp. En particular, *Podocarpidites marwickii* Couper 1953 (Fig. 6.9) sugiere la presencia de una especie similar al actual *Podocarpus saligna* (Romero, 1977).

Familia PODOCARPACEAE

Morfotipo 2

Figuras 2.4–10, 5.5–8

Material estudiado. FCENCBPB 288 (2), 289 (2), 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, MAPBAR 900.

Procedencia geográfica. Arroyo Montoso, cercanías de la mina de Pico Quemado.

Procedencia estratigráfica. Formación Ñirihuau.

Descripción. Fragmentos de ramas foliosas con hasta 3 órdenes de ramificación en conexión orgánica. Ramas de primer orden (R1) de 10 cm de longitud máxima preservada y 1,7 (1,3–2) mm de ancho. Ramas de segundo orden (R2) de 3 cm de longitud máxima preservada y 1,5 (1–1,9) mm de ancho; ramas de tercer orden (R3) de 2,5 cm de longitud máxima preservada y 1,1 (0,9–1,4) mm de ancho. Las ramas de segundo y tercer orden se insertan en forma alterna a subopuesta, sin una cladotaxis aparente, en ángulos de 35° (12°–60°). Hojas de filotaxis espiralada, imbricadas y adpresas al tallo, romboidales en las R3 y partes apicales de R1 y R2 a estrechamente romboidales en las porciones basales y medias de R1 y R2, transición gradual entre ambas morfologías (Figs. 2.5–7, 2.9–10, 5.5). Dimensiones de las hojas: 2 (1–3,7) mm de largo x 0,8 (0,5–1,3) mm de ancho. Relación L/A= 2,6:1 (1,5:1 en hojas romboidales de R3; a 4,5:1 en hojas estrechamente romboidales de R1 y R2). Parte libre de la hoja: $\leq 1/3$ de su longitud. Superficie abaxial suavemente a muy convexa, frecuentemente con quilla longitudinal aguda. Ápice foliar agudo e incurvado, algo punzante en las hojas más elongadas. Meristema apical protegido por hojas reducidas, densamente dispuestas (Fig. 2.10). Superficie del tallo con estrías longitudinales en donde las hojas se han desprendido. Cutícula de regular preservación, anfiestomática (Figs. 5.6–8). Células epidérmicas cuadrangulares o rectangulares a poligonales irregulares, alineadas longitudinalmente, paredes anticlinales lisas, engrosadas en los ángulos, paredes periclinales lisas o en ocasiones rugosas (Fig. 5.7). Dimensiones de las células epidérmicas 34 (16–65) μm de largo x 13 (6–20) μm de ancho. Estomas en hileras longitudinales discontinuas, observados sólo en ciertos sectores de la hoja, separados entre sí por 2–3 células, paralelos al margen foliar, células subsidiarias diferenciadas de las epidérmicas, microestructura de las células oclusivas y subsidiarias no preservada (Figs. 5.7–8). No se observan anillos de Florin, papilas u otras estructuras en la superficie externa de la cutícula.

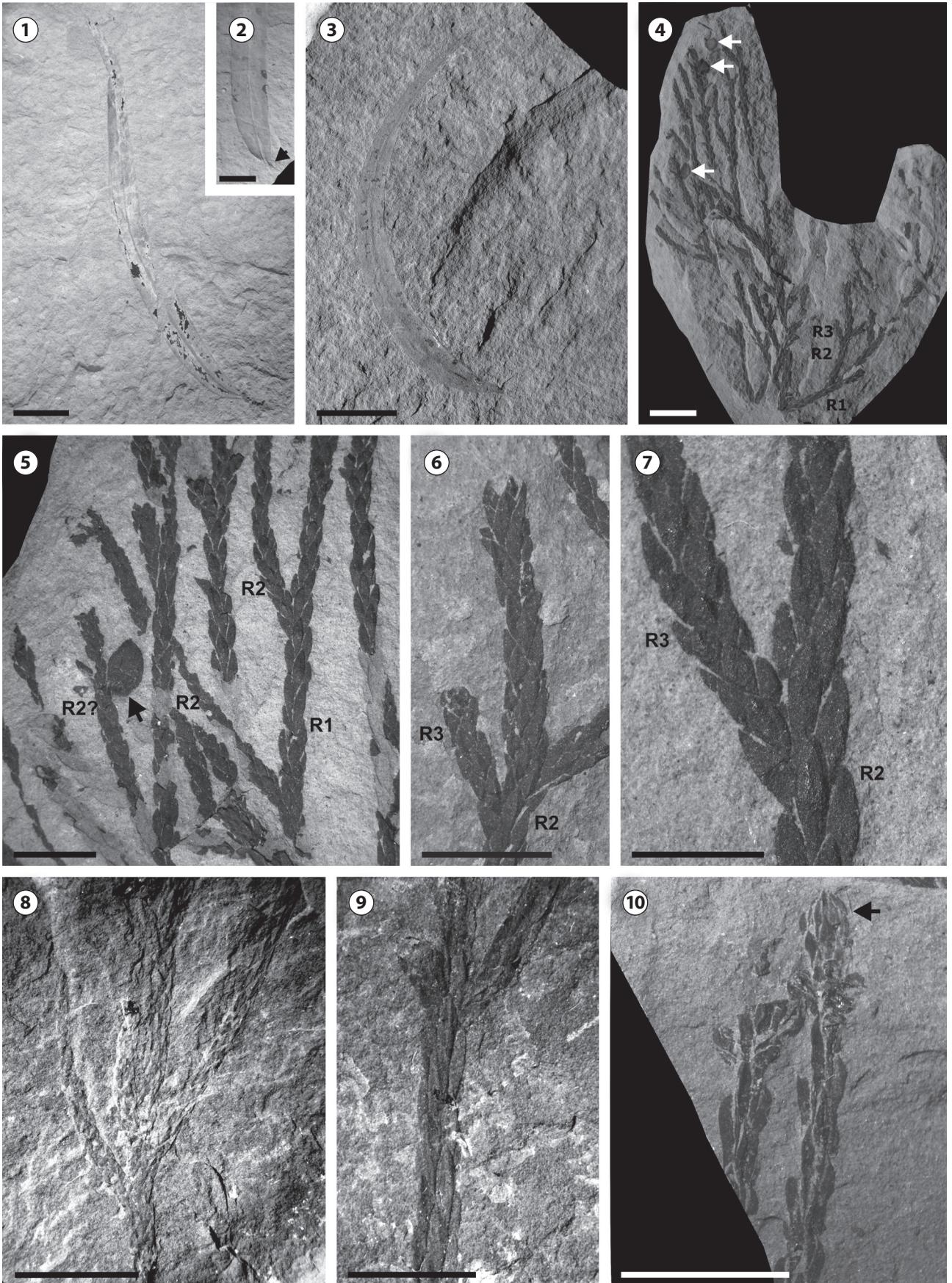
El ejemplar MAPBAR900 preserva tres cuerpos ovoides de aspecto carnoso, posiblemente óvulos, de 2,8 x 3,4 mm;

3,3 x 2 mm y 2,6 x 2,6 mm respectivamente (Figs. 2.4–5), uno de ellos en conexión orgánica con la rama R2 (Fig. 2.5), en posición lateral respecto de la misma.

Comparaciones con formas actuales. Las hojas aquí descritas corresponden al tipo foliar III de De Laubenfels (1953), caracterizado por hojas reducidas, escuamiformes, adelgazadas desde el punto de inserción hacia el ápice, con una parte libre que puede ser menor que la parte decurrente, en general estrechamente adpresas al eje. En las coníferas actuales, este tipo de hojas puede hallarse en renovales, yemas de descanso, en la base de estructuras reproductivas o como hojas adultas de las familias Cupressaceae *s.l.* y Podocarpaceae. En general, las hojas tipo III son precedidas de hojas tipo I o II, y una vez que aparecen, permanecen como forma definitiva en la planta adulta. En base a las dimensiones de las ramas y presencia de abundantes ramificaciones, los ejemplares correspondientes al Morfotipo 2 corresponderían a ramas foliosas adultas.

Dentro de las Cupressaceae *s.l.*, diversos géneros incluidos tradicionalmente en las Taxodiaceae poseen hojas reducidas dispuestas en forma espiralada. El único género que crece actualmente en el Hemisferio Sur es *Athrotaxis* D. Don (Tasmania); aunque el registro fósil indica la presencia de este género en el Mesozoico superior de la provincia de Santa Cruz (Halle, 1913; Florin, 1960; Archangelsky, 1963; Villar de Seoane, 1998; Llorens y Del Fueyo, 2003; Passalia, 2007, 2008). La similitud del Morfotipo 2 con *Athrotaxis* es sólo superficial, existen numerosas diferencias en el patrón de ramificación, la morfología foliar, anatomía cuticular y de las estructuras reproductivas (*cf.* Offler, 1984; Hill *et al.*, 1993) que permiten descartar una afinidad con este género. Las Cupressaceae *s.l.* poseen conos megasporangiados de consistencia leñosa (con excepción de *Juniperus* L., que posee conos carnosos pero hojas con filotaxis típicamente verticilada); netamente diferentes a los “cuerpos carnosos” observados en conexión orgánica con el Morfotipo 2; permitiendo descartar afinidades con dicha familia.

Dichas estructuras son, en cambio, similares a los óvulos de las Podocarpaceae; los cuales se hallan total o completamente recubiertos por una excrecencia carnosa (epimacio). Se sugiere por lo tanto una afinidad del Morfotipo 2 con las Podocarpaceae. La ausencia de pedúnculos especializados portadores de los óvulos, así como las dimensiones de los mismos, permitirían aproximar las estructuras observadas a los géneros *Dacrycarpus* De Laub. y *Dacrydium* Solander *ex* Lambert *emend.* De Laub. En éstos, los óvulos se disponen terminalmente sobre ramas foliosas cortas, ubicadas lateral



o terminalmente dentro de la rama principal. No obstante, la regular preservación no permitió la identificación de caracteres diagnósticos, tales como la fusión del epimacio a la semilla, inserta a su vez en un receptáculo carnoso, típicos de *Dacrycarpus* (De Laubenfels 1969 a,b).

Dentro de las Podocarpaceae, se ha utilizado históricamente la morfología de las hojas adultas para separar dos grupos principales (Offer, 1984; Wells y Hill, 1989; Stockey, 1990; Pole, 1992 a, b; Hill y Brodribb, 1999). Un grupo posee hojas de lámina desarrollada, más o menos anchas, dispuestas en forma no imbricada, generalmente bifaciales (*Phyllocladus* L.C. y A. Rich., *Podocarpus*, *Prumnopitys* Philippi, *Saxegothaea* Lindley, *Sundacarpus* (Blume) C.N. Page, *Afrocarpus* Page, *Retrophyllum* Page, *Nageia* Gaertn.) y más raramente bilaterales (*Acmopyle* Pilger, *Falcatifolium* De Laub. y las hojas juveniles o vegetativas de *Dacrycarpus*). El otro grupo incluye formas con hojas reducidas, comprimidas bifacialmente, relativamente robustas en relación a su ancho, frecuentemente imbricadas y con filotaxis espiralada. Comprende un conjunto de géneros incluidos históricamente en el género *Dacrydium* s.l. (secciones B y C de Florin, 1931) y luego segregados en los géneros *Dacrydium* s.s., *Lagarostrobos* (Hooker f.) Quinn, *Lepidothamnus* Philippi, *Halocarpus* C.J. Quinn y *Manoao* (Hook.) Molloy (Guillaumin, 1957; Patel, 1967; De Laubenfels, 1969a, Pocknall, 1981; Quinn, 1982; Molloy, 1995). Otras podocarpaceas con hojas tipo III son *Microcachrys* Hooker f., con filotaxis dística; y *Microstrobos* J. Garden y L.A.S. Johnson, *Parasitaxus* (Viellard) de Laub., *Dacrycarpus* (hojas no vegetativas o adultas) y *Acmopyle* (ocasionalmente en la base de las ramas fértiles), con filotaxis espiralada. La mayoría de estos géneros presenta al menos dos tipos foliares durante su ontogenia: usualmente las hojas juveniles o vegetativas poseen lámina desarrollada, son de forma lineal a lanceolada, no adpresas, bifaciales, asignables al tipo foliar II de De Laubenfels (1953); mientras que las hojas adultas o no vegetativas corresponden al tipo

foliar III. Con frecuencia existe además un tercer tipo foliar transicional, atribuible en general al tipo I (De Laubenfels, 1953, 1969a,b; Quinn, 1982; Offer, 1984; Molloy, 1995; Hill y Brodribb, 1999). No obstante, no existe una relación unívoca entre el tipo foliar (II o III) y la edad de la planta: en ocasiones, el tipo foliar que se produce primero o “follaje juvenil” permanece en el árbol adulto aún luego de que éste comienza a producir el tipo foliar definitivo, o “follaje maduro” (Offer, 1984). Además, las condiciones microclimáticas del crecimiento de cada planta dentro del dosel pueden influir en el desarrollo de uno u otro tipo foliar; en particular, la mayor incidencia lumínica determina mayor presencia de hojas escumiformes (Offer, 1984; Hill y Brodribb, 1999). Por todos estos motivos, la determinación del follaje de las podocarpaceas a nivel intrafamiliar reviste dificultades en ausencia de material reproductivo o cuticular, y en particular en el caso de los géneros de hojas imbricadas, la frecuencia de géneros con follaje heteromórfico dificulta aún más esta asignación.

El Morfotipo 2 presenta similitudes morfológicas respecto de las diversas podocarpaceas actuales con hojas tipo III. Tegnér (1965) señaló que (los géneros antes incluidos dentro de) *Dacrydium* s.l. puede ser dividido en dos subgrupos en base a las características del leño, hojas y polen. En uno de ellos (ex Grupo C de Florin, 1931; géneros *Halocarpus*, *Manoao*, *Lagarostrobos* y *Lepidothamnus*), las hojas adultas son escumiformes, más o menos superpuestas, anchas, con una quilla roma en la cara abaxial. En general, la parte libre de la hoja es prácticamente inexistente y la consistencia es coriácea y robusta, presentan por lo tanto una morfología similar respecto al Morfotipo 2 sólo en su aspecto general, pero diferenciable por la diferente relación L/A, la extrema reducción de la porción libre de la hoja y la consistencia robusta de las hojas. El otro grupo, que involucra a las especies actualmente incluidas en *Dacrydium* s.s., carece de hojas escumiformes excepto dos especies [*D. elatum* (Roxb.) Wallich ex Hook. y

Figura 2. 1–3, Morfotipo 1, cf. *Podocarpus* sp. Hojas simples, falcadas, uninervias/ simple leaves, falcate, univeined; 1, FCENCBPB 288 (1); 2, FCENCBPB 287. Detalle de la base foliar curvada, con torsión y falso pecíolo (cabeza de flecha)/ detail of the curved foliar base, with twisting and false petiole (arrowhead); 3, MAPBAR 1041; 4–10, Morfotipo 2 (Podocarpaceae); 4–7, MAPBAR 900. Aspecto general del sistema de ramas: ramas de primer (R1), segundo (R2) y tercer orden (R3). Nótese los cuerpos ovoides y carnosos (flechas) / general aspect of the branching system: first order (R1), second order (R2) and third order (R3) branches. Notice the ovate, fleshy bodies (arrows); 5, Detalle de las ramas foliosas y un cuerpo ovoide en conexión orgánica (¿óvulo?, flecha)/ detail of the leafy branches and an ovate body in organic connection (ovule?, arrow); 6, Detalle de las ramas R2 y R3. Nótese la transición en la forma de las hojas: estrechamente romboidales en la base de R2 a romboidales equidimensionales en el ápice de R2 y la totalidad de R3; ápices foliares agudos e incurvados, quilla/ detail of R2 and R3 branches. Notice the transition in leaf shape: narrowly rhomboidal in the base of R2 to rhomboidal equidimensional in the apex of R2 and the whole R3, foliar apex acute and incurved, keel; 7, Detalle de R2 con hojas estrechamente romboidales y R3 con hojas romboidales equidimensionales / detail of R2 with narrowly rhomboidal leaves and R3 with equidimensional rhomboidal leaves; 8, FCENCBPB 306. Sistema de ramas con 2 (3?) órdenes de ramificación/ branching system with 2 (3?) branching orders; 9, FCENCBPB 309. Detalle de hojas estrechamente romboidales/ detail of narrowly rhomboidal leaves; 10, FCENCBPB 307. Sector apical de las ramitas. Hojas estrechamente romboidales, con quilla, ápice agudo y fuertemente incurvado. Meristema apical protegido por hojas reducidas, densamente dispuestas/ apical part of the branchlets. Narrowly rhomboidal, keeled leaves with acute and strongly incurved apices. Apical meristem protected by reduced, densely packed leaves. Escala gráfica/ scale bar: 1, 3, 4, 8 = 1 cm; 2, 5–7, 9–10 = 5 mm.

D. novo-guineense Gibbs]. En éstas, las hojas son estrechas, adpresas, con un mayor desarrollo de la parte libre y poseen una quilla aguda, y presentan por lo tanto una morfología muy similar a la del Morfotipo 2, aunque son de dimensiones ligeramente menores (1–1,5 mm de largo x 0,4–0,6 mm de ancho; De Laubenfels, 1969a).

El Morfotipo 2 puede ser también comparado con las hojas adultas de *Dacrycarpus*. Este género posee un marcado dimorfismo foliar, con hojas juveniles anchas, falcadas, de ápice agudo, comprimidas bilateralmente y disposición usualmente dística (De Laubenfels, 1969b; 1988); mientras que las hojas adultas son reducidas, imbricadas, comprimidas bifacialmente, con el ápice incurvado y disposición espiralada y miden generalmente 1,5–3 x 0,5–0,8 mm.

A nivel cuticular, el Morfotipo 2 posee hojas anfiestomáticas. Los estomas se disponen en hileras longitudinales, con los ejes estomáticos paralelos al margen foliar; las células epidérmicas son rectangulares y se disponen en hileras, caracteres que sugieren afinidad con *Dacrycarpus* y *Dacrydium* y separan claramente de otras podocarpáceas similares como *Halocarpus*, *Lagarostrobos*, *Lepidothamnus* y *Manoao* (Wells y Hill, 1989). El desarrollo de anillos de Florin es variable en ambos géneros, pero el carácter liso y recto de las paredes anticlinales de las células epidérmicas, lo aproxima más a *Dacrycarpus*. La regular preservación, incluyendo número de subsidiarias, ornamentación de sus paredes y presencia o ausencia de extensiones polares o laterales impide mayores comparaciones.

Comparaciones con formas fósiles. Numerosas especies de podocarpáceas de hojas reducidas han sido descritas para yacimientos terciarios de Australia y Nueva Zelanda (véase referencias en Hill y Brodribb, 1999), muchas de ellas con cutículas. Para la Patagonia argentina y chilena, se conocen aún pocos restos, en su mayoría de edad eocena. Para el Paleoceno tardío (?) a Eoceno temprano de Antártida y Eoceno de Santa Cruz y Río Negro se registró la presencia de *Dacrycarpus tertiarius* (Berry) Fontes y Dutra 2010 (Berry, 1928, 1938; Florin, 1940a; Zastawniak, 1981; Zhou y Li, 1994; Doktor *et al.*, 1996; Fontes y Dutra, 2010); cuyas hojas son muy similares a las hojas adultas del actual *Dacrycarpus dacrydioides* (A. Richard) De Laub. Se trata en todos los casos de improntas de hoja sin cutícula preservada, asociadas en el material antártico a semillas muy similares a las de *Dacrycarpus* (Fontes y Dutra, 2010). Este material se diferencia del nuestro en la forma general de sus hojas, las cuales carecen de quilla y sus ápices se dirigen casi siempre hacia fuera, alejándose del eje. Para el Eoceno tardío-Oligoceno temprano de Tierra del Fuego, Panti *et al.* (2008) describieron coníferas

de hojas escumiformes, pero sin una asignación sistemática precisa. Para el Eoceno de Chile se registró la presencia de ramas foliosas asignadas a *Dacrycarpus inopinatus* (Florin) Greenwood (Florin, 1940a; Greenwood, 1987); cuyas hojas son mayormente bilaterales, mientras que se hallan hojas escumiformes y bifaciales únicamente en la base de las ramas jóvenes, otorgándoles un aspecto claramente dimórfico y diferenciable del Morfotipo 2. Para el Mioceno de Chile, Troncoso y Romero (1993) describieron ramas foliosas sin cutícula, con hojas de morfología y dimensiones similares a las aquí descritas, asignadas a *Dacrydium s.l.*, las cuales poseen yemas apicales globosas no observadas en nuestro material.

El Morfotipo 2 se asemeja a dichos taxones fósiles sólo en su morfología general, de características generalizadas para las coníferas de hojas reducidas, y no puede ser asignado a ningún taxón descrito para la Patagonia argentina o chilena. Dada la frecuencia de dimorfismo foliar en las podocarpáceas, es posible que el Morfotipo 2 pudiera representar las hojas adultas de un taxón con hojas juveniles o transicionales de lámina desarrollada. En particular, la asociación en los mismos niveles de ramas con hojas reducidas e imbricadas (Morfotipo 2) junto a ramas con hojas de lámina desarrollada y comprimida bilateralmente (Morfotipo 5), sugiere como posibilidad su pertenencia a un mismo taxón biológico. Sus mayores afinidades estarían dadas, de acuerdo a la morfología foliar y anatomía cuticular, con podocarpáceas de los géneros *Dacrycarpus* y *Dacrydium*, y se los asigna en forma preliminar a esta familia. No obstante, al no haberse hallado aún conexiones orgánicas entre ambos tipos foliares (Morfotipos 2 y 5), se optó describirlos en forma separada.

Familia PODOCARPACEAE?

Morfotipo 3

Figuras 3.1–2

Material estudiado. FCENCBPB 277; MAPBAR 1007.

Procedencia geográfica. Arroyo Montoso, cercanías de la mina de Pico Quemado.

Procedencia estratigráfica. Formación Ñirihauu.

Descripción. Ramitas foliosas, no ramificadas, longitud máxima preservada 2,5 cm, diámetro del tallo 0,6–0,8 mm. Hojas subopuestas, dispuestas en un mismo plano, insertas en ángulos de 37° (20°–45°), comprimidas bifacialmente, lineales a lanceoladas, de márgenes enteros y paralelos. Ápice asimétrico, levemente acuminado en hojas completas, no mucronado, base con una suave constricción y probable torsión que origina un falso pecíolo. Dimensiones de las hojas basales: 6,6

(4,8–11) mm de largo x 0,8 (0,4–1) mm de ancho; relación L/A = 8,4 (6,6–12,3). Hojas apicales miden 3,7–4 mm de largo x 0,6–0,8 mm de ancho; relación L/A = 4,6–6,7 respectivamente. Vena media demarcada, se observó únicamente en el ejemplar FCENCBPB 277. Cutícula de regular preservación, no permitió observación de caracteres anatómicos.

Comparaciones con formas actuales. El material estudiado puede ser asignado al tipo foliar II de De Laubenfels (1953; ver discusión Morfotipo 1).

Las mayores similitudes se hallaron con las hojas adultas de *Saxegothaea*, *Prumnopitys* y *Podocarpus*. Estos tres géneros poseen hojas con filotaxis espiralada, pero en condiciones de baja luminosidad, pueden torcer sus pecíolos de modo que las hojas se disponen en un único plano y la superficie fotosintética queda orientada en forma perpendicular a la dirección de la luz incidente. En la cordillera patagónica de Argentina y Chile, crecen actualmente 4 especies de podocarpáceas con hojas tipo II: *Podocarpus saligna*, *P. nubigena* Lindley, *Saxegothaea conspicua* Lindley y *Prumnopitys andina* (Poepp. ex Endl.) de Laub., las tres últimas poseen hojas con una morfología muy similar. El Morfotipo 3 se asemeja particularmente a *P. andina*, especie que posee las hojas de menores dimensiones (1–2,5 cm x 1,5–2 mm, relación L/A próxima a 10; Troncoso, 1991), lineales a ligeralmente falcadas y en tal caso el ápice es algo asimétrico, aguzado pero sin mucrón punzante, y la base se atenúa hacia un pecíolo muy corto a veces retorcido.

Comparaciones con formas fósiles. De las especies descritas para el extremo austral de América del Sur, el Morfotipo 3 presenta cierta semejanza con *Podocarpus andiniformis* Berry 1938 del Eoceno de Río Pichileufu (provincia de Río Negro), aunque nuestro material presenta hojas dispuestas mucho más densamente, de menores dimensiones y ápices no tan agudos como en aquella especie. El material referido a *P. andiniformis* es escaso y carece de cutícula, las comparaciones son por lo tanto limitadas. Una morfología similar se halla también en *Coronelia molinae* Florin 1940 del Eoceno del sur de Chile y Tasmania (Florin, 1940b; Townrow, 1965), pero ésta se distingue por sus bases foliares abruptamente redondeadas que originan un corto pecíolo, no decurrentes, y por caracteres epidérmicos (presencia de papilas y pelos epidérmicos) no verificables en nuestro material.

Morfotipo 4

Figura 3.3

Material estudiado. Articulados: FCENCBPB 280, 289(1).

Hojas aisladas: FCENCBPB 289, 296, 297.

Procedencia geográfica. Arroyo Montoso, cercanías de la mina de Pico Quemado.

Procedencia estratigráfica. Formación Ñirihuaú.

Descripción. Hojas linear-lanceoladas, dispuestas en forma alterna a subopuesta, insertas en ángulos de 34°–49°, posiblemente bifaciales, base decurrente y estrechada gradualmente, probable falso pecíolo con torsión basal, ápice redondeado o levemente acuminado, márgenes enteros. Dimensiones de las hojas: 1,1 (0,6–1,6) cm de largo x 0,22 (0,2–0,3) cm de ancho. Relación L/A = 4,8:1 (3,2:1–6,9:1), relación entre la base decurrente y la parte libre de la hoja = 0,25–0,36. Una vena media prominente. Hojas reducidas, adpresas, de 0,4 cm de largo x 0,08 cm de ancho, de inserción espiralada en la base de la rama. Cutícula de regular preservación, no permitió la observación de caracteres anatómicos.

Comparaciones con formas actuales. Los materiales estudiados pueden ser asignados al tipo foliar II de De Laubenfels (1953, ver Discusión del Morfotipo 1). Dentro de éste, la combinación de hojas bifaciales pequeñas, simples, uninervias, con una base estrechada que se continúa en un falso pecíolo con ligera torsión basal, sugeriría afinidad con los géneros *Saxegothaea*, *Prumnopitys* y *Podocarpus*. No obstante, la calidad de la preservación no permitió determinar con certeza el tipo de compresión e inserción de la hoja, por lo que su asignación y comparaciones son limitadas. Asimismo, no se puede descartar que este morfotipo pueda corresponder a hojas juveniles del Morfotipo 1, del cual se distingue por su forma y dimensiones, pero en ausencia de restos cuticulares o conexiones orgánicas, resulta poco acertada la asignación de ambos subtipos a un mismo taxón.

Comparaciones con formas fósiles. Hojas de morfología similar a este morfotipo fueron descritas por Troncoso (1991) para el Mioceno de Chile y asignadas a *Saxegothopsis*, por su similitud con *Saxegothopsis fuegianus* Dusén 1899 del Mioceno de Tierra del Fuego y posibles afinidades con *Saxegothaea conspicua*.

Familia PODOCARPACEAE

cf. *Dacrycarpus*

Morfotipo 5

Figuras 3.4–7

Material estudiado. BA Pb 8370; FCENCBPB 282, 283, 284, 285.

Procedencia geográfica. Arroyo Montoso, cercanías de la mina de Pico Quemado.

Procedencia estratigráfica. Formación Ñirihuau.

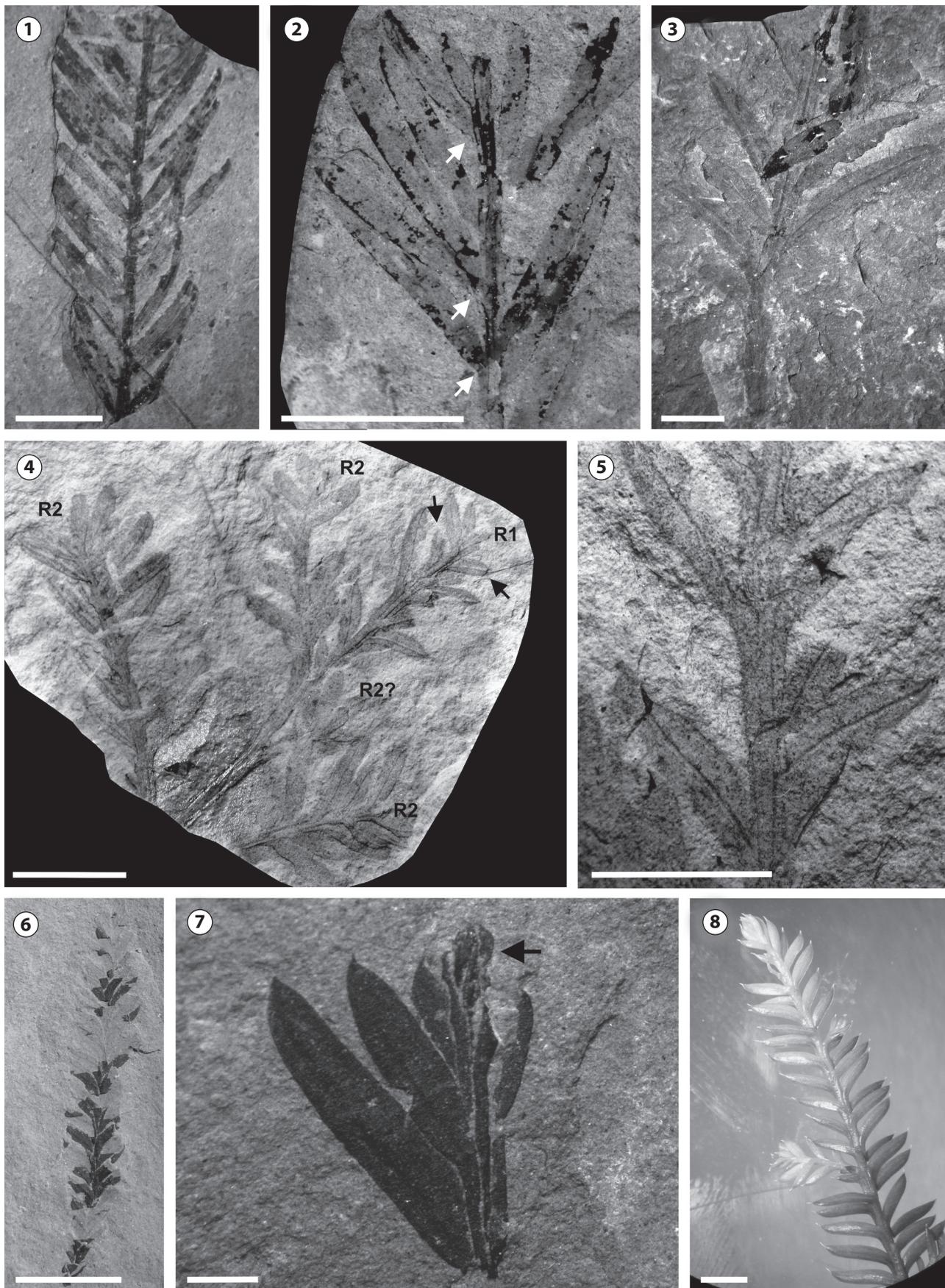
Descripción. Corresponde al ejemplar más completo FCENCBPB 285 (Figs. 3.4–5). Sistema de ramas foliosas en conexión orgánica. Rama de primer orden (1) de posición central y 3,1 cm de longitud preservada. Ramas de segundo orden (2–5?), dispuestas en forma alterna sobre la rama (1) y de longitudes preservadas 1,4; 2,3; 1,8 y 0,7 cm y ángulos de inserción de 32°, 54°, 46° y 40° respectivamente. Hojas subopuestas a alternas, insertas en ángulos de 43° (25°–63°), comprimidas bilateralmente, lanceoladas, de base ancha y decurrente, ápice con mucrón punzante. Vena media demarcada. Dimensiones de las hojas 6,1 (3,4–8,5) mm de largo x 1,5 (1,1–1,8), relación L/A= 4,1:1 (2,6:1–5,9:1). Se observan hojas más pequeñas en los ápices de las ramas y también intercaladas al azar entre las hojas más grandes, sin un patrón definido (Figs. 3.4–5), otorgando a las ramas un aspecto ligeramente heterogéneo. Los ejemplares FCENCBPB 283 y 284 corresponden a ramitas de 2 cm de longitud preservada, con hojas de idénticas características a las descritas pero dispuestas más densamente y con una mayor homogeneidad de dimensiones, sólo algo más pequeñas en el ápice y base de las ramitas (Fig. 3.6). Las hojitas miden 2 (0,8–4) mm de largo x 1 (0,2–1) mm de ancho, relación L/A= 4,4:1 (3,3:1–6,2:1), se insertan en ángulos de 44° (29°–56°). Cuando preservado, el meristema apical se halla protegido por hojas reducidas, densamente dispuestas y posiblemente bifaciales (Fig. 3.7). Cutícula de preservación insuficiente, no permitió la observación de caracteres anatómicos.

Comparaciones con formas actuales. El material estudiado puede ser asignado al tipo foliar I de De Laubenfels (1953), caracterizado por tratarse de hojas falcadas, con ápices incurvados, uno o más haces vasculares e insertas en forma espiralada. Este tipo foliar se halla en follaje transicional (Araucariaceae, “Taxodiaceae”, Podocarpaceae y raramente en Pinaceae) o maduro (Pinaceae, “Taxodiaceae”, Podo-

carpaceae) mientras que está completamente ausente en las Cupressaceae s.s. y Taxaceae, tanto en formas transicionales como adultas. De todas estas formas, son características las hojas bilaterales y sin peciolo en las podocarpaceas *Falcatifolium*, *Acropyle* (hojas adultas) y *Dacrycarpus* (hojas juveniles o vegetativas; Hill y Brodrigg, 1999), siendo la bilateralidad un carácter único dentro del follaje de las coníferas actuales. De éstos, el Morfotipo 5 presenta las mayores similitudes con *Acropyle* y *Dacrycarpus*. En ausencia de estructuras reproductivas o estructura cuticular preservadas; la asignación a uno u otro género resulta dificultosa, por lo que las comparaciones se realizaron con ambos taxones.

Las especies actuales de *Dacrycarpus* presentan hojas juveniles bilaterales, falcadas y curvadas hacia el eje, o bien lineales a frecuentemente lanceoladas, insertas en ángulos de 60°, típicamente más cortas hacia el ápice de la rama, de modo que ésta adquiere una apariencia de pluma, miden 6–12 mm x 1 mm y se insertan usualmente en forma dística (De Laubenfels, 1969b, 1988). Las hojas del Morfotipo 5 son similares en morfología y dimensiones a *D. dacrydioides*, en cuyas hojas se observa en ocasiones una marcada variabilidad en las dimensiones de las hojas, así como hojas pequeñas intercaladas y en algunos casos, se emiten hojas hacia un solo lado de la rama, de modo que ésta adquiere un aspecto menos simétrico y disímil respecto de una pluma (Fig. 3.8). *Acropyle* posee hojas adultas lineales, bilaterales, dísticas (excepto ramas con exposición directa a la luz solar), con dos bandas estomáticas conspicuas en la superficie inferior de la hoja y márgenes a veces curvados, miden 10–19 mm (hasta 22 mm) x 1,8–3,2 mm en hojas de sombra de *A. panche-ri* (Brongniart y Grisebach) Pilger (De Laubenfels, 1969b, 1988). La inserción dística de las hojas otorga también a las ramitas un aspecto “de pluma”, *Acropyle* difiere por lo tanto en el aspecto general de la rama y hojas de mayores dimensiones respecto del Morfotipo 5.

Figura 3. 1–2, Morfotipo 3 (Podocarpaceae?); **1**, MAPBAR 1007; **2**, FCENCBPB 277. Ramas foliosas con hojas bifaciales, uninervias, dispuestas en un plano. Base foliar estrechada, con probable torsión y falso peciolo (flechas)/ leafy branches with bifacial, univeined leaves, inserted in one plane. Foliar base narrowed, with probable torsion and false petiole (arrows); **3, Morfotipo 4** (Podocarpaceae?). FCENCBPB 280. Rama foliosa con hojas uninervias, posiblemente bifaciales/ leafy branch with univeined, possibly bifacial leaves; **4–7, Morfotipo 5**. Podocarpaceae cf. *Dacrycarpus*; **4–5**, FCENCBPB 285. Sistema de ramificación: ramas de primer orden (R1) y segundo orden (R2). Nótese la presencia de hojas más pequeñas intercaladas (flechas) y el aspecto heterogéneo de las ramas/ branching system in organic connection: first order (R1) and second order (R2) branches. Notice the presence of smaller intercalated leaves (arrows) and the heterogeneous aspect of the branches; **5**, detalle de las hojas bilaterales con ápice mucronado y vena media única/ detail of bilateral leaves mucronate apex and a single middle vein; **6**, FCENCBPB 284. Ramita de aspecto homogéneo, con hojas bilaterales de mayores dimensiones en el sector medio, más pequeñas hacia la base y el ápice de la ramita / branchlet of homogeneous aspect, with bigger bilateral leaves in the middle part, getting smaller to the base and the apex of the branchlet; **7**, sector apical de una ramita. Hojas bilaterales con una vena media; ápice agudo y mucronado. Meristema apical recubierto de hojas densamente dispuestas, posiblemente bifaciales (flecha)/ apical part of a branchlet. Bilateral leaves with a middle vein and acute, mucronate apex. Apical meristem covered by densely arranged leaves, possibly bifacial (arrow); **8, Dacrycarpus dacrydioides** (actual), rama de último orden portando una ramita: hojas bilaterales con ápice agudo y mucronado; meristema apical protegido por hojas reducidas y densamente empaquetadas/ (extant), last order branch bearing a branchlet: bilateral leaves with acute and mucronate apex; apical meristem protected by reduced, densely packed leaves. (Foto cortesía de Chrissen E.C. Gemmill, University of Waikato, New Zealand). Escala gráfica / Scale bar: **1–3; 5, 6, 8** = 5 mm; **4** = 1 cm; **7** = 1 mm.



Comparaciones con formas fósiles. *Dacrycarpus* presenta un amplio registro macrofósilífero en el Cenozoico de Australia y Nueva Zelanda (Wells y Hill, 1989; Pole, 1998; Hill y Brodribb, 1999; Hill y Whang, 2000). En cambio, existe hasta el momento una única especie con hojas bilaterales de este género descripta para Patagonia: *D. inopinatus* (Florin) Greenwood 1987; procedente del Eoceno de Chile (Engelhardt, 1891, 1905; Florin, 1940a; Greenwood, 1987; ver Discusión Morfotipo 2). Para el Mioceno de Chile, Troncoso (1991) y Troncoso y Romero (1993) citaron formas afines a esta especie, designadas como *Podocarpus* sp. 2. El material aquí descrito se asemeja a *D. inopinatus* en sus dimensiones y morfología general, particularmente en los ejemplares de pequeño tamaño (FCENCBPB 282, 283, 284, Figs. 3.6–7), que presentan una mayor homogeneidad en dimensiones y morfología foliar. No obstante, las hojas mayores del Morfotipo 5, son notablemente más anchas que las de aquella especie (FCENCBPB 285: 1,1–1,8 mm, *D. inopinatus*: 0,6–1 mm) y se insertan en la rama más separadas entre sí, lo cual otorga a las ramas del Morfotipo 5 un aspecto diferente respecto del típico “aspecto de pluma” del género *Dacrycarpus* y presente también en *D. inopinatus*. Por otro lado, se hallan frecuentemente en las ramas de FCENCBPB 285 hojas más cortas intercaladas entre otras más largas, lo cual contribuye al aspecto irregular de las ramitas. La ausencia de cutículas con detalles preservados impide una comparación estrecha entre ambos materiales, aunque probablemente se trata de formas afines. Florin (1940a) señaló que las mayores similitudes de esta especie se hallarían con los actuales *D. dacrydioides* de Nueva Zelanda, *D. vieillardii* (Parl.) De Laub. de Nueva Caledonia y *D. imbricatus* (Blume) De Laub. de Nueva Guinea, similitudes compartidas con el Morfotipo 5, en particular respecto de primera *D. dacrydioides*. Wilf *et al.* (2007, 2009) mencionaron también la presencia de *Dacrycarpus* para el Eoceno de Laguna del Hunco, Chubut, aunque estos materiales no han sido aún descriptos formalmente.

Para el Eoceno temprano de Santa Cruz y Río Negro, se registra la presencia de *Dacrycarpus tertiarius*; especie representada también en el Paleógeno de Antártida por macrofósiles foliares y semillas de morfología y dimensiones muy similares a las actuales (ver Discusión Morfotipo 2). Todos los registros de esta especie corresponden a ramas de hojas escuamiformes, imbricadas y bifaciales, por lo cual podrían representar a las hojas adultas del género; mientras que los registros del Eoceno y Mioceno de Chile (*D. inopinatus*), Eoceno de Laguna del Hunco (*Dacrycarpus* sp.) y el Mor-

fotipo 5 corresponden a hojas bilaterales y por lo tanto a las hojas juveniles o vegetativas.

Por su parte, *Acropyle* tiene un amplio registro macrofósilífero en yacimientos paleocenos, eocenos y oligocenos (temprano) de Australia (Hill y Carpenter, 1991; Pole 1992a; Carpenter y Pole, 1995). En América del Sur, está representado por *A. engelhardtii* (Berry) Florin 1940, del Eoceno de Río Pichileufú, Río Negro (Berry, 1938; Florin, 1940a) y *Acropyle* sp. del Eoceno de Laguna del Hunco, Chubut (Wilf *et al.*, 2007, 2009, 2010b). Para distintas localidades del Eoceno de Antártida, Florin (1940b) y luego Zhou y Li (1994) describen la especie *A. antarctica* Florin 1940. Tanto las hojas de las especies actuales como del Terciario de Río Pichileufú y Antártida presentan hojas de dimensiones mucho mayores a las observadas en el Morfotipo 5, se disponen más densamente y carecen, por otro lado, de las hojas intercaladas más pequeñas, vistas en el Morfotipo 5. Las dimensiones foliares por sí solas no pueden ser consideradas de importancia sistemática (existen especies fósiles de *Acropyle* del Cenozoico de Australia de pequeñas dimensiones; Hill y Carpenter, 1991); no obstante, la asignación de nuestro material al género *Acropyle* parece poco probable debido al aspecto general de las ramas foliosas.

Las mayores afinidades del Morfotipo 5 se encuentran con las hojas juveniles de *Dacrycarpus*, en base a sus dimensiones, ángulo de inserción de las hojas y variabilidad en las dimensiones y posición de las hojas. Considerando el dimorfismo foliar hallado en *Dacrycarpus*, resulta posible sugerir la vinculación del Morfotipo 5 a un mismo taxón biológico junto con el Morfotipo 2 (hojas escuamiformes y bifaciales), que podrían representar las hojas adultas, como se observa actualmente en este género. La asignación sistemática de los restos vegetativos del Morfotipo 5 se ve además corroborada por la presencia de polen de *Dacrycarpites australiensis* Cookson y Pike 1953 (Fig. 6.2) en los mismos niveles portadores de hojas.

Familia PODOCARPACEAE?

Morfotipo 6

Figuras 4.1–2

Material estudiado. FCENCBPB 276(2); MAPBAR 741.

Procedencia geográfica. Arroyo Montoso, cercanías de la mina de Pico Quemado.

Procedencia estratigráfica. Formación Ñirihuau.

Descripción. Hojas aisladas, falcadas, de margen entero, bifaciales. Base incompleta de ancho estimado 0,5 cm, longitud promedio estimada 5,8–7,3 cm. Ancho máximo 0,8–1 cm, re-

lación L/A= 7,2–7,3. Ápice romo, incompleto, de 0,15 cm de ancho. Numerosas venas no ramificadas, paralelas y poco conspicuas, sin una vena media principal. Cutícula de preservación regular, no permitió observación de caracteres anatómicos.

Comparaciones con formas actuales. Estos ejemplares corresponden al tipo foliar IV de De Laubenfels (1953), caracterizadas por ser anchas, de forma lanceolada a ovalada, planas y plurinervias, con inserción ancha o estrecha. Este tipo foliar se halla restringido dentro de las coníferas actuales a la familia Araucariaceae y al género *Nageia* dentro de las Podocarpaceae, pero la ausencia de cutícula o estructuras reproductivas preservadas impide una comparación detallada.

Comparaciones con formas fósiles. Se halla cierta similitud entre el material aquí estudiado y "*Zamia*" *tertiaria* Engelhardt 1891, descrita para el Mioceno de Chile y el Eoceno de Río Negro y Chubut (Engelhardt, 1891; Berry, 1922) y atribuida al Orden Cycadales. Esta especie posee hojas opuestas, coriáceas, lanceoladas, inequilaterales y frecuentemente falcadas, con su máximo ancho en la zona media y aguzándose aproximadamente en forma igual hacia el ápice y la base, ápices agudos a acuminados; con numerosas venas paralelas dispuestas densamente, sin una vena media. Recientemente, esta especie fue considerada como una probable conífera de hojas anchas, cuya morfología y arquitectura foliar indicaría afinidades tanto con *Agathis* Salisbury (Araucariaceae) como con las Podocarpaceae (Wilf et al., 2005). Labandeira et al. (2007) señalaron que el conjunto de trazas de insectos hallados en diversos ejemplares de esta especie, indicarían una mayor afinidad con la familia Podocarpaceae, la cual ha sido corroborada recientemente por estudios cuticulares (Iglesias et al., 2008). Dentro de las actuales Podocarpaceae, el género *Nageia* posee, al igual que *Retrophyllyum* y *Afrocarpus*, hojas subopuestas u opuestas, con bases foliares insertas mediante una típica torsión basal; pero difiere de aquéllos en el carácter plurinervio de las hojas, único dentro de las actuales Podocarpaceae (Page, 1988). Actualmente, este género se distribuye desde el sur de India y Bangladesh, a lo largo del sudeste asiático hasta Nueva Guinea, y del sur de China al sur de Japón (De Laubenfels, 1988). "*Zamia*" *tertiaria* posee una venación similar a la de *Nageia*, un estudio detallado de la anatomía cuticular así como de la forma de inserción de las hojas podrá corroborar la similitud morfológico-arquitectural de estas hojas. El Morfotipo 6 concuerda en sus dimensiones y forma falcada con de ejemplares de "*Z.*" *tertiaria* ilustrados por Berry (1938, pl. 9), pero la ausencia de ápice y bases preservadas, así como de cutícula en nuestros materiales, impide una comparación más estrecha.

Se hallaron similitudes también entre el material descrito y el género *Araucariooides* Bigwood y Hill 1985 (Araucariaceae), descrito para hojas del Eoceno de Tasmania y por Pole (1995) para el Cretácico Tardío de Nueva Zelanda. Posee hojas bifaciales, generalmente asimétricas, plurinervias, lineales a lanceoladas (relación L/A > 10) y cutícula típicamente araucarioide. El material aquí estudiado presenta morfología y dimensiones muy similares, pero la ausencia de cutícula preservada impide mayores comparaciones.

Familia ARAUCARIACEAE Henkel y Hochst 1865

Género *Araucaria* de Jussieu 1789

Sección *Araucaria* Wilde y Eames 1952

Especie tipo. *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch 1873.

Araucaria nathorstii Dusén 1899

Figuras 4.3–6

Material estudiado. FCENCBPB 298, 299, 301, 311; MAPBAR 715, 1378.

Procedencia geográfica. Arroyo Montoso, cercanías de la mina de Pico Quemado.

Procedencia estratigráfica. Formación Ñirihuaú.

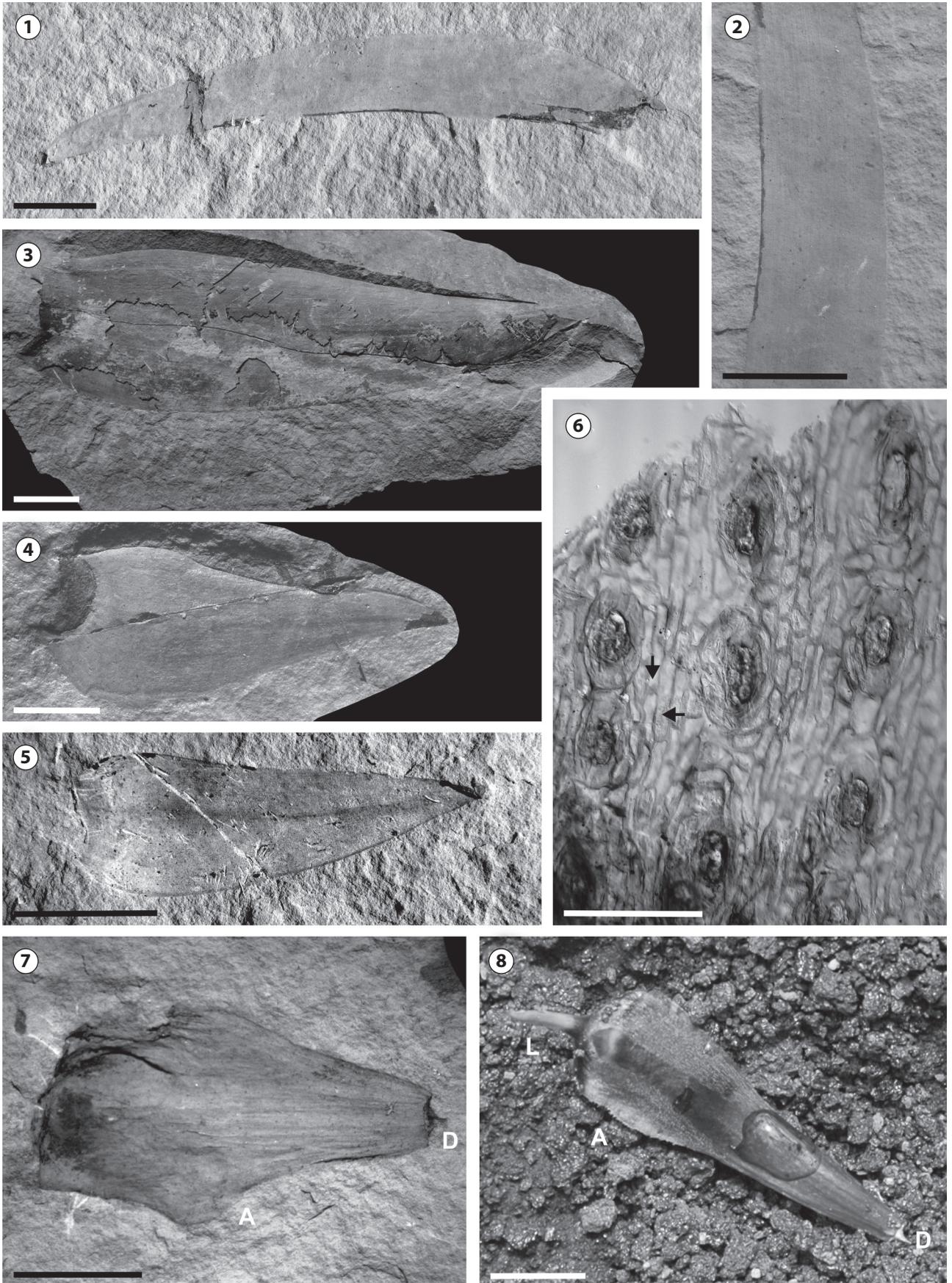
Descripción. Hojas aisladas, de consistencia gruesa y coriácea, lanceoladas elongadas a oval-lanceoladas, de margen entero y ápice acuminado, sin mucrón. Base de inserción cóncava, de 0,9–1,5 cm de ancho. Incluye dos subtipos de forma y proporciones diferentes: 1) FCENCBPB 298, 299, 311. Los ejemplares completos (FCENCBPB 311 y FCENCBPB 298, Figs. 4.3, 4.5) son de forma lanceolada, elongada, de 2,8 x 1 cm y 8,3 cm x 2,6 cm respectivamente; relación L/A= 2,8–3:1 y 2) FCENCBPB 301, MAPBAR 715, MAPBAR 1378. Los dos ejemplares completos (MAPBAR 715; Fig. 4.4 y MAPBAR 1378) corresponden a hojas oval-lanceoladas, de base ensanchada, de 4,2–4,3 cm de largo x 1,9 cm de ancho; relación L/A= 2,2:1–2,3:1. En ambos subtipos, la relación ancho máximo/base es de 1,8–2,1. Venación paralela. Cutícula: corresponde a FCENCBPB 298. Hojas anfisotómicas, con concentración de estomas ligeramente mayor en una superficie (no fue posible diferenciar las superficies abaxial y adaxial); márgenes foliares con escasos estomas o sin ellos. Hileras estomáticas continuas, raramente discontinuas, paralelas entre sí y respecto del margen foliar; separadas entre sí por 6 (2–13) hileras de células epidérmicas (Figs. 4.6, 5.1–2). Estomas hundidos individualmente, separados entre sí por 1–3 células epidérmicas o en ocasiones contiguos pero sin compartir células subsidiarias, elípticos a sub-circulares

o raro circulares; apertura estomática paralela (72%), ligeramente oblicua (25° aproximadamente, 27%), o transversal al eje longitudinal (1%) (Figs. 5.1–5.4). Aparato estomático de 82 (57–100) μm de largo x 42 (17–55) μm de ancho; células oclusivas de 42 (19–57) μm de largo x 18 (6–32) μm de ancho. Cantidad de células subsidiarias: 4 (80%), 5 (19%), 6 (1%). Cutícula de las células oclusivas engrosada en la zona del ostiolo, cutícula de las subsidiarias lisa o con rugosidades. Células epidérmicas rectangulares elongadas a irregulares entre hileras estomáticas [dimensiones: 28 (15–53) x 8 (5–14) μm] y cuadrangulares o irregulares dentro de las hileras [dimensiones: 17 (6–38) μm x 12 (5–27) μm]. Paredes anticlinales de las células epidérmicas lisas o con nudosidades (observadas sólo bajo microscopio óptico), frecuentemente engrosadas en los ángulos; paredes periclinales lisas o rugosas.

Discusión y comparaciones. El subtipo foliar 1 (FCENCBPB 298, 299 y 311) posee características morfológicas y anatómico-cuticulares muy similares al ejemplar BA Pb 8206 descrito por Menéndez y Caccavari (1966) y asignado a *Araucaria nathorstii*, procedente también del yacimiento de Pico Quemado. El ejemplar FCENCBPB 311 representa muy probablemente, por sus pequeñas dimensiones, una hoja juvenil; no obstante, la forma y proporciones se mantienen iguales al ejemplar de mayor tamaño. El subtipo foliar 2 (FCENCBPB 301, MAPBAR 715, MAPBAR 1378) se diferencia del anterior por tratarse de hojas de dimensiones menores y base marcadamente aovada, las cuales coinciden enteramente con las descripciones del ejemplar BA Pb 8205 de Menéndez y Caccavari (1966.). Dichos autores señalaron la uniformidad de caracteres cuticulares de estos dos tipos de hojas, y, considerando la variación en tamaño y forma que se observa en diversas especies de *Araucaria* actual, adjudicaron todos los materiales por ellos estudiados a *A. nathorstii*. En base a la identidad de caracteres morfológicos y anatómicos, así como la proveniencia del mismo yacimiento, se asigna todos los materiales aquí estudiados a *A. nathorstii*.

A. nathorstii fue descrita originalmente por Dusén (1899) en base a hojas sin cutícula preservada, procedentes del Oligoceno tardío-Mioceno temprano de Arroyo Las Minas en Punta Arenas (Chile). Este autor distinguió hojas de ramas estériles, de forma lanceolada, algo estrechadas en su base; y hojas de ramas fértiles, de forma lanceoladas pero más anchas que las anteriores, a veces casi triangulares (aovadas), de base ancha y decurrente. Luego Berry (1928) citó esta especie en estratos terciarios de Río Negro, de una localidad próxima al Lago Nahuel Huapi, cuya edad consideró posiblemente Oligocena tardía. Los materiales de Berry comprenden algunas hojas pequeñas, aovadas, que consideró idénticas al material de Dusén, aunque la mayoría serían hojas grandes y elongadas. Berry (1928) optó por no atribuir las a ramas vegetativas o reproductivas, pero las asignó a la misma especie descrita por Dusén. Las diferencias en dimensiones y proporciones halladas entre los dos subtipos foliares aquí descritos coinciden con aquellas halladas por Dusén (1899) y por Berry (1928), pero al no haberse hallado estructuras reproductivas en conexión orgánica con las hojas, se opta aquí por seguir el mismo criterio adoptado por Berry (1928.) de no discriminar hojas de ramas estériles de ramas fértiles. También Fiori (1939) citó esta especie para los afloramientos de Formación Ñirihuau en Mina de Petróleo, unos 22 km al SE de Bariloche y probablemente cercana al sitio de donde proceden los ejemplares de Berry. Finalmente, Feruglio (1941) mencionó ejemplares muy probablemente asignables a esta especie para estratos terciarios de Punta Norte (Cabo Coyle) en el SE de la provincia de Santa Cruz, aunque no realizó una descripción de los mismos. Otras citas para esta especie corresponden al Eoceno de Isla Seymour (Doktor *et al.*, 1996) y posiblemente al Eoceno de Isla Rey Jorge (Troncoso, 1986), ambos en Antártida, aunque se trata de escasos ejemplares sin cutícula preservada. En opinión de Berry (1928), *A. nathorstii* se habría distribuido desde aproximadamente 53°S a casi 41°S, aunque los registros antárticos ampliarían el rango a más de 60°S.

Figura 4. 1–2, Morfotipo 6 (Podocarpaceae?). FCENCBPB 276 (2). Hoja aislada, falcada, plurinervia/ isolated leaf, falcate, multiveined; 2, detalle de la venación/ detail of the leaf venation; 3–6, *Araucaria nathorstii* Dusén; 3, FCENCBPB 298. Aspecto general de la hoja estrechamente lanceolada con fragmentos de cutícula preservada/ general aspect of the narrowly lanceolate leaf with cuticle fragments preserved; 4, MAPBAR 715. Aspecto general de la hoja lanceolada y de base aovada/ general aspect of the lanceolate leaf with ovate base; 5, FCENCBPB 311. Hoja juvenil/ juvenile leaf; 6, FCENCBPB 298, cutícula. Superficie interna vista con microscopio óptico. Hileras estomáticas continuas con estomas próximos entre sí. Paredes anticlinales de las células epidérmicas lisas o ligeramente sinuosas (flechas)/ FCENCBPB 298, cuticle. Inner surface seen with optical microscope. Continuous stomatal rows with stomata close to each other. Anticlinical walls of epidermal cells smooth or slightly sinuous (arrows); 7, *Araucaria* sp. FCENCBPB 300. Complejo bráctea-escama uniseminado, con superficie finamente estriada en sentido longitudinal, alas estrechas (A) en el sector distal y un denticulo agudo en el sector basal (D). Nótese el contorno circular de la semilla/ uniseminated bract-scale complex, with finely, longitudinally striated surface, narrow wings (A in the distal part and an acute denticle in the basal part (D). Notice the circular shape of the seed; 8, complejo bráctea-escama de *Araucaria araucana* (actual) con semilla aún inmadura. L: ligula, A: alas, D: denticulo basal/ extant *Araucaria araucana* bract-scale complex with seed still immature. L: ligule, A: wings, D: basal denticle. (Foto cortesía de Darian M. Stark Schilling, disponible en: www.florachilena.cl). Escala gráfica/ Scale bar: 1–5; 7–8 = 1 cm; 6 = 100 μm .



Tanto Dusén (1899) como Berry (1928) y Menéndez y Caccavari (1966) coinciden en que *A. nathorstii* se asemeja más a *A. araucana* (Sección *Araucaria*) por sus hojas anchas, coriáceas y gruesas, de ápice acuminado. A nivel cuticular existen numerosas similitudes entre ambas: estomas alineados en hileras continuas u ocasionalmente discontinuas, orientados con las aperturas paralelas al eje mayor, en ocasiones oblicuas y más raro transversales, en general con 4 subsidiarias, pero aparecen también 5 o 6. Las células epidérmicas son rectangulares entre hileras estomáticas a irregulares dentro de las hileras, y en ambas especies las paredes periclinales pueden tener una ornamentación granular. *A. nathorstii* se diferencia de *A. araucana* por carecer de extensiones polares en las células oclusivas y de punteaduras en la pared de las células epidérmicas (Stockey y Ko, 1986).

El registro fósil de hojas asignadas a la Sección *Araucaria* para el sur de América del Sur comprende diversas especies de edad cretácica, eocena y oligo-miocena (véase “Distribución de la sección *Araucaria* en el registro fósil de América del Sur y Antártida”). De éstas, las mayores similitudes se hallan con *A. pararaucana* Panti, Césari, Marensi y Olivero 2007 del Eoceno tardío de Tierra del Fuego (Panti *et al.*, 2007), pero *A. nathorstii* se diferencia de ésta por sus hileras estomáticas más regulares y células epidérmicas perfectamente rectangulares. Para el Paleoceno tardío de Antártida, Dusén (1908) describió un único ejemplar de hoja sin cutícula que denominó *A. imponens* Dusén 1908, de forma muy similar a las hojas grandes de *A. nathorstii*, aunque se separaría de esta última por su base ancha, forma más lanceolada y menor cantidad de venas. Berry (1928) y Doktor *et al.* (1996) consideraron que *A. imponens* podría hallarse dentro del rango de variabilidad natural de *A. nathorstii*. Recientemente, Cantrill *et al.* (2011), ofrecieron una descripción detallada de *A. imponens*, basada en materiales originales y nuevas colecciones, y reconfirmaron la identidad taxonómica de la especie.

Araucaria sp.

Figura 4.7

Material estudiado. FCENCBPB 300.

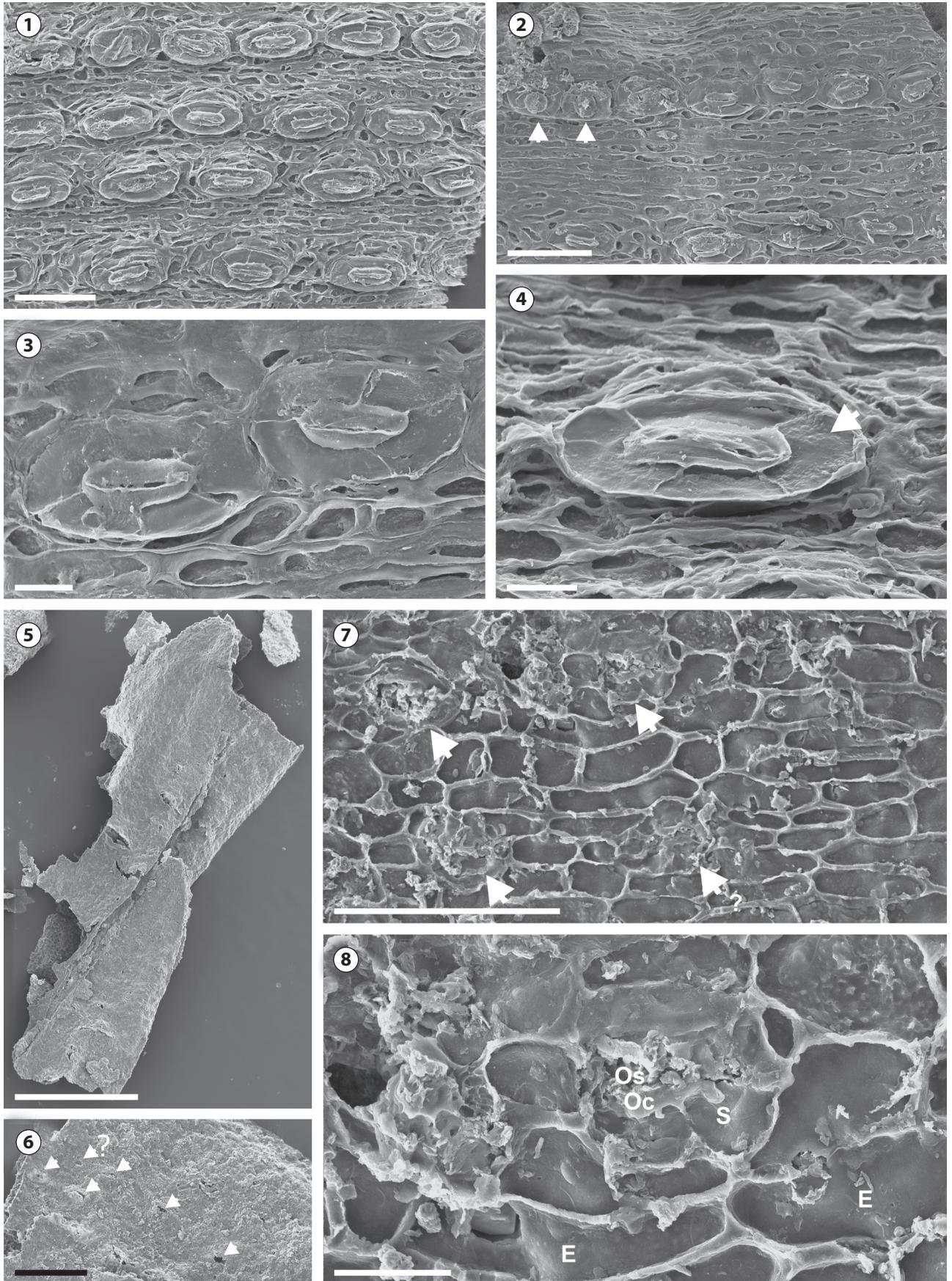
Procedencia geográfica. Arroyo Montoso, cercanías de la mina de Pico Quemado.

Procedencia estratigráfica. Formación Ñirihuau.

Descripción. Complejo-bráctea escama de forma oblongo-cuneiforme, de 3 cm de largo máximo preservado x 1,5 cm de ancho máximo preservado, estrechamente alado. Sector distal del complejo y lígula no preservados, el extremo basal del complejo (punto de inserción en el eje del cono) conserva un pequeño denticulo acuminado. Bráctea y escama completamente fusionadas entre sí y con la semilla, sin alas. Superficie del complejo finamente estriada en sentido longitudinal. Semilla de forma roma y semi-circular en el sector apical de la escama, contorno completo de la semilla no preservado; diámetro mayor de 0,9 cm.

Discusión. El ejemplar estudiado es asignado al género *Araucaria* por poseer bráctea y escama completamente fusionadas entre sí y recubriendo por entero la semilla. El aspecto nuciforme del complejo seminífero, la ausencia de alas bien desarrolladas y la retención de la semilla dentro de la escama en el momento de la dehiscencia de la misma, permiten asignarlo a la Sección *Araucaria* Wilde y Eames (1952). Silba (1986) describió las escamas seminíferas de las dos especies actuales [*A. araucana* y *A. angustifolia* (Bertol.) Kuntze] como estrechamente aladas, aunque se observa que el desarrollo de las alas varía entre moderado y nulo entre las diferentes escamas, y en ningún caso alcanza la amplitud observada en escamas de las otras secciones del género. El complejo seminífero aquí descrito coincide, en efecto, con la descripción de Silba (1986) para las especies actuales respecto de la presencia de alas estrechas y también de un pequeño denticulo en la base de la escama, donde ésta se inserta en el cono (Fig. 4.8). El aspecto general y dimensiones de nuestro ejemplar son similares a los de las

Figura 5. 1–4, *Araucaria nathorstii* Dusén. FCENCBPB 298; **1**, Superficie cuticular interna, zona media de la hoja. Hileras estomáticas con estomas paralelos y ligeramente oblicuos al eje/ *inner cuticular surface, middle part of the leaf. Stomatal rows with parallel and slightly oblique stomata*; **2**, superficie cuticular interna, zona marginal de la hoja. Estomas paralelos y transversales (cabezas de flechas) al eje/ *inner cuticular surface, marginal part of the leaf. Parallel and transverse stomata (arrowheads)*; **3**, Detalle de los estomas con 4 (derecha) y 5 (izquierda) células subsidiarias/ *detail of the stomata with 4 (right) and 5 (left) subsidiary cells*; **4**, vista lateral de un estoma con 4–5? células subsidiarias (cabezas de flechas)/ *lateral view of a single stoma with 4–5? subsidiary cells (arrowheads)*; **5–8, Morfotipo 2** (Podocarpaceae?). MAPBAR 900; **5**, aspecto general de las hojas vistas con MEB. Nótese la forma estrechamente romboidal, la quilla abaxial y el ápice agudo/ *general aspect of the leaves with SEM. Notice the narrowly rhomboidal shape, the abaxial keel and the acute apex*; **6**, detalle de la figura anterior. Superficie cuticular externa con estomas alineados (cabezas de flecha)/ *detail of previous figure. External cuticular surface with aligned stomata (arrowheads)*; **7**, superficie cuticular interna con estomas alineados (cabezas de flecha)/ *inner cuticular surface with aligned stomata (arrowheads)*; **8**, detalle de la figura anterior. Aparato estomático: Os: ostiolo, Oc: células oclusivas, S: células subsidiarias, E: células epidérmicas/ *detail of previous figure. Stomatal apparatus: Os: ostiole, Oc: guard cells, S: subsidiary cells, E: epidermal cells*. Escala gráfica/ *scale bar*: **1–2**; **6–7** = 100 µm; **3–4**, **8** = 20 µm; **5** = 500 µm.



dos especies actuales; sin embargo, difiere de éstas por la forma circular de la semilla, que parece ocupar además sólo el sector distal del complejo; mientras que en las especies actuales, la semilla adquiere una forma elongada y cuneiforme y ocupa al madurar la totalidad del complejo. No obstante, dado que no se ha preservado la integridad del contorno de la semilla, es posible que sólo el extremo distal fuera semi-circular y originalmente adquiriera una forma más cuneiforme hacia el extremo basal (interior) del complejo. Respecto del volumen de la semilla en relación al del complejo, es posible sugerir que se tratara de una semilla inmadura o bien abortada, en estos casos la semilla no abulta más allá del sector distal del complejo, según se puede observar en semillas de *A. araucana* (Fig. 4.8). La asociación de este ejemplar reproductivo en los mismos niveles fosilíferos con hojas araucarioides de una única especie (*A. nathorstii*) permite sugerir su probable pertenencia a un mismo taxón natural, siendo éste el primer registro de estructuras reproductivas asociadas a dicha especie y permitiendo así corroborar la presencia de la Sección *Araucaria* en el Oligoceno-Mioceno de la Formación Ñirihau. Hasta el momento, existen sólo tres registros de estructuras reproductivas de Araucariaceae en el Cenozoico de América del Sur (Panti *et al.*, 2011); representadas por escamas seminíferas de *Araucaria pichileufensis* Berry (Berry, 1938); cf. *A. pichileufensis* (Wilf *et al.*, 2010a) y *Araucaria* sp. (Wilf *et al.*, 2003). Las mismas proceden de las clásicas localidades terciarias de Río Pichileufú, Pampa de Jones y Laguna del Hunco, respectivamente, y poseen características morfológicas típicas de la sección *Eutacta*. No existen, en cambio, registros sudamericanos o antárticos de escamas seminíferas o conos megasporangiados asignados a la Sección *Araucaria*, por lo cual sería éste el primer hallazgo reportado no sólo para Patagonia sino también para América del Sur.

Megaflora no-gimnospérmica

Las improntas de hojas de angiospermas, ampliamente dominantes en el yacimiento, se encuentran actualmente en estudio. Hasta el momento, se han reconocido 182 ejemplares en moderado estado de preservación, agrupados en 38 morfotipos y 6 especies. Las hojas de tamaño mediano dominan ampliamente: 90% micrófilas (225–2025 mm²) y 5% notófilas (2025–4500 mm²). El resto son nanófilos (25–225 mm²) y un único ejemplar mesófilo (4500–18.225 mm²). Los morfotipos con hojas de margen no entero presentan una mayor diversidad que las de margen entero: 58% vs. 42%, aproximadamente. Entre los primeros hay un amplia

dominancia del género *Nothofagus*, que representa más del 11% de la diversidad total de la flora. Se identificaron cinco especies, siendo las más abundantes *N. simplicidens* Dusén, *N. serrulata* Dusén y *N. variabilis* Dusén. Sobre la base de estas características composicionales y de la arquitectura foliar, se puede ubicar a esta paleoflora dentro de los tipos paleoflorísticos del Cenofítico de Austrosudamérica propuestos por Troncoso y Romero (1998) como una Paleoflora Mixta con *Nothofagus*. Este tipo de flora se distingue por estar dominada por familias tropicales (Lauraceae, Rubiaceae, Sterculiaceae, etc.) pero con un importante componente de Nothofagaceae; las especies de hojas de más de 10 cm de largo constituyen menos del 25% del total y el porcentaje de hojas de margen entero es de alrededor de 40–45%. Esta caracterización es preliminar y está sujeta a ajustes una vez completado su estudio.

Las pteridofitas se hallan escasamente representadas en la megaflora, habiéndose hallado hasta el momento improntas de regular preservación y sin cutícula, pertenecientes al menos a dos especies diferentes, afines al Orden Polypodiales.

Microflora

Las muestras analizadas contienen similares asociaciones palinológicas en regular estado de preservación. La materia orgánica amorfa es abundante y su color varía de amarillo claro a pardo oscuro.

Las gimnospermas están representadas por polen de Araucariaceae (familia sólo representada por *Araucariacites australis* Cookson 1947; Fig. 6.1) y Podocarpaceae (*Dacrycarpites australiensis* Cookson y Pike 1953, *Podocarpidites marwickii* Couper 1953, *P. elegans* Romero 1977, *P. rugulosus* Romero 1977, *Phyllocladidites mawsonii* Cookson 1947 ex Couper 1953, *Microcachrydites antarcticus* Cookson 1947 y *Trichotomosulcites subgranulatus* Couper 1953; Figs. 6.2-9). La palinoflora se completa con esporas diversas, en especial de origen pteridofítico (Polypodiaceae, Dicksoniaceae, Cyatheaceae; Figs. 6.11-14) y polen de angiospermas [Nothofagaceae (Fig. 6.10) y, en menor porcentaje, Myrtaceae y Proteaceae]. Es de destacar la abundancia en todas las muestras de cenobios del alga verde dulceacuicola *Pediastrum boryanum* (Turpin) Meneghini (Fig. 6.16). También es notable la presencia y elevada diversidad de estromas y esporas uni a multicelulares de hongos (Fig. 6.15).

Si bien las gimnospermas son diversas, no dominan numéricamente. La asociación está dominada por polen de *Nothofagus*, en especial del tipo *Fuscospora*, seguido por podocarpaceas.

CONSIDERACIONES PALEOECOLÓGICAS Y PALEOAMBIENTALES

Implicancias paleoambientales de la flora gimnosperma de Pico Quemado

La mega y microflora de gimnospermas estudiada corresponde a dos familias de coníferas (Podocarpaceae y Araucariaceae), aunque no se excluye la presencia de una tercera familia

(Cupressaceae *s.l.*). La primera está representada en la megafloora por hojas de los Morfortipos 2, 5 y 1 (afines a *Dacrycarpus/Dacrydium* y *Podocarpus saligna*) y probablemente por los Morfortipos 3, 4 y 6 (los dos primeros probablemente afines a *Podocarpus/Prumnopitys* y el 6 de afinidad incierta); y la segunda por hojas de *Araucaria nathorstii* y un complejo bráctea-escama de *Araucaria* sp. (ambos representantes de la sección *Araucaria*).

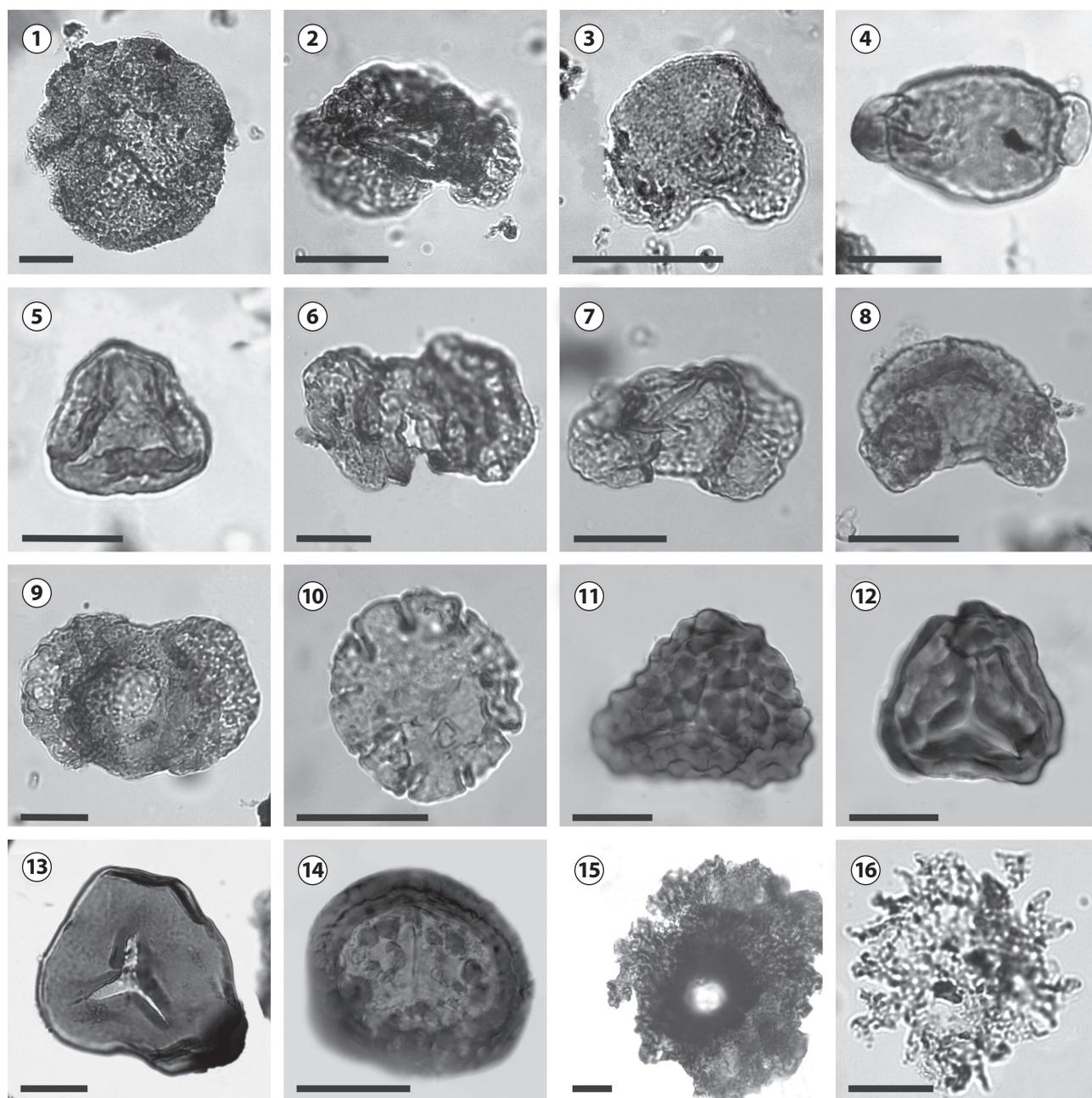


Figura 6. 1, *Araucariacites australis* Cookson; 2, *Dacrycarpites australiensis* Cookson y Pike; 3, *Microcachrydites antarcticus* Cookson; 4, *Phyllocladidites mawsonii* Cookson; 5, *Trichotomosulcites subgranulatus* Couper; 6, 7, *Podocarpidites rugulosus* Romero; 8, *Podocarpidites elegans* Romero; 9, *Podocarpidites marwickii* Couper; 10, *Nothofagus* tipo *Fuscospora*; 11, *Ischyosporites* sp. (Dicksoniaceae); 12, *Matonisporites* sp. (Dicksoniaceae); 13, Espora de *Cyathidites minor*; 14, espora de *Cyatheacidites annulatus* (Lophosoriaceae); 15, estroma de hongo (Ascomycota); 16, *Pediastrum boryanum* (Turpin) Meneghini. Escala gráfica, en todos los casos/ in all cases, scale bar= 20 μ m.

La presencia de *Dacrycarpus* en yacimientos fósiles es relevante, dado que es un género que se caracteriza por su intolerancia a la sequía y su afinidad con ambientes muy húmedos (Brodrigg y Hill, 1998, 2004; Hill y Brodrigg, 1999). Actualmente, las especies de *Dacrycarpus* se distribuyen en amplias áreas de clima húmedo oceánico desde el Sur de China a Fiji, Nueva Guinea y Nueva Zelanda. *D. dacrydioides* crece únicamente en Nueva Zelanda, en suelos fértiles de planicies de inundación con buen drenaje, terrazas bajas de cuencas fluviales y márgenes húmedos de pantanos (De Laubenfels, 1988; Blanchon, 2005); aunque puede alcanzar ambientes más secos hasta los 600 m de altura, donde adopta un hábito arbustivo (Cubitt y Molloy, 1994). En Westland (South Island) crece a bajas alturas, en bosques compuestos por *Dacrydium cupressinum* Solander ex G. Forst., *Prumnopitys ferruginea* (G. Benn. ex D. Don) De Laub. y *Weinmannia racemosa* L.f., colonizando suelos ricos en minerales y arcilla que resultan de intensos disturbios generados por inundaciones (Duncan, 1993).

Dacrydium crece en un amplio rango de condiciones térmicas y edáficas, pero casi siempre en ambientes de alta humedad (De Laubenfels, 1969a). En particular, *D. elatum* y *D. novo-guineense* son árboles de ambientes tropicales, el primero crece en zonas bajas y el segundo se halla más frecuentemente en bosques de altura hasta los 2.200 m (De Laubenfels, 1988).

Prumnopitys crece en el Este de Australia, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda, y en América del Sur desde Chile a Venezuela y Costa Rica (De Laubenfels, 1988). *P. andina* crece en bosques de baja a media altura (200–1100 m) en los Andes de Chile y Argentina (Farjon, 1998), en terrenos de humedad moderada, y puede adaptarse a un amplio rango de condiciones climáticas, incluyendo temperaturas invernales bajas y veranos secos (Donoso, 2005).

Podocarpus saligna es una especie endémica en Chile, donde crece en quebradas y terrenos húmedos e incluso pantanosos, próximo a cursos de agua, ocupando superficies relativamente reducidas, asociado a *Nothofagus* spp. y *Drimys winteri* J.R. y Forster, entre otras (Donoso, 1993, 2005).

La mayoría de las especies de *Araucaria* crece en bosques tropicales o subtropicales, con la particular excepción de *A. araucana*, que crece en ambientes montanos de la Cordillera de los Andes (Argentina y Chile) y de la Cordillera de la Costa (Chile), con un rango de precipitación de 600–4500 mm concentrado esencialmente en los meses de verano. Las temperaturas en la zona de distribución andina oscilan entre los 30°C y 1°C a -20°C, con precipitaciones invernales bajo la forma de nieve (Hueck, 1978); mientras que en la cor-

dillera de Nahuelbuta las temperaturas fluctúan entre -1°C en invierno hasta 9°C en verano. La especie crece tanto en bosques puros como mixtos, asociada a diversas especies de *Nothofagus*, y en sectores bajos se asocia con especies propias del tipo forestal siempreverde como *Saxegothaea conspicua*, *Eucryphia cordifolia* Cav., *Weinmannia trichosperma* Cav. y *Laurelia sempervirens* (Ruiz et Pavón) Tul. (Montaldo, 1974); y con *Drimys winteri* en sectores húmedos (Donoso, 1993, 2005). Por su parte, *A. angustifolia* domina en bosques lluviosos subtropicales a templados, donde se asocia frecuentemente a *Podocarpus lambertii* Klotzsch; creciendo a 500–1800 m.s.n., con abundantes lluvias de 1250–2200 mm distribuidas en forma uniforme a lo largo del año y temperaturas medias anuales de 10°–18°C (Hueck, 1953; Golfari, 1963), aunque tolera bien temperaturas bajo 0°C con formación de escarcha (Silveira Wrege et al., 2009).

De acuerdo a las afinidades con las formas actuales, resulta posible inferir que tres de los Morfortipos estudiados (1, 2, 5) estarían ligados a ambientes de humedad abundante, próximos a cursos fluviales o lagunas. Los Morfortipos 3 y 4 podrían asociarse a ambientes con humedad más reducida, sin que esto implique un déficit hídrico, por lo que podrían haber habitado sitios cercanos a los cursos de agua con buen drenaje, por ejemplo, zonas de mayor pendiente. Por su parte, *A. nathorstii* podría haber ocupado zonas más elevadas con buenas precipitaciones, tal vez rodeando bosques de angiospermas o parcialmente entremezclados con ellas; a semejanza de las dos especies actuales de la Sección *Araucaria*. Las dimensiones foliares, mucho mayores que las de las especies actuales, permiten sugerir que la humedad no constituyó un factor limitante del crecimiento de la planta, por lo que dicha especie habría tenido probablemente requerimientos hídricos más similares a los de *A. angustifolia*.

En relación al contenido palinológico, la presencia de *Pediastrum boryanum* estaría indicando el desarrollo de cuerpos de agua dulce en el sitio de depositación, circundados probablemente por vegetación herbácea de helechos y bosques de *Nothofagus* y gimnospermas, aunque no se puede establecer si se trataba de bosques mixtos o localmente puros de notofagáceas y coníferas. La ausencia de palinomorfos marinos (quistes de dinoflagelados) indicaría que se trataba de un cuerpo de agua cerrado o sin conexión con el mar. Los restos fúngicos son evidencia de condiciones locales de elevada humedad. Hasta el momento, el único megafósil de origen animal hallado en este yacimiento es un molde externo de un bivalvo de agua dulce (cf. *Diplodon*), evidencia que sugiere un paleoambiente similar al señalado por la paleoflora.

Aragón y Romero (1984) propusieron que la deposición de esta flora habría ocurrido en un ambiente fluvial-lagunar con clima húmedo y templado a templado-cálido; basados en la dominancia de rocas pelíticas con algunos niveles lenticulares y depósitos de carbón, así como la presencia de troncos *in situ* de gran tamaño y una megaflorea de mezcla con abundante *Nothofagus*. Barreda y Palazzesi (2007) propusieron, en base a datos paleobotánicos y paleopalínológicos de Patagonia, un esquema de evolución paleoclimática para el lapso Paleógeno-Neógeno temprano dividido en 4 etapas. De éstos, la flora de Pico Quemado concuerda, según la edad sugerida para su deposición y según las evidencias micro-megaflorísticas, con la primera parte de la etapa 3 (Oligoceno tardío-Mioceno temprano), con floras dominadas por bosques de Podocarpaceae, Nothofagaceae y Araucariaceae, con abundantes helechos de las familias Dicksoniaceae, Pteridaceae y Polypodiaceae y algunas angiospermas megatérmicas en zonas bajas. La flora gimnosperma aquí estudiada, así como el análisis preliminar del polen y las improntas angiospérmicas, son congruentes con las interpretaciones de todos estos autores.

Finalmente, cabe destacar que, de acuerdo a las evidencias micro y megaflorísticas, la combinación de coníferas de afinidad australásica (*Dacrycarpus/Dacrydium*) con especies de afinidad sudamericana (*P. saligna*, *P. andina*, *A. araucana*) no tiene equivalentes en los ecosistemas actuales y representa probablemente los últimos remanentes de bosque húmedo en la zona pre-cordillerana, anteriores al mayor deterioro climático del Mioceno, que habría de producir la retracción areal de *Araucaria* y *Podocarpus/Prumnopitys* hacia la zona cordillerana y la extinción de elementos de zonas típicamente húmedas como *Dacrycarpus/Dacrydium* (ver siguiente sección).

Distribución de la sección Araucaria en el registro fósil de América del Sur y Antártida

El registro del género *Araucaria* en América del Sur y Antártida comprende microfósiles (polen, cutículas) y megafósiles (leños, estróbilos micro y megasporangios, hojas, corteza), como mínimo desde el Jurásico Temprano (Brea, 1997; Gnaedinger y Herbst, 2009). De todos estos restos, únicamente la micromorfología cuticular, la morfología y anatomía foliar y reproductiva y, en ocasiones la corteza, permiten realizar una discriminación a nivel de las 4 secciones actuales del género: *Araucaria*, *Bunya*, *Eutacta* e *Intermedia* (Wilde y Eames, 1952; Stockey, 1975, 1978, 1982, 1994; Stockey y Taylor, 1978a, b; Stockey y Ko, 1986; Cantrill y

Poole, 2005) y, por lo tanto, rastrear su evolución y distribución paleogeográfica en forma fidedigna. Sin embargo, algunas especies fósiles presentan afinidades con dos o más secciones, lo cual ocurre con frecuencia en especies mesozoicas (Cantrill, 1992).

El registro de la sección *Araucaria* comienza para América del Sur y Antártida en el Cretácico Temprano del sur de Argentina con hojas, cutícula y leños de *A. grandifolia* (Fer.) emend. Del Fueyo y Archangelsky 2002 (Feruglio, 1951; Del Fueyo y Archangelsky, 2002; Vera y Césari, 2012)) y de Antártida con hojas de *A. chambersii* Cantrill y Falcon-Lang 2001. Del Cretácico Temprano de Brasil han sido descritas hojas de *A. cartellei* Duarte 1993; morfológicamente similares a *A. angustifolia*, pero sin preservación de cutícula. Para el Cretácico Tardío, la sección se halla documentada en Antártida con hojas de *A. fibrosa* Césari, Marensi y Santillana (Césari et al., 2001, 2009).

Durante el Cenozoico, los primeros registros de hojas se refieren al Paleoceno tardío y Eoceno de Antártida, con *A. imponens* (Dusén, 1908; Cantrill et al., 2011), cf. *A. nathorstii* (Troncoso, 1986) y *A. nathorstii* (Doktor et al., 1996), aunque en todos los casos se trata de improntas sin cutícula. Para el Eoceno de Tierra del Fuego, Panti et al. (2007) describieron improntas foliares con cutícula, asignadas a *A. pararaucana*.

A partir del Oligoceno, se hallan registros de la sección *Araucaria* únicamente en el extremo austral de América del Sur, no existiendo hasta el momento evidencias de su presencia en el continente antártico. *A. nathorstii* se halla documentada por hojas con cutícula y escamas seminíferas para el Oligo-Mioceno de Chile (Punta Arenas; Dusén, 1899) y Argentina (Pico Quemado y localidades próximas; Berry, 1928; Fiori, 1939; Menéndez y Caccavari, 1966; este trabajo). Los registros más recientes de la sección corresponden a hojas sin cutícula de *Araucaria* sp. del Mioceno temprano a medio de Tierra del Fuego (Falaschi et al., 2011) y del Mioceno tardío bajo del área de Matanzas en Chile Central (Troncoso, 1991; Troncoso y Romero, 1993).

En la actualidad, la Sección *Araucaria* se halla representada únicamente en América del Sur, por *A. angustifolia* en el S de Brasil y NE de Argentina (18°–30°S) y *A. araucana* en el NO de Patagonia argentino-chilena (37°–40°S) (Veblen et al., 1995). Si bien el registro megafosilífero es aún incompleto, permite sugerir, en primer lugar, una disminución de la diversidad específica de la sección. En segundo lugar, resulta evidente una clara retracción areal, dado que la sección alcanzó su mayor amplitud areal durante el Cretácico Tempra-

no, abarcando desde Brasil hasta la Antártida; habitó durante el máximo termal del Eoceno en altas latitudes de Antártida y del extremo sur de Chile y Argentina y se registra hasta el Mioceno en el centro-sur de Chile y Argentina. Respecto de su área de distribución cretácica, la sección sufrió una retracción latitudinal de aproximadamente 20° en su extremo sur (*A. chambersii* y *A. fibrosa* en Antártida) y de 13° en su extremo norte (*A. cartellei* en Brasil). Respecto de su distribución en el Cenozoico de Patagonia, los hallazgos miocenos de Matanzas en Chile y Tierra del Fuego en Argentina atestiguan que la sección se hallaba representada aún en latitudes más boreales (4° aproximadamente) y mucho más australes (13° aproximadamente) respecto de la distribución actual de *A. araucana*, lo cual implica una marcada retracción latitudinal con posterioridad al Mioceno tardío. Esta retracción ocurrió también en sentido longitudinal, desde el margen oriental del continente (*A. grandifolia* en Santa Cruz, *A. pararauca* y *A. sp.* en Tierra del Fuego) hacia el occidente, a la zona cordillerana. En términos generales, se puede afirmar que la distribución paleogeográfica de la sección *Araucaria* sigue el patrón general de la familia Araucariaceae, que alcanzó su mayor abundancia y diversidad a nivel mundial en el Cretácico Temprano, y comenzó a decrecer con posterioridad a este período (Kershaw y Wagstaff, 2001; Kunzmann, 2007).

En relación a las causas que generaron la retracción de la sección *Araucaria* y también la extinción de la sección *Eutacta* (Troncoso, 1991; Troncoso y Romero, 1993) en Patagonia; las mismas se deben probablemente a cambios climáticos, más que a la competencia con las angiospermas (Kershaw y Wagstaff, 2001). Durante el Paleógeno- grandes sucesos tectónicos y orogénicos ocurrieron en América del Sur, esencialmente, el desplazamiento de la placa de Drake y el levantamiento andino. El primero determinó la separación de América del Sur y Antártida, la apertura del pasaje de Drake con el concomitante establecimiento de la corriente circumpolar austral y el inicio de la glaciación antártica. La glaciación antártica habría introducido aguas más frías en la corriente de Humboldt, enfriando el clima del sur de América del Sur y desviándose luego hacia el norte de Chile (Graham, 1987; Zinsmeister, 1978). Por su parte, el paulatino levantamiento de la cordillera andina fue provocando una sombra de lluvia hacia la región extraandina con un marcado aumento de la aridez y estacionalidad climática (Tauber, 1997). El conjunto de cambios tectónico-orogénicos y climáticos afectaron así en forma progresiva e irreversible la composición, evolución y distribución de los ecosistemas patagónicos (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Behrensmeier *et al.*, 1992;

Pascual, 1996). En efecto, las evidencias provenientes de la sedimentología, faunas de mamíferos, megafósiles vegetales y palinomorfos en diversos yacimientos terciarios de Patagonia extra-andina, son consistentes en cuanto a la retracción de los ambientes boscosos hacia la región cordillerana (bosques meso y microtérminos, dominados por *Nothofagus* y Podocarpaceae); y una marcada expansión de ecosistemas abiertos con predominancia de elementos herbáceo-arbustivos con adaptaciones xerofíticas; los cambios más drásticos se habrían dado, en efecto, en el lapso Oligoceno tardío-Mioceno, particularmente en el Mioceno medio a tardío (Barreda y Bellosi, 2003; Barreda y Palazzesi, 2007).

Para la Formación Ñirihuau, Spalletti (1981) señaló que la progresiva desaparición de los niveles de carbón y la presencia de eolianitas en los términos medios, evidencian un proceso de aridización a lo largo de su depositación. En las secciones superiores, la presencia de ortoconglomerados y diamictitas registran, por un lado, un episodio regresivo vinculado con la brusca caída del nivel del mar ocurrida a nivel mundial y vinculada directamente con la glaciación antártica; por el otro, el ascenso de las áreas de aporte como consecuencia del inicio del levantamiento de los Andes Patagónicos. Estos eventos habrían tenido una fuerte influencia sobre el clima, provocando una mayor duración de las estaciones secas (Spalletti, 1981).

CONCLUSIONES

La megaflores gimnospérmica de Pico Quemado (Formación Ñirihuau, Oligoceno tardío-Mioceno temprano) comprende una especie de Araucariaceae (*A. nathorstii* Dusén), 3 morfotipos de Podocarpaceae y 3 morfotipos asignados en a dicha familia en forma tentativa. Entre las Podocarpaceae, se hallan formas afines a los géneros *Podocarpus* (*P. saligna*), *Dacrycarpus/Dacrydium* y *Prumnopitys* (*P. andina*). Las hojas de *A. nathorstii* poseen cutícula preservada, lo cual permitió asignarla a la sección *Araucaria*. Se describió además un complejo bráctea-escama uni-seminalado, estrechamente alado, cuyas características permiten incluirlo en la sección *Araucaria* y vincularlo posiblemente a *A. nathorstii*; el mismo constituye el primer registro de estructuras reproductivas de la sección *Araucaria* para el Cenozoico de América del Sur. Estos registros, junto a hojas sin cutícula del Mioceno de Chile y Tierra del Fuego, constituyen las evidencias megaflores más recientes que documentan la presencia de la sección *Araucaria* fuera de su actual área de distribución en Patagonia y permiten inferir que su posterior retracción fue una respuesta a los profundos cambios climáticos del Neógeno-

no. Se registran, además, podocarpáceas de hojas bilaterales (cf. *Dacrycarpus*), las cuales son frecuentes en yacimientos eocenos de Argentina y Chile, se documentan en el yacimiento de Pico Quemado y en el Mioceno de Chile y se hallan ausentes en depósitos más recientes; mientras que las especies actuales crecen únicamente en ambientes húmedos de la región australásica.

La microflora está dominada por polen de *Nothofagus*, seguida por varias especies de podocarpáceas y se registran también araucariáceas. Las esporas son diversas y comprenden especies de Polypodiaceae, Dicksoniaceae y Cyatheaaceae; se hallaron además asociadas con abundantes cenobios de algas verdes dulciacuólicas y estromas fúngicos.

La megaflore gimnosperma aquí estudiada, así como el análisis preliminar del polen y las improntas angiospermas, sumado a la presencia de un resto de bivalvo de agua dulce (cf. *Diplodon*), son congruentes con los estudios sedimentológicos anteriores y permiten sugerir, en conjunto, un ambiente de deposición fluvio-lacustre, desarrollado en clima templado a templado-cálido y húmedo.

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento muy especial a A.B. Zamuner (Universidad Nacional de La Plata). También a M. Pole (University of Queensland, Australia), T. Dutra (Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Brasil), E. Aragón (Universidad Nacional de La Plata), P. Sucerquia Rendón (Universidade de São Paulo, Brasil), H. Kerp (Universidad de Münster, Alemania) y E. Vera (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires) por su valioso aporte a los distintos aspectos sistemáticos y metodológicos de este trabajo. A N. Brugini, N. Rost, J. Saracho, J. González, F. Rechencq y C. Rechencq de la Asociación Paleontológica Bariloche por cedernos el material para su estudio. A O. Cárdenas (Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia) por el procesamiento de las muestras palinológicas. A C.E.C. Gemmill, D.M. Stark Schilling y D. Pino Navarro por facilitarnos fotografías de coníferas actuales. A C. Fernández (FCEN-UBA) por su asistencia en las tareas de laboratorio. Este trabajo se llevó a cabo con financiamiento parcial de CONICET (Beca post-doctoral de P. Falaschi y Proyecto-PIP N° 2165) y del proyecto ANPCyT-PICT N°1696.

REFERENCIAS

Aragón, E. y Romero, E.J. 1984. Geología, paleoambientes y paleobotánica de yacimientos terciarios del occidente de Río Negro. *9º Congreso Geológico Argentino* (Buenos Aires), *Actas* 4: 475–507.

Archangelsky, S. 1963. A new Mesozoic flora from Ticó, Santa Cruz province, Argentina. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 8: 57–77.

Arguijo, M.H. y Romero, E.J. 1981. Análisis bioestratigráfico de formaciones portadoras de tafofloras terciarias. *8º Congreso Geológico Argentino* (San Luis), *Actas* 4: 413–417.

Barreda, V. y Bellosi, E. 2003. Ecosistemas terrestres del Mioceno Temprano de la Patagonia central, Argentina: primeros avances. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales, nueva serie* 5: 125–134.

Barreda, V. y Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the

Paleogene–Early Neogene: origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review* 73: 31–50.

Behrensmeier, A., Damuth, J., Di Michele, R., Potts, R., Sues, H. y Wing, S. 1992. *Terrestrial Ecosystems through time. The Evolution of Terrestrial Ecosystems Consortium*. The University of Chicago Press, Cambridge, 568 p.

Bergmann, F.A.J. 1971. Características antracológicas de los depósitos productivos de la zona Arroyo Chenquenyu-Pico Quemado (Río Negro). *1º Simposio Nacional de Geología Económica* (San Juan) 1: 151–164.

Berry, E.W. 1922. The flora of the Concepción Arauco coal measures of Chile. *The Johns Hopkins University. Studies in Geology* 4: 73–142.

Berry, E.W. 1925. A Miocene flora from Patagonia. *The Johns Hopkins University. Studies in Geology* 6: 183–233.

Berry, E.W. 1928. Tertiary fossil plants from the Argentine Republic. *Proceedings of the US Natural History Museum* 73: 1–27.

Berry, E.W. 1938. Tertiary flora from the Rio Pichileufu, Argentina. *Geological Society of America. Special Paper* 12: 1–149.

Bigwood, A.J. y Hill, R.S. 1985. Tertiary araucarian macrofossils from Tasmania. *Australian Journal of Botany* 33: 645–656.

Blanchon, D. 2005. Plant Diversity. En: S. Parsons (Ed.), *Biology aotearoa: unique flora, fauna & fungi*, Pearson Education New Zealand, Auckland, p. 32–41.

Borrello, A.V. 1956. Recursos minerales de la República Argentina. 3. Combustibles sólidos minerales. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 5: 209–240.

Brea, M. 1997. Una nueva especie del género *Araucarioxylon* Kraus 1870, *emend.* Maheshwari 1972 del Triásico de Agua de la Zorra, Uspallata, Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 34: 485–496.

Brodribb, T.J. y Hill, R.S. 1998. The photosynthetic drought physiology of a diverse group of Southern Hemisphere conifer species is correlated with minimum seasonal rainfall. *Functional Ecology* 12: 465–471.

Brodribb, T.J. y Hill, R.S. 2004. The rise and fall of the Podocarpaceae in Australia: a physiological explanation. En: A.R. Hemsley e I. Poole (Eds.), *The evolution of plant physiology: From whole plants to ecosystems*, Academic Press, Londres, p. 381–399.

Cantrill, D.J. 1992. Araucarian foliage from the Lower Cretaceous of southern Victoria, Australia. *International Journal of Plant Science* 153: 622–645.

Cantrill, D.J. y Falcon-Lang, H.J. 2001. Cretaceous (Late Albian) coniferals of Alexander Island, Antarctica. 2. Leaves, reproductive structures and roots. *Review of Palaeobotany and Palynology* 115: 119–145.

Cantrill, D.J. y Poole, I. 2005. A new Eocene *Araucaria* from Seymour Island, Antarctica: evidence from growth form and bark morphology. *Alcheringa* 29: 341–350.

Cantrill, D.J., Tosolini, A.-M.P. y Francis, J.E. 2011. Paleocene flora from Seymour Island, Antarctica: revision of Dusén's (1908) pteridophyte and conifer taxa. *Alcheringa* 35: 309–328.

Carpenter, R.J. y Pole, M.S. 1995. Eocene plant fossils from the Lefroy and Cowan paleodrainages, Western Australia. *Australian Systematic Botany* 8: 1107–1154.

Cazau, L. 1972. Cuenca del Ñirihuau-Ñorquinco-Cushamen. En: *Geología Regional Argentina*, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, p. 727–740.

Cazau, L., 1980. *Ibid.* En: *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, p. 1149–1171.

Cazau, L., Mancini, D., Cangini, J., Spalletti, L. 1989. Cuenca de Ñirihuau. En: Chebli, G.A. y Spalletti, I. (Eds.), *Cuencas sedimentarias argentinas. Serie Correlación Geológica*, Universidad Nacional de Tucumán, Vol. 6, p. 299–318.

Cazau, L., Cortiñas, J., Reinante, S., Asensio, M., Bechis, F., Apreada, D.

2005. Cuenca de Ñirihuau. En: G., Chebli, J.S., Cortiñas, L., Spalletti, L., Legarreta, E.L. Vallejo, (Eds.), *Frontera Exploratoria de la Argentina, 6º Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos* (Mar del Plata), Actas, p. 251–273.
- Césari, S., Marensi, S.A. y Santillana, S.N. 2001. Conifers from the Upper Cretaceous of Cape Lamb, Vega Island, Antarctica. *Cretaceous Research* 22: 309–319.
- Césari, S., Marensi, S.A. y Santillana, S.N. 2009. *Araucaria fibrosa*, a new name to replace the illegitimate name *Araucaria antarctica* Césari, Marensi and Santillana, 2001. *Cretaceous Research* 30: 1169.
- Cookson, I.C. 1947. Plant microfossils from the lignites of the Kerguelen Archipelago. *British and New Zealand Antarctic Research Expedition, 1929-1931, reports, series A, 2*: 129–142.
- Cookson, I.C. y Pike, K.M. 1953. The Tertiary occurrence and distribution of *Podocarpus* (Section *Dacrycarpus*) in Australia and Tasmania. *Australian Journal of Botany* 1: 71–82.
- Couper, R.A. 1953. Upper Mesozoic and Cainozoic spores and pollen grains from New Zealand. *New Zealand Geological Survey Palaeontological Bulletin* 22, 77 p.
- Cubitt, G. y Molloy, L. 1994. *Wild New Zealand*. Cambridge, The MIT Press. 208 p.
- De Jussieu, A.L. 1789. *Genera plantarum ordines naturales disposita*. Paris, 498 p.
- De Laubenfels, D.J. 1953. The external morphology of coniferous leaves. *Phytomorphology* 3: 1–20.
- De Laubenfels, D.J. 1969a. A revision of the Malesian and Pacific rainforest conifers. 1. Podocarpaceae, in part. *Journal of the Arnold Arboretum* 50: 274–314.
- De Laubenfels, D.J. 1969b. A revision of the Malesian and Pacific rainforest conifers. 1. Podocarpaceae, in part. *Journal of the Arnold Arboretum* 50: 315–369.
- De Laubenfels, D.J. 1988. Coniferales. *Flora Malesiana Series* 1. 10: 337–453.
- Del Fueyo, G.M. y Archangelsky, A. 2002. *Araucaria grandifolia* Feruglio from the Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 23: 265–277.
- Doktor, M., Gazdzicki, A., Jerzmanska, A., Porebski, S.J. y Zastawniak, E. 1996. A plant-and-fish assemblage from the Eocene La Meseta Formation of Seymour Island (Antarctic Peninsula) and its environmental implications. *Palaeontologia Polonica* 55: 127–146.
- Donoso, C. 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, 484 p.
- Donoso, C. 2005. *Árboles nativos de Chile. Guía de reconocimiento*. Edición 4. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile, 136 p.
- Duarte, L. 1993. Restos de araucariáceas da Formação Santana-Membro Crato (Aptiano), NE do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 65: 357–362.
- Duncan, R.P. 1993. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, South Westland, New Zealand. *Journal of Ecology* 81: 403–416.
- Dusén, P.C.H. 1899. Über die tertiäre Flora der Magellansländer. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach der Magellansländern, 1895–1897*. Band 1: 84–107.
- Dusén, P.C.H. 1908. Über die tertiäre Flora der Seymour Insel. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedische Südpolar-Expedition, 1901–1903*. Band 3: 1–27.
- Engelhardt, H. 1891. Über Tertiärpflanzen von Chile. *Abhandlungen Senckenberg Natur Gesellschaft* 16: 629–692.
- Engelhardt, H. 1905. Bemerkungen zu chilenischen Tertiärpflanzen. *Abhandlungen Natur Gesellschaft Isis Dresden*, p. 69–72.
- Falaschi, P., Zamalao, M.C. y Romero, E.J. 2011. Nuevos registros de la sección *Araucaria* Wilde y Eames del Oligoceno-Mioceno de Patagonia, República Argentina. *Resúmenes Reunión Anual de Comunicaciones de la APA*. (Luján) Resúmenes, p. 30.
- Farjon, A. 1998. *World Checklist and Bibliography of Conifers*. Richmond, U.K.: Royal Botanical Gardens at Kew, Londres, 300 p.
- Feruglio, E. 1927. Estudio geológico de la región pre y subandina en la latitud de Nahuel Huapi. *Boletín de Informaciones Petroleras* 200: 111–119.
- Feruglio, E. 1941. Nota preliminar sobre la Hoja 40B, San Carlos de Bariloche. *Boletín de Informaciones Petroleras* 18: 27–64.
- Feruglio, E. 1951. Piantes del Mesozoico della Patagonia. *Pubblicazioni dell'Istituto Geologico dell'Università di Torino* 1: 35–80.
- Fiori, A. 1931. Fillite terziarie Della Patagonia. I Fillite Della riva meridionale del lago Nahuel Huapi. *Giornale Geologia (Annali Reale Museo Geologico Bologna)* 4: 101–116.
- Fiori, A. 1939. Id., II Fillite del Río Ñirihuau. *Giornale Geologia (Annali Reale Museo Geologico Bologna)* 13: 1–27.
- Fiori, A. 1940. Id., III Fillite del Río Chenquenyue. *Giornale Geologia (Annali Reale Museo Geologico Bologna)* 14: 94–143.
- Florin, R. 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 10: 1–588.
- Florin, R. 1940a. The Tertiary conifers of Routh Chile and their phyto-geographical significance. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 19: 1–107.
- Florin, R. 1940b. Die heutige und frühere Verbreitung der Koniferengattung *Acropyle* Pilger. *Svensk Botanisk Tidskrift* 34: 117–140.
- Florin, R. 1960. Die frühere Verbreitung der Koniferengattung *Athrotaxis* D. Don. *Senckenbergiana Lethaea* 41: 199–207.
- Fontes, D. y Dutra, T.L. 2010. Paleogene imbricate-leaved podocarps from King George Island (Antarctica): assessing the geological context and botanical affinities. *Revista Brasileira Paleontologia* 13: 189–204.
- Freguelli, J. 1943. Proteáceas del Cenozoico de Patagonia. *Notas del Museo de la Plata* 8: 201–213.
- Giacosca, R., Heredia, N., Cesari, O. y Zubia, M. 2001. Hoja geológica 4172-IV, San Carlos de Bariloche (provincias de Río Negro y Neuquén). *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín* 279, 67 p.
- Giacosca, R., Alfonso, J., Heredia, N. y Paredes, J.M. 2005. Tertiary tectonics of the subandean region of the North Patagonian Andes, Southern central Andes of Argentina (41–42 30'S). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 157–170.
- Gnaedinger, S.C. y Herbst, R. 2009. Primer registro de maderas gimnospermas de la Formación Roca Blanca (Jurásico Temprano), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 46: 59–72.
- Golfari, L. 1963. Climatic requirements of tropical and subtropical conifers. *Unasylva* 17: 33–42.
- González Bonorino, F. 1944. *Descripción Geológica y petrográfica de la Hoja 41 b Río Foyel (Río Negro)*. Dirección Nacional de Minería e Hidrogeología, 56 p.
- González Bonorino, F. 1973. Geología del área entre San Carlos de Bariloche y Llaolao. *Departamento Recursos Naturales y Energéticos Fundación Bariloche, Publicación* 16: 1–53.
- González Bonorino, F. y González Bonorino, G. 1978. Geología de la región de San Carlos de Bariloche: un estudio de las formaciones terciarias del Grupo Nahuel Huapi. *Revista Asociación Geológica Argentina* 33: 175–210.
- González Díaz, E. y Nullo, F. 1980. Cordillera neuquina. En: *Geología Regional Argentina*, Academia Nacional de Ciencias Córdoba, V. 2, p. 1099–1147.
- Graham, A. 1987. Tropical American tertiary floras and paleoenviron-

- ments: Mexico, Costa Rica and Panama. *American Journal of Botany* 74: 1519–1531.
- Greenwood, D.R. 1987. Early Tertiary Podocarpaceae: Megafossils from the Eocene Anglesea locality, Victoria, Australia. *Australian Journal of Botany* 35: 111–133.
- Groeber, P. 1954. La Serie Andesítica Patagónica, sus relaciones, posición y edad. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 9: 39–42.
- Guillaumin, A. 1957. Résultats scientifiques de la mission Franco-Suisse de botanique en Nouvelle-Calédonie (1950–1952). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, Série B, Botanique* 8, fascicule 1: 1–120.
- Guiñazú, R. 1940. El Terciario carbonífero del Sur argentino y chileno, su posición estratigráfica. *Boletín Informaciones Petroleras* 187: 16–71.
- Halle, T.G. 1913. Some Mesozoic plant-bearing deposits in Patagonia and Tierra del Fuego and their floras. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 51: 1–58.
- Hill, R.S. y Carpenter, R.J. 1991. Extensive past distributions for major Gondwanic floral elements: Macrofossil evidence. En: M.R. Banks, S.J. Smith, A.E. Orchard y G. Kantvilas (Eds.): *Aspects of Tasmanian botany*. Royal Society of Tasmania, Hobart, Tasmania, p. 239–247.
- Hill, R.S., Jordan, G.J. y Carpenter, R.J. 1993. Taxodiaceous macrofossils from Tertiary and Quaternary sediments in Tasmania. *Australian Systematic Botany* 6: 237–249.
- Hill, R.S. y Brodribb, T.J. 1999. Southern conifers in time and space. *Australian Journal of Botany* 47: 639–696.
- Hill, R.S. y Whang, S.S. 2000. *Dacrycarpus* (Podocarpaceae) macrofossils from Miocene sediments at Elands, eastern Australia. *Australian Systematic Botany* 13: 395–408.
- Hoffmann, A.E. 1997. *Flora silvestre de Chile, Zona Araucana*. Edición 4. Fundación Claudio Gay, Santiago de Chile, 258 p.
- Hueck, K. 1953. Distribuição e habitat natural do Pinheiro-do Paraná (*Araucaria angustifolia*). *Boletim Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo – Botânica* 10: 1–24.
- Hueck, K. 1978. *Los Bosques de Sudamérica. Ecología, Composición e Importancia Económica*. Agencia Alemana de Cooperación Técnica (GTZ), Berlín, 451 pp.
- Iglesias, A., Wilf, P., Gandolfo, M.A., Little, S.A., Johnson, K.R., Zamuner, A.B., Labandeira, C., Cúneo, N.R. 2008. Paleocene Patagonian floras: *in situ* cuticles complement architectural data from leaf compressions of Podocarpaceae, Lauraceae, and Nothofagaceae. Botany 2008, Vancouver, Canada. World Wide Web: <http://www.2008.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=449>
- Kershaw, P. y Wagstaff, B. 2001. The southern conifer Family Araucariaceae: History, status and value for paleoenvironmental reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 397–414.
- Koch, K. 1873. *Pinus araucana* Molina. *Dendrochronology* 2: 206.
- Kunzmann, L. 2007. Araucariaceae (Pinopsida): aspects in palaeobiogeography and palaeodiversity in the Mesozoic. *Zoologischer Anzeiger* 246: 257–277.
- Labandeira, C.C., Iglesias, A., Wilf, P., Johnson, K.R. y Cúneo, N.R. 2007. Insect herbivores of a broadleaved conifer from Paleogene Patagonia: the role of a distinctive plant-insect associational suite in host taxonomic assignment. GSA Denver Annual Meeting, Denver, USA. World Wide Web: http://www.gsa.confex.com/gsa/2007AM/finalprogram/abstract_131009.htm
- Larsson, W. 1941. Petrology of interglacial volcanics from the Andes of Northern Patagonia. *Geologische Institut Uppsala Bulletin* 28: 191–405.
- Llorens, M. y Del Fueyo, G.M. 2003. Coníferas fértiles de la Formación Kachaiké, Cretácico Medio de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 5: 241–244.
- Ljungner, E. 1931. Geologische Aufnahmen in der patagonischen Kordillera. *Geologische Institut Uppsala Bulletin* 23: 203–242.
- Mancini, D. y Serna, M. 1989. Evaluación petrolera de la Cuenca de Ñirihuau. Sudoeste de Argentina. *1º Congreso Nacional de Exploración de Hidrocarburos* (Buenos Aires). *Actas* 2: 739–762.
- Menéndez, C.A. 1960. Elementos florísticos del Terciario en Argentina. 1. *Ruprechtia latipedunculata* n. sp. del Arroyo Chenqueniyeu, Río Negro. *Acta Geológica Lilloana* 3: 15–19.
- Menéndez, C.A. y Caccavari, M.A. 1966. Estructura epidérmica de *Araucaria nathorstii* Dus., del Terciario de Pico Quemado, Río Negro. *Ameghiniana* 4: 195–199.
- Molloy, B.P.J. 1995. *Manoa* (Podocarpaceae), a new monotypic conifer genus endemic to New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 33: 183–201.
- Montaldo, P.R. 1974. La bio-ecología de *Araucaria araucana* (Mol.) K. Koch. *Instituto Forestal Latino-Americano de Investigación y Capacitación*, Mérida, Venezuela. *Boletín* N°46: 3–55.
- Offer, C.E. 1984. Extant and fossil Coniferales of Australia and New Guinea. *Palaeontographica Abteilung B* 193: 18–120.
- Page, C.N. 1988. New and maintained genera in the conifer families Podocarpaceae and Pinaceae. *Notes of the Royal Botanic Gardens*, Edinburgh 45: 377–395.
- Panti, C., Césari, S.N., Marensi, S.A., Olivero, E.B. 2007. A new *Araucaria* fossil species from the Paleogene of southern Argentina. *Ameghiniana* 44: 215–222.
- Panti, C., Marensi, S.A., Olivero, E.B. 2008. Paleogene flora of the Sloggett Formation, Tierra del Fuego, Argentina. *Ameghiniana* 45: 677–692.
- Panti, C., Pujana, R.R., Zamaloa, M.C. y Romero, E.J. 2011. Araucariaceae macrofossil record from South America and Antarctica. *Alcheringa* 1–29. DOI:10.1080/03115518.2011.564562
- Paredes, J.M., Giacosa, R.E. y Heredia, N. 2009. Sedimentary evolution of Neogene continental deposits (Ñirihuau Formation) along the Ñirihuau River, North Patagonian Andes of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 28: 74–88.
- Pascual, R. 1996. Late Cretaceous-Recent land mammals. An approach to South American geobiotic evolution. *Mastozoología Neotropical* 3: 133–152.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammals faunas in Cenozoic South climates and mammals faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23–60.
- Passalia, M.G. 2007. Nuevos registros para la flora cretácica descripta por Halle (1913) en lago San Martín, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 44: 565–596.
- Passalia, M.G. 2008. [Estudio de cutículas fósiles de Patagonia: su potencial como estimador paleoatmosférico de CO₂. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 238 p. Inédita.].
- Patel, R.N. 1967. Wood anatomy of Podocarpaceae indigenous to New Zealand. I. *Dacrydium*. *New Zealand Journal of Botany* 5: 171–184.
- Persoon, C.H. 1807. *Synopsis Plantarum, seu Enchiridion botanicum, complectens enumerationem systematicam specierum hucusque cognitarum. Pars secunda. Parisiis Lutetiorum*. Tübingen, p. 273–657.
- Petersen, C.S. y González Bonorino, F. 1947. Observaciones geológicas en el Chubut occidental. *Revista Asociación Geológica Argentina* 2: 177–222.
- Piatnitzky, A. 1947. [Informe inédito de la zona de Chenqueniyeu, de la Secretaría de Industria y Comercio, Dirección General de combustibles sólidos minerales. Nota N° 112, Comisión Geológica Carbón Mineral N° 1. Inédito]
- Pocknall, D.T. 1981. Pollen morphology of the New Zealand species of *Dacrydium*. *New Zealand Journal of Botany* 19: 67–95.
- Pole, M. S. 1992a. Eocene vegetation from Hasties, north-eastern Tasmania. *Australian Systematic of Botany* 5: 431–475.
- Pole, M. S. 1992b. Early Miocene flora of the Manuherikia Group, New

- Zealand. 2. Conifers. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 22: 287–302.
- Pole, M.S. 1995. Late Cretaceous macrofloras of eastern Otago, New Zealand: gymnosperms. *Australian Systematic of Botany* 8: 1067–1106.
- Pole, M.S. 1998. Paleocene gymnosperms from Mount Somers, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 28: 375–403.
- Quinn, C. J. 1982. Taxonomy of *Dacrydium* Sol. ex Lamb. emend. de Laub. (Podocarpaceae). *Australian Journal of Botany* 30: 311–320.
- Rabassa, J. 1974. Geología de la región Pilcaniyeu-Comallo, provincia de Río negro, Argentina. *Departamento Recursos Naturales y Energía, Fundación Bariloche, Publicación* 17, 128 p.
- Ramos, V. 1982. Las ingresiones pacíficas del Terciario en el norte de la Patagonia (Argentina). III Congreso Geológico Chileno (Concepción), *Actas*: 282–288.
- Rassmus, J. 1922. Apuntes sobre el hallazgo de carbón al Sur del Lago Nahuel Huapi. *Dirección de Minería y Geología, Buenos Aires, Boletín* N° 28B: 1–22.
- Romero, E.J. 1977. *Polen de gimnospermas y fagáceas de la Formación Río Turbio (Eoceno), Santa Cruz, Argentina*. CIRGEO, Buenos Aires, 219 p.
- Romero, E.J. 1978. Paleocología y Paleofitogeografía de las tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15: 209–227.
- Romero, E.J. y Arguijo, M.H. 1981. Adición a la tafoflora del yacimiento “Bariloche”, Eoceno provincia de Río Negro. 2° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Porto Alegre), *Anais* 2: 489–495.
- Romero, E.J. y Dibbern, M. 1984. Floras fósiles cenozoicas. 9° Congreso Geológico Argentino (San Carlos de Bariloche), *Relatorio* 2: 373–382.
- Roth, S. 1922. Investigaciones geológicas en la región norte de la Patagonia durante los años 1897 a 1899. *Revista del Museo de la Plata* 2: 393–473.
- Schiller, W. 1926. Über Fast und ganz unbekanntes alteres Tertiär usw. In der südargentinischen Cordillera. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Beilageband* 62. Abteilung B, Stuttgart, 11 p.
- Schiller, W. 1927. El cerro “Ottoshöhe” de Bariloche. *Boletín Academia Nacional Ciencias, Córdoba*, 30: 335–339.
- Silba, J. 1986. An international census of the Coniferae. En: H.N., Moldenke y A.L., Moldenke, (Eds.), *Phytologia memoir* n° 8. Corvallis, Oregon, 217 p.
- Silveira Wrege, M., Higa, R.C.V., Miranda Brites, R., Cordeiro Garrastazu, M., de Sousa, V.A., Caramori, P.H., Radin, B. y Braga, H.J. 2009. El cambio climático y la conservación de *Araucaria angustifolia* en Brasil. *Unasylva* 60: 30–33.
- Spalletti, L.A. 1981. Facies sedimentarias de la Formación Ñirihuau en la región de San Carlos de Bariloche, provincia de Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 36: 286–311.
- Spalletti, L.A. 1983. Paleogeografía de la Formación Ñirihuau y sus equivalentes en la región occidental de Neuquén, Río Negro y Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 38: 454–468.
- Spalletti, L.A. y Dalla Salda, L. 1996. A pull-apart volcanic related Tertiary Basin, an example from the Patagonian Andes. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 197–206.
- Stockey, R.A. 1975. Seeds and embryos of *Araucaria mirabilis*. *American Journal of Botany* 62: 856–868.
- Stockey, R.A. 1978. Reproductive biology of Cerro Cuadrado fossil conifers: ontogeny and reproductive strategies in *Araucaria mirabilis* (Spegazzini) Windhausen. *Palaeontographica Abteilung B* 166: 1–15.
- Stockey, R.A. 1982. The Araucariaceae: an evolutionary perspective. *Review of Palaeobotany and Palynology* 37: 133–154.
- Stockey, R.A. 1990. Antarctic and Gondwana conifers. En: T.N., Taylor y E.L., Taylor (Eds.), *Antarctic Paleobiology*, Springer Verlag, p. 179–181.
- Stockey, R.A. 1994. Mesozoic Araucariaceae: morphology and systematic relationships. *Journal of Plant Research* 107: 493–502.
- Stockey, R.A. y Taylor, T.N. 1978a. Cuticular features and epidermal patterns in the genus *Araucaria* de Jussieu. *Botanical Gazette* 139: 490–498.
- Stockey, R.A. y Taylor, T.N. 1978b. Scanning electron microscopy of epidermal patterns and cuticular structure in genus *Araucaria*. *Scanning Electron Microscopy* 2: 223–227.
- Stockey, R.A. y Ko, H. 1986. Cuticle morphology of *Araucaria* de Jussieu. *Botanical Gazette* 147: 508–548.
- Tauber, A.A. 1997. Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno Temprano) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34: 413–426.
- Tengnér, J. 1965. *Dacrydium* anatomy and taxonomy. *Botaniska Notiser* 118: 450–452.
- Townrow, J.A. 1965. Notes on Tasmanian pines 1. Some Lower Tertiary podocarps. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 99: 87–107.
- Troncoso, A.A. 1986. Nuevas órgano-especies en la Tafoflora Terciaria Inferior de península Fildes, isla Rey Jorge, Antártica. *Serie Científica del Instituto Antártico Chileno (INACH)* 34: 23–46.
- Troncoso, A.A. 1991. Paleomegafloora de la Formación Navidad, Miembro Navidad (Mioceno) en el área de Matanzas, Chile central occidental. *Boletín Museo Nacional Historia Natural Chile* 42: 131–168.
- Troncoso, A.A. y Romero, E.J. 1993. Consideraciones acerca de las coníferas del Mioceno de Chile central occidental. *Boletín Museo Nacional Historia Natural Chile* 44: 47–71.
- Troncoso, A.A. y Romero, E.J. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. En: R. Fortunato y N. Bacigalupo (Eds.), Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica (Mar del Plata, 1994). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, p. 149–172.
- Veblen, T.T., Burns, B.R., Kitzberger, T., Lara, A. y Villalba, R. 1995. The ecology of the conifers of southern South America. En: N.J. Enright y R.S. Hill (Eds.), *Ecology of the southern conifers*, 342 p.
- Vera, E.I., Césari, S.N. 2012. Fossil woods (Coniferales) from the Baqueró Group (Aptian), Santa Cruz Province, Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84: 617–626.
- Villar de Seoane, L. 1998. Comparative study of extant and fossil conifer leaves from the Baqueró Formation (Lower Cretaceous), Santa Cruz province, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 247–263.
- Wells, P.M. y Hill, R.S. 1989. Leaf morphology of the imbricate-leaved Podocarpaceae. *Australian Systematic Botany* 2: 387–423.
- Wichmann, R. 1934. Contribución al conocimiento geológico de los territorios de Neuquén y del Río Negro. *Boletín Dirección Nacional de Geología y Minería* 39: 1–27.
- Wilde, M. H. y Eames, A. J. 1952. The ovule and seed of *Araucaria bidwilli* with discussion of the taxonomy of the genus II. Taxonomy. *Annals of Botany* 16: 27–47.
- Wilf, P., Cúneo, N.R., Johnson, J.R., Hicks, J.F., Wing, S.L. y Obradovich, J.D. 2003. High plant diversity in Eocene South America: evidence from Patagonia. *Science* 300: 122–125.
- Wilf, P., Johnson, K.R., Cúneo, N.R., Smith, M.E., Singer, B.S. y Gandolfo, M.A. 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufu, Patagonia, Argentina. *The American Naturalist* 165: 634–650.
- Wilf, P., Gandolfo, M.A., Johnson, K.R. y Cúneo, N.R. 2007. Biogeographic significance of the Laguna del Hunco flora, early Eocene of Patagonia, Argentina. *Geological Society of America. Abstracts* 39: 585.
- Wilf, P., Little, S.A., Iglesias, A., Zamalao, M.C., Gandolfo, M.A., Cúneo, N.R. y Johnson, K.R. 2009. *Papuacedrus* (Cupressaceae) in Eocene Patagonia: a new fossil link to Australasian rainforests. *American Journal of Botany* 96: 2031–2047.
- Wilf, P., Singer, B.S., Zamalao, M.C., Johnson, K.R. y Cúneo, N.R. 2010a.

- Early Eocene $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ age for the Pampa de Jones plant, frog and insect biota (Huitrera Formation, Neuquén Province, Patagonia, Argentina). *Ameghiniana* 42: 207–216.
- Wilf, P., Cúneo, N.R., Gandolfo, M.A., Iglesias, A. y Johnson, K.R. 2010 b. Geochronology of Southern plant clade appearances: Examples from Patagonia. *6th Southern Connection Congress* (San Carlos de Bariloche, 2010), *Abstracts* p. 28.
- Zastawniak, E. 1981. Tertiary leaf flora from the Point Hennequin Group of King George Island (South Shetland Island, Antarctica), Preliminary Report. *Studia Geologica Polonica* 72: 97–108.
- Zhou, Z. y Li, H. 1994. Early Tertiary gymnosperms from Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica. En: Y. Shen (Ed.), *Stratigraphy and paleontology of Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica*. State Antarctic Committee, Science Press, Beijing, China, *Monograph* 3: 191–221.
- Zinsmeister, W.J. 1978. Effect of formation of the west Antarctic ice sheet on shallow-water marine faunas of Chile. *Antarctic Journal of the United States* 13: 25–26.

doi: 10.5710/AMGH.14.2.2012.518

Recibido: 7 de julio de 2011

Aceptado: 14 de febrero de 2012