



---

EVOLUCIÓN Y  
DIVERSIFICACIÓN DE LAS  
ANGIOSPERMAS







# Historia evolutiva de las angiospermas (Cretácico-Paleógeno) en Argentina a través de los registros paleoflorísticos

Mercedes B. PRÁMPARO\*, Mirta QUATTROCCHIO\*, María A. GANDOLFO, María del C. ZAMALOA y Edgardo ROMERO

**Abstract.** ANGIOSPERM EVOLUTIONARY HISTORY (CRETACEOUS-PALEOGENE) IN ARGENTINA BASED ON PALEOFLORESTIC RECORDS. A summary on the evolution of angiosperms in Argentina, based on the record of fossil pollen and leaf types is herein discussed. The palynological and paleobotanical occurrences from different Cretaceous to Paleogene geological formations based on published data are analyzed. Pollen of primitive angiosperms is subordinate in number to both, gymnosperms and pteridophytes until the Campanian. During the Maastrichtian they are abundant and show a great diversification of the wall structure and aperture types. During the Paleogene they reached, as in present days, an ecological prominence. Angiosperm fossil leaves display a general similar evolutionary trend as shown by the pollen, with an increase in the number of taxa towards the end of the Cretaceous and a more complex morphology during the Paleogene. It is concluded that the knowledge of the evolution of angiosperms in Argentina is still scarce and that further detailed studies on different aspects are needed in order to achieve a better understanding of their role in southern latitudes.

**Key words.** Angiosperms. Evolution history. Cretaceous-Paleogene. Paleofloristic records. Argentina.

**Palabras clave.** Angiospermas. Historia evolutiva. Cretácico-Paleógeno. Registros paleoflorísticos. Argentina.

## Introducción

Las magnoliofitas o angiospermas son las plantas dominantes en la mayoría de los ecosistemas terrestres en la actualidad y ocupan esta posición desde el Paleógeno. Se originaron durante el Cretácico Temprano alrededor de los 135 Ma y a partir de ese momento se produce su radiación hasta convertirse en grupo dominante (Mejia *et al.*, 2006). Uno de los registros fósiles más confiables e inequívoco de la presencia de angiospermas, es el hallazgo de estructuras reproductivas de Nymphaeales con polen *in situ* del Cretácico Inferior de Portugal (Friis *et al.*, 2000, 2001). Varios de los otros registros previos a esta edad son discutibles y controvertidos, como los hallazgos de polen disperso con características morfológicas angiospermoides encontrados en el Triásico Medio? del Mar de Barents, Noruega (Hochuli y Feist-Burkhardt, 2004), en el Triásico Superior de Virginia, EE.UU. (Cornet, 1989) o improntas foliares aisladas del Triásico (Cornet, 1986), o el tan discutido *Archaeofructus* Sun, Dilcher, Zheng y Zhou, encontrado en sedimentos previamente datados como

Jurásico Tardío y ahora considerados por nuevas dataciones radiométricas como del Cretácico temprano medio (Friis *et al.*, 2006).

En este capítulo se recopila y sintetiza en base a los registros publicados hasta el presente, tanto con respecto a granos de polen dispersos como de restos vegetales fósiles, la aparición y radiación de los diferentes ordenes o familias de angiospermas a través del tiempo geológico en Argentina, especialmente durante el período que va desde el Aptiano al Oligoceno. El análisis de la evolución temprana de este grupo a través de los tipos polínicos y de los morfotipos foliares, fue sintetizado en parte en Archangelsky *et al.* (2004).

La evolución paleogeográfica del sur de América del Sur durante el Cretácico, en tiempos en los que se produce la aparición de las angiospermas, está relacionada con dos eventos geotectónicos principales: un margen continental occidental activo, con una permanente subducción de las placas pacíficas y el desarrollo de un arco magmático; y por otra parte, la separación de África de América del Sur y una expansión del fondo oceánico en el sur del Atlántico sur, con un incremento de la subsidencia de las cuencas de rift aumentando hacia el Neocomiano-Barremiano y terminando durante el Aptiano (Spaletti *et al.*, 1999).

\* Coordinadores, [mprampar@lab.cricyt.edu.ar](mailto:mprampar@lab.cricyt.edu.ar), [mquattro@criba.edu.ar](mailto:mquattro@criba.edu.ar)

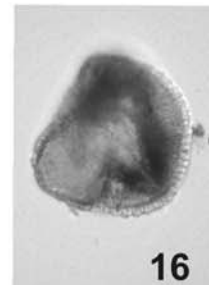
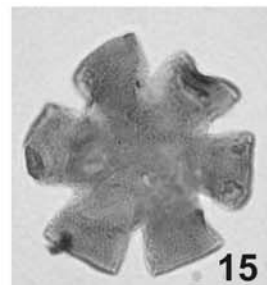
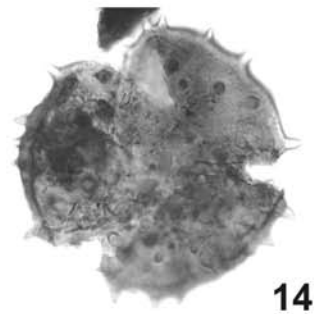
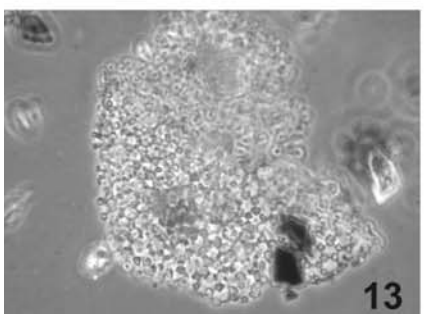
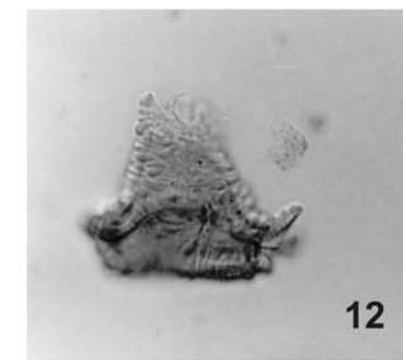
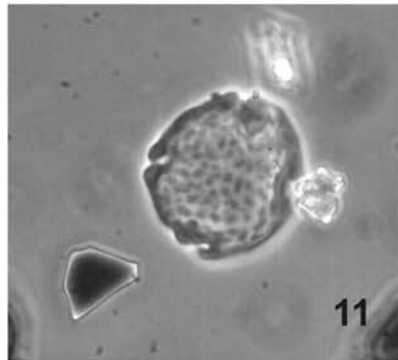
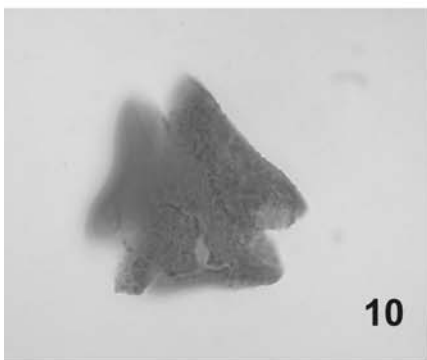
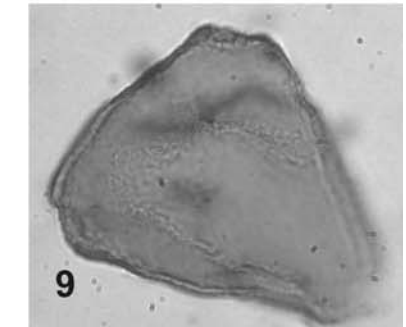
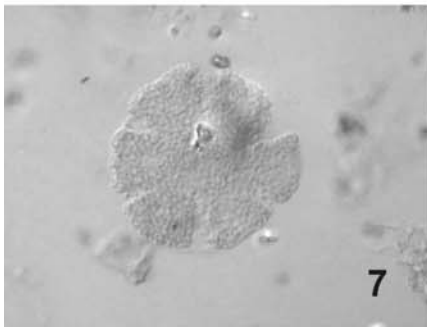
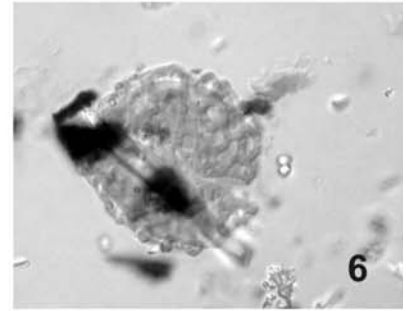
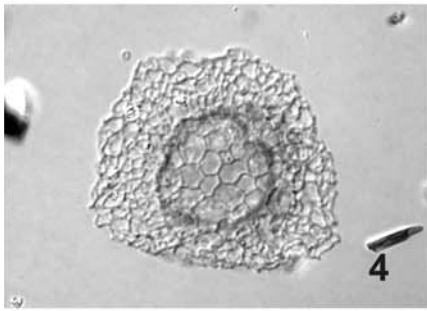
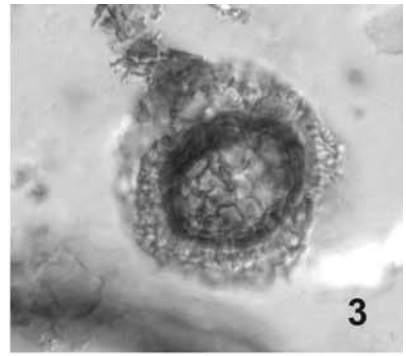
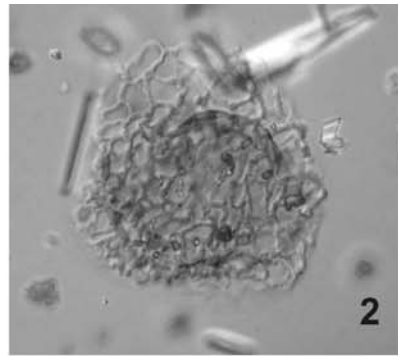
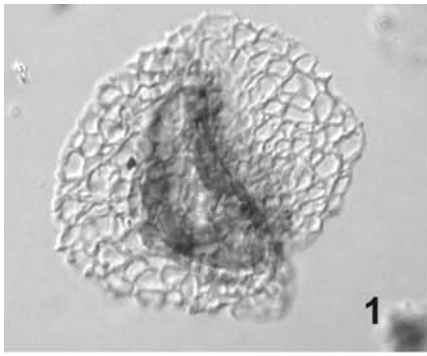
## Evidencias palinológicas (Figura 1)

**Aptiano-Albiano.** En coincidencia con el resto de las apariciones del mundo, los granos de polen de primitivas angiospermas en Argentina, están subordinados numéricamente a los otros grupos de plantas como lo son las gimnospermas y pteridofitas, hasta el Campaniano. Es recién a partir de esa edad, cuando comienzan a ser elementos abundantes en las asociaciones polínicas.

Los hallazgos de polen de angiospermas más antiguos de la Argentina han sido reportados en Patagonia, en el ámbito de la Cuenca Austral (Formación Springhill) por Archangelsky y Archangelsky (2002, 2004); Quattrocchio *et al.* (2006) y en las formaciones del Grupo Baqueró, Cuenca Baqueró (Andreis, 2002): Anfiteatro de Ticó y Punta del Barco (Archangelsky y Gamero, 1967; Archangelsky y Taylor, 1993; Llorens, 2003) en sedimentos que van desde el Barremiano al Aptiano temprano. Corresponden principalmente a los tipos polínicos asignados a los morfogéneros: *Asteropollis* Hedlund y Norris y *Clavatipollenites* Couper. Ambos tipos presentan una afinidad demostrada con la familia Chloranthaceae y son de amplia distribución en sedimentos cretácicos de todo el mundo. Los granos de polen del tipo *Clavatipollenites* muestran una gran similitud con los tipos polínicos del género actual *Ascarina* (Friis *et al.*, 1997) y los del tipo *Asteropollis*, por la similitud de los tipos florales en cuyas anteras fueron encontrados en estado fósil en el Cretácico de Portugal (Buarcos y Torres Vedras, Portugal, Friis *et al.*, 1994) y se los compara con el género actual *Hedyosmum*. En el centro-oeste de Argentina, en latitudes menores de 40° S se registran asociaciones con polen de angiospermas en la Cuenca Neuquina y cuenca de San Luis. Una de las asociaciones de polen e improntas foliares más completas, es la registrada en la cuenca de San Luis, Formación La Cantera, asignada al Aptiano tardío en base a su contenido palinológico, la macroflora está en estudio (G.G. Puebla). En dicha asociación las primitivas angiospermas están representadas en el espectro polínico total entre

un 6% y un 24%. Se citan allí además de *Clavatipollenites* y granos del complejo *Asteropollis* (descritos como *Stephanocolpites/Huitrinipollenites*), *Pennipollis* (ex *Brenneripollis*), *Liliacidites*, *Stellatopollis* y *Afropollis* (Prámparo, 1990, 1999). Friis *et al.* (2000, 2004) basados en los caracteres del polen *in situ* y del eje floral, encontrados en material fósil del Cretácico Inferior de Portugal, determinan para *Pennipollis* Friis, Pedersen y Crane, una afinidad con las monocotiledóneas del tipo Alismatales? muy cercanas a las Araceae, sin embargo puntualizan que se diferencian de estas por la configuración de su apertura. Hesse y Zetter (2007) consideran que *Pennipollis* posee muchas más características de las Chloranthaceae, especialmente de *Ascarina rubricaulis* Solms, cuyo polen es sulcado y con un retículo con delicadas espinas superpuestas, que de las Alismatales, de manera que todavía su afinidad permanece dudosa. Los granos de polen con las características morfológicas de *Liliacidites* Couper, son afines también a los tipos polínicos de varias monocotiledóneas (por ejemplo Liliaceae) (Friis *et al.*, 1999). *Stellatopollis* Doyle en Doyle, Van Campo y Lugardon, grano de polen con una exina ornamentada con procesos supracteales triangulares, agrupados en número de cinco o seis, es comparable con el tipo de polen producido por *Lilium* (monocotiledónea), pero a pesar de esto probablemente granos de este tipo puedan pertenecer a alguna familia extinguida ya sea de mono o dicotiledónea (Dejax, 1987). Lo que es indiscutible es su ubicación dentro de las angiospermas según estudios de ultraestructura realizados por Zavada (1984). Doyle *et al.* (1990a, 1990b) sugieren una afinidad con las winteráceas para los granos de polen asignados al género *Afropollis* Doyle, Jardiné y Doerenkamp; sin embargo esta afinidad es discutida por Friis *et al.* (1999) quienes estudiando esporangios con polen *in situ* del tipo *Afropollis* demuestran que no se parecen a las winteráceas modernas ni a otras familias conocidas de angiospermas, por lo que sugieren dejar abierta la afinidad botánica de este tipo de polen. Hesse y Zetter (2005) estudiaron granos de polen zona-aperturados actuales y fósiles. Entre estos últimos

**Figura 1.** Granos de polen de angiospermas característicos del Cretácico de Argentina / *selected Cretaceous angiosperm pollen grains from Argentina*. **1**, *Afropollis zonatus* Doyle, Jardiné y Doerenkamp (Fm. La Cantera) MPLP 2245a: K44/4. **2**, *A. aff. jadinus* Doyle, Jardiné y Doerenkamp (Fm. La Cantera) MPLP 2243a: V32/0. **3-4**, *A. operculatus* Doyle, Jardiné y Doerenkamp (Fm. La Cantera), **3**, MPLP 2244a: H29/0, **4**, MPLP 2243a: V39/3. **5**, *Tucanopollis?* sp. (Fm. La Cantera) MPLP 3049h: R38/2. **6**, *Pennipollis peroreticulatus* (Brenner) Friis, Pedersen y Crane (Fm. La Cantera) MPLP 3049e: D35/3. **7-8**, complejo *Asteropollis asteroides* Hedlund y Norris (Fm. La Cantera), **7**, MPLP 3049c: N22/4, **8**, MPLP 3048h: W41/1. **9**, *Lewalanipollis senectus* Dettmann y Jarzen (Fm. Jagüel) MPLP 5742b: L32/1. **10**, *Peninsulapollis gillii* (Cookson) Dettmann y Jarzen (Fm. Loncoche) 8797D: X32/3. **11**, *Verrustephanoporites simplex* Leidelmeier (Fm. Jagüel) MPLP 5740c: F30/0. **12**, *Srivastavapollenites exoticus* (complejo *Cranwellia*) Ruiz y Quattrocchio (Fm. Roca) MPLP 7406 J: V36/3. **13**, *Stellatopollis* sp. (Fm. La Cantera) MPLP 2243g: E45/0. **14**, *Spinicolpites jennerclarkei* Scholtz ex Jansonius y Hills. UNS 7227g: L22 O (Grupo Salta). **15**, *Retistephanocolpites regularis* Hoeken-Klinkenberg. UNS 7225g: G26/1 (Grupo Salta). **16**, *Retitrescolpites saturum* (González) Jaramillo y Dilcher. UNS 7276f: W37 O (Grupo Salta). Figuras 1 al 12 X1000; figuras 13 a 16 X500 / *figures 1 to 12 are 1000X; figures 13 to 16 are 500X*). MPLP (Mendoza, Paleopalinteca Laboratorio de Paleopalintología); UNS (Universidad Nacional del Sur). Las coordenadas están indicadas según England Finder / *microscope coordinates are indicated by England Finder*.



analizan material asignado a *Afropollis zonatus* Doyle, Jardín y Doerenkamp del Barremiano tardío de España y concluyen en base a su tipo de abertura, el retículo grueso soportado por columelas bajas y la gruesa endexina no-lamelar su afinidad a las angiospermas, con caracteres que estarían entre Nymphaeales y monocotiledóneas. Volkheimer y Salas (1975) dieron a conocer la primer asociación de polen de angiospermas primitivas de la Cuenca Neuquina, en estratos del Grupo Huitrín-Rayoso, localidad de Balsa Huitrín, donde además de granos del complejo *Asteropollis asteroides* Hedlund y Norris (en dicho trabajo asignados a los morfogéneros *Huitrinipollenites* Volkheimer y Salas y *Stephanocolpites* Van der Hammen) ilustran y describen granos tricolpados (asignados a *Tricolpites* Cookson ex Couper y *Retitricolpites* (Van der Hammen) Pierce lo que permitió asignar este Grupo Huitrín-Rayoso al Albiano. Vallati (2006) recientemente sintetiza la evolución de las angiospermas en diferentes formaciones de la Cuenca Neuquina a través del registro de polen fósil, determinando la Zona de asociación de *Afropollis zonatus* (Aptiano), para el Grupo Huitrín-Rayoso, en la sección de Bajada del Agrio y Balsa Huitrín. Caracteriza a esta zona por la presencia de *Afropollis*, *Clavatipollenites*, *Asteropollis*, *Retimonocolpites* y *Liliacidites?*, no menciona el hallazgo de granos tricolpados por lo que deja a estos estratos en una edad aptiana. Los granos de polen tricolpados habrían aparecido en Argentina según los registros hasta ahora publicados, recién a partir del Albiano. En la Patagonia austral, en la provincia de Santa Cruz, Formación Kachaike (recientemente asignada al Albiano por Guler y Archangelsky (2006), Barreda y Archangelsky (2006) reportan una asociación de angiospermas, donde mencionan por primera vez para Argentina, la presencia de *Schrankipollis* Doyle, Hotton y Ward y *Walkeripollis* Doyle, Hotton y Ward, además de otras formas ya conocidas. Documentan con la presencia de *Walkeripollis* la ocurrencia más antigua de tetradas de polen de winteráceas en regiones templadas del Sur de Gondwana, extendiendo su registro al Albiano tardío-Cenomaniano.

**Cenomaniano.** Durante el Cenomaniano medio y hasta el Campaniano temprano la sedimentación en la Cuenca Neuquina estaba controlada por la etapa inicial de levantamiento de los Andes que proveyó una importante cantidad de sedimentos desde el oeste. La sedimentación en dicha cuenca fue exclusivamente continental durante ese intervalo (Grupo Neuquén) (Macellari, 1988). En la cuenca del noroeste la sedimentación continental continuaba y la dorsal Salto-Jujeña ubicada en el centro permanecía como un elemento positivo (Salfity, 1982).

En el Cenomaniano las asociaciones de polen de angiospermas son más variadas y abundantes en A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

cuanto a sus componentes con respecto a las más antiguas, evidenciando una diversificación de las eudicotiledóneas, con numerosas formas tricolpadas, triporadas y periporadas. Hay dos asociaciones cenomanianas publicadas con polen de angiospermas. Vallati (2006) determina la Zona-asociación de *Fraxinoipollenites fragilis* (Albiano?/Cenomaniano) y el Nivel con el grano de polen periporado *Cretacaeiporites polygonalis* (Cenomaniano) para las formaciones Huincul y Lisandro (Grupo Neuquén) respectivamente, en el Sur de la provincia de Mendoza, localidad El Zampal. La otra asociación es la encontrada en muestras de pozo (CS-2053) en el Miembro Caleta Oliva, Formación Cañadón Seco, de la Cuenca San Jorge (Archangelsky *et al.*, 1994). Ambas asociaciones comparten además de las formas más primitivas como *Clavatipollenites* y *Liliacidites*, la presencia de: *Tricolpites*, *Nyssapollenites*, *Rousea* y *Verrutricolpites*. En la Cuenca de San Jorge se menciona además la presencia de *Phimopollenites* Dettmann, considerada por Dettmann (1973) por comparación con formas actuales, provenientes de las familias Hamamelidaceae y Tetracentraceae. Las diversas especies atribuidas a *Rousea* Srivastava, pueden tener diferentes afinidades, sin embargo la especie tipo del morfogénero es comparable a los tipos polínicos generados por algunos de los miembros de la familia Salicaceae (Srivastava, 1975). Algunas especies de *Nyssapollenites* Thiergart, tienen una morfología similar al polen de algunos géneros actuales de las familias Nyssaceae, Araliaceae, Cornaceae y Marcgraviaceae (Dettmann, 1973). *Fraxinoipollenites* Potonié (Wien) Potonié es muy semejante al polen actual del género *Fraxinus* Tourn ex Linn (Potonié, 1960). Con respecto al género *Cretacaeiporites* Herngreen, su afinidad botánica está todavía en duda. Boltenhagen (1975) postuló el parecido que presentaban los granos de este género (*C. infrabaculatus*) del Cenomaniano-Turoniano de África, con granos de polen de la familia Caryophyllaceae, pero debido a que no se registraron hallazgos certeros de esta familia antes del Oligoceno, Muller (1981) sugiere dejar esta afinidad en duda. Por otro lado Muller (1981) establece la afinidad entre *C. scabratus* Jardín y Magloire del Turoniano de África con polen de *Trimenia*, afinidad luego compartida por Dettmann y Jarzen (1990).

**Campaniano-Maastrichtiano.** No hay registros de asociaciones polínicas entre el Turoniano y Santoniano en el Centro-Oeste y Norte de Argentina. A partir del Campaniano, en Argentina se evidencia a través de los registros polínicos una evolución y diversificación hacia formas más complejas, en los tipos de aberturas y estructuras de la pared del polen, apareciendo familias como las Proteaceae, Nothofagaceae, Myrtaceae, Ulmaceae y Bombacaceae.

Durante el Maastrichtiano se produce un gran

avance sobre gran parte de América del Sur del Océano Atlántico (Uliana y Biddle, 1988). Esta ingresión marina se registra en la Cuenca Neuquina en la parte superior de las formaciones Loncoche, Jagüel y Roca y su continuación hacia el este, en la Cuenca de Colorado con la Formación Pedro Luro. Una transgresión marina somera alcanzó la cuenca del noroeste donde se depositaron las calizas estromatolíticas de la Formación Yacoraité. En la Cuenca de San Jorge continuó la sedimentación continental (Macellari, 1988).

Las Nothofagaceae, representadas por los granos de polen de *Nothofagus* se citan por primera vez en sedimentos de la Formación Jagüel (Maastrichtiano medio) en la provincia de Río Negro (Romero, 1973); más tarde se conocieron registros en el sur de la provincia de Mendoza en la Formación Loncoche, localidad de Calmu-co (Papú, 2002) y en el Cerro Butaló, Formaciones Jagüel y Roca (Prámparo y Papú, 2002, 2003), siempre en el Maastrichtiano, pero en porcentajes bajos, transformándose en componentes importantes de las microfloras recién a partir del Eoceno Medio (Lutetiano) Quattrocchio *et al.* (2006).

En la cuenca del Grupo Salta, en sedimentos expuestos en la localidad de Vilches (Senoniano tardío) Quattrocchio *et al.* (2005) dan a conocer la presencia de algunos taxones de polen de angiospermas y sus posibles afinidades botánicas: *Retistephanocolpites* (Catostemma, Bombacaceae), *Spinitricolpites* (Valerianaceae?-Verbenaceae), *Retitrescolpites*, *Gemma-polyporites*. Dichos taxones corresponderían a especies que fueron registradas previamente en sedimentos más jóvenes (Paleógeno) en latitudes más bajas (Sudamérica tropical y África tropical), lo que haría presumir que varias familias se podrían haber originado en latitudes más altas y luego migrado. Otro hecho importante es la aparición de granos tricolpados a tricolporados, con los colpos situados en los ángulos ecuatoriales y con exina granulada, gránulos dispuestos en un patrón linear conformando un diseño estriado, clasificados como *Cranwellia* Srivastava o bien como *Srivastavapollenites* Ruiz y Quattrocchio y comparados ambos, según los autores de los morfogéneros, con el polen actual de *Elytranthe* (Loranthaceae), sin embargo Muller (1981) rechaza esta afinidad. Estos tipos polínicos han sido citados en la Formación Ciénaga del Río Huaco, provincia de San Juan (Limarino *et al.*, 2000) y en la Formación Roca, en el Cerro Butaló, provincia de Mendoza (Prámparo y Papú, 2003), siempre en el Maastrichtiano, aunque *Srivastavapollenites* fue definido por primera vez para el Daniano de la Formación Pedro Luro, en la Cuenca del Colorado. Granos de polen periporados asignados a *Periporopollenites* Pflug y Thomson en Thomson y Pflug se mencionan por primera vez en la Formación Saldeño (Maastrichtiano) de la alta cordi-

llera de Mendoza (Tunik *et al.*, 2004). Dichos granos presentan afinidad con *Trimenia*, pero además con Caryophyllaceae (Muller, 1981), *Liquidambar* y *Altingia* (Dettmann y Jarzen, 1990). Granos poliporados asignados a *Chenopodipollis* y *Caryophyllidites* son citados también en el Maastrichtiano del Cerro Butaló, Mendoza, Formación Jagüel. Polen del tipo *Gunnera* conocido en el registro fósil como *Tricolpites reticulatus* Cookson *ex* Couper se conoce en Argentina a partir del Campaniano tardío, en la Formación Los Alamitos en la provincia de Río Negro (Papú y Sepúlveda, 1995), esa es la primera cita de la especie, que luego se hace frecuente en casi todas las asociaciones maastrichtianas y paleógenas estudiadas. Ello es coincidente con la aparición de este género en Australia en la Cuenca Otway también en el Campaniano (Dettmann y Jarzen, 1990). Las Ulmaceae, un grupo muy importante y abundante durante el Paleógeno, hacen su aparición en el registro polínico en el Senoniano tardío en Salta (Quattrocchio *et al.*, 2005) y en el Maastrichtiano tardío, en la Formación Jagüel, en el sur de la provincia de Mendoza, pero siempre con escasa representación (Prámparo y Papú, 2003). Las Ericales son mencionadas por primera vez en la Formación Lefipán (Maastrichtiano) por Baldoni y Askin (1993) con la presencia de tetradas tricolporadas asignadas a *Ericipites scabratus* Harris, que según Muller (1981) pertenecerían a Epacridaceae.

Las formas afines a la familia Arecaceae (Palmae) se registran con certeza a partir del Maastrichtiano en el registro polínico, especialmente con la presencia del género *Spinizonocolpites* Muller, considerado afín a la especie actual *Nypa fruticans* Wurm en casi todos sus caracteres morfológicos (Hesse y Zetter, 2005). Los hallazgos de este género en el Cretácico Superior son los mencionados para la Formación Lefipán (Chubut) (Baldoni y Askin, 1993) y en el Sur de la provincia de Mendoza, Formación Loncoche, en la sección de Calmu-Co (Papú, 2002). El género de polen fósil *Longapertites* van Hoeken-Klinkenberg, especialmente *L. patagonicus* Archangelsky, también citado para la Formación Lefipán, de la provincia de Chubut, fue considerado por Archangelsky (1973) debido a las características del colpo, como afín a la familia Palmae, concordante con los restos de petrificaciones de palmeras encontrados en la misma formación (Formación Salamanca, Chubut, Paleoceno; Romero, 1968) donde fue definida la especie. Según Hesse y Zetter (2005, 2007) las formas asignadas a *Longapertites* van Hoeken-Klinkenberg y especialmente las asignadas a *Proxapertites* Hammen han sido comparadas casi siempre con palmeras pantropicales, pero al menos *P. operculatus* Hammen, correspondería a polen de Araceae, probablemente de un miembro ancestral de Monsteroidae (Zetter *et al.*,

2001) más que a algún grupo extinguido de palmera (Harley y Baker, 2001). La afinidad verdadera de las formas encontradas en Argentina solo podrá inferirse, con revisiones del material original con ayuda de MEB y TEM, complementado con nuevos hallazgos. La familia Proteaceae según los registros de su polen fósil, se habría originado en el norte de Gondwana durante el Cenomaniano tardío (ca. 92 Ma) y desde allí migró y se distribuyó a altas latitudes australes (Dettmann y Jarzen, 1998). En Argentina los primeros registros concretos de esta familia son los correspondientes al Campaniano tardío, Formación Los Alamitos, Río Negro (Papú y Sepúlveda, 1995) con *Peninsulapollis gilli* (Cookson) Dettmann y Jarzen. Existe una gran similitud entre la especie antes mencionada con la actual *Beauprea* o alguno de sus ancestros (Dettmann y Jarzen, 1988). *Lewalanipollis senectus* Dettmann y Jarzen mencionado en el Maastrichtiano tardío de las formaciones Jagüel y Roca (Prámparo y Papú, 2003) en el sur de Mendoza, presenta aberturas del tipo *Persoonia* (Persoonioideae) que están confinadas a las subfamilias Persoonioideae y Proteoideae (Dettmann y Jarzen, 1996). Freile (1972) publica uno de los primeros trabajos con descripción de polen de angiospermas correspondiente al Maastrichtiano-Daniano? de la Formación Cerro Dorotea (Cuenca Austral) con mención de géneros como *Myrtaceidites*, *Anacolosidites*, y varias especies de *Liliacidites* y granos tricolpados.

**Paleógeno.** Después del Maastrichtiano la flora del mundo cambió considerablemente. Muchas familias modernas se diferenciaron y otros grupos antiguos (Normapolles, *Aquilapollenites*, polen con elaterios) se extinguieron o se transformaron en grupos relictuales (Romero, 1993). Es recién a partir de ese momento cuando las angiospermas alcanzaron el nivel de prominencia ecológica comparable con el actual (Friis *et al.*, 2006). No hay en Argentina estudios publicados, sobre el comportamiento de las diferentes familias de angiospermas a través del límite K/T, a excepción de un resumen presentado por Barreda *et al.* (2004) donde se dan a conocer resultados palinológicos cuantitativos en la Formación Jagüel, en el ámbito de la Cuenca Neuquina. En dicha contribución mencionan una disminución del número absoluto de palinomorfos terrestres justo en el límite y una disminución en abundancia de ciertos grupos de angiospermas (Liliaceae, Ulmaceae, Loranthaceae, Olacaceae, Proteaceae) por encima del límite K/T. Esto no concordaría con la abundancia que exhiben varias de estas familias en sedimentos danianos en otras cuencas (p. ej. Cuenca de Salta y Chubut).

Los registros palinológicos del Paleógeno de Argentina están caracterizados por especies que migraron en parte de las contraplacas africana y antártica, de Nueva Zelanda, y del Hemisferio Norte, jun- A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

to a otras originadas *in situ*. Su distribución estuvo sujeta a controles paleogeográficos, latitudinales (generación de las fajas climáticas) y altitudinales. En algunos casos se registran extinciones de los taxones. En la Cuenca del Colorado, aparece en el Daniano tardío *Rosannia mannika* Srivastava (Maastrichtiano, Canadá), perteneciente a la familia Lactoridaceae (paleo-hierba), cuyos registros más antiguos corresponden al sur de África (Turoniano-Santoniano) y Campaniano-Paleógeno en Australia. La misma habría migrado previamente a la ruptura gondwánica, posiblemente a través de África. Actualmente es endémica en la costa oeste de Chile y es el único caso de familia vegetal confinada a un archipiélago oceánico.

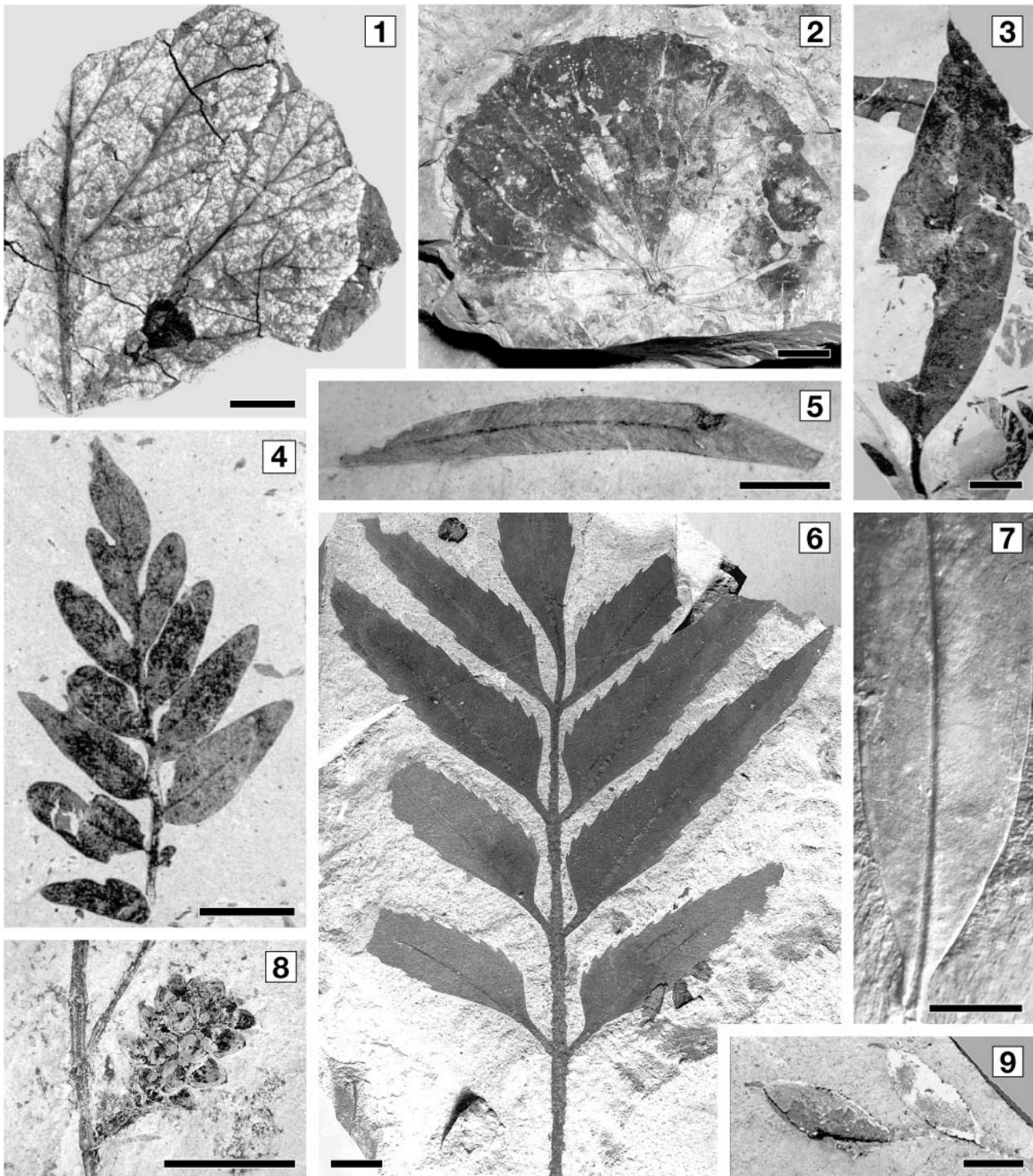
La familia Pandanaceae (género *Pandaniidites*) se ha registrado en Patagonia y en la cuenca de Salta en el Daniano; el registro más antiguo para el género es el Maastrichtiano de Saskatchewan (Canadá). El desmejoramiento climático paulatino del Cenozoico habría producido su migración a áreas tropicales-subtropicales, donde se desarrolla actualmente. No existen registros post-danianos en Argentina. La presencia de las familias Pandanaceae, Tiliaceae y Palmae estaría asociada a la generación de nuevos habitats, debido a la regresión paleocena (cuenca del Grupo Salta, Cuenca del Colorado y Patagonia). En especial la aparición de *Mtchedlishvilia saltenia* Moroni indicaría la presencia de pantanos. Condiciones subtropicales-tropicales están indicadas por la presencia de las familias Ulmaceae, Anacardiaceae, Aquifoliaceae, Olacaceae, Bombacaceae, Palmae, Restionaceae, etcétera, junto a familias indicadores de clima templado (Gunneraceae, Hamamelidaceae) a frío (Proteaceae, Fagaceae) (Quattrocchio y Ruiz, 1999).

La familia Ulmaceae (*Verrustephanoporites simplex* Leidelmeyer = *Ulmoideipites patagonicus* Arhangelsky) está presente en el Senoniano tardío de la Cuenca de Salta migrando hacia el sur a la cuenca del Colorado y Patagonia, donde se registra en el Daniano. Esta familia aparece simultáneamente en el Maastrichtiano de varias partes del mundo (Japón, Canadá, EE.UU. y Brasil) excepto Europa, por lo que con la información existente podría haberse originado en nuestras latitudes, migrando hacia latitudes septentrionales con los cambios climáticos. La misma vive en la actualidad en la Provincia de las Yungas.

Un ejemplo de evolución *in situ* serían las Anacardiaceae (Romero, 1978), en el registro polínico corresponderían entre otras a *Retitricolporites chubutensis* Arhangelsky y *Striatricolporites gamerroi* Arhangelsky (Cuenca del Colorado, Patagonia, etc.). Actualmente esta familia es característica del Dominio Chaqueño.

Ejemplos de extinciones en el registro geológico durante el Paleógeno son: el polen tipo *Aquilapollenites* (*Mtchedlishvilia saltenia* Moroni, cuencas del





**Figura 2.** Megafósiles de angiospermas del Cretácico y Paleógeno de Argentina / *selected angiosperm megafossils from the Cretaceous and Paleogene of Argentina.* 1, Hoja lobada / *lobate leaf* (Grupo Baqueró, Aptiano), FCENCBPB 209A. 2, *Nelumbo puertae* Gandolfo y Cúneo (Fm. La Colonia, Campaniano-Maastrichtiano), MPEF-Pb-Mz 901. 3, *Thorphyllum patagonica* Cúneo y Gandolfo (Fm. Kachaika, Cretácico Temprano), MPEF-Pb-Mz 1136. 4, *Kachaikenia compuesta* Cúneo y Gandolfo (Fm. Kachaika, Cretácico Temprano), MPEF-Pb-Mz 1116. 5, *Eucalyptus* sp. (Tufolitas Laguna del Hunco, Eoceno Temprano), FCENCBPB 199A. 6, Proteaceae (Tufolitas Laguna del Hunco, Eoceno Temprano), MPEF-Pb 991. 7, *Myrtoidea patagonica* Passalía, Romero y Panza (Grupo Baqueró, Aptiano), FCENCBPB 132. 8, *Gymnostoma archangelskyi* Zamalao y Romero (Tufolitas Laguna del Hunco, Eoceno Temprano), MPEF-Pb-Cz 977. 9, *Orites bivascularis* (Berry) Romero, Dibbern y Gandolfo (Tufolitas Laguna del Hunco, Eoceno Temprano), LPPB 20435. La escala gráfica equivale a 1 cm. (Scale bar=1 cm) FCENCBPB (Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires); MPEF-Pb-Cz (Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Chubut, Argentina); LPPB (Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Buenos Aires, Argentina).

Colorado y Salta) en el Daniano tardío y del tipo "Normapolles" (ejemplo: *Triatriopollenites lateflexus* Archangelsky) en el Eoceno Tardío. Las mismas habrían llegado a Argentina con posterioridad a la regresión mastrichtiana, posiblemente provenientes de las provincias palinoflorísticas del mismo nombre del Hemisferio Norte, o según algunos autores se habrían originado *in situ*, en el Hemisferio Sur (Ruiz, 1993).

En el Eoceno Medio se produce la expansión del bosque de *Nothofagus* (Quattrocchio *et al.*, 2006). En la sección pelítica basal (SPB) de la Formación San Julián, Eoceno Medio-Oligoceno (Quattrocchio, com. personal) se registran familias que sugieren condiciones abiertas y/o condiciones locales de mayor humedad como las Poaceae y Cyperaceae. Tal como se ha indicado para varias asociaciones paleógenas de Patagonia (*e.g.*, Romero, 1986a, 1986b; Báez *et al.*, 1990; Markgraf *et al.*, 1996), en las asociaciones de la SPB se encuentran podocarpáceas vinculadas a formas actualmente restringidas a Tasmania y Nueva Zelanda (*Phyllocladidites*, *Dacrycarpites*, *Microcachrydites*, etc.), asociadas con las fagáceas que integran actualmente la flora del Dominio Subantártico.

En el Oligoceno en la Formación San Julián en Playa La Mina, provincia de Santa Cruz (Barreda, 1997), se reconoce una comunidad de Myrtaceae, Palmae y Nothofagaceae junto a Anarcardiaceae, Malvaceae, Symplocaceae, Ephedraceae, Poaceae y Chenopodiaceae, sugiriendo la presencia de áreas locales abiertas. Las asociaciones palinológicas sugieren condiciones cálidas y húmedas. Estas condiciones son inferidas también para el Oligoceno Tardío al sur del Golfo San Jorge, provincia de Santa Cruz (Barreda y Palamarczuk, 2000). Para los niveles basales del perfil de Playa La Mina, Barreda (1997) señaló una edad oligocena, probablemente tardía, por la presencia aunque escasa, de *Tubulifloridites* sp. (Asteraceae).

Grandes cambios paleogeográficos y eventos tectónicos afectaron Patagonia durante el Oligoceno y más claramente en el Mioceno Temprano. Estos cambios llevaron a la expansión de la vegetación abierta con Chenopodiaceae, Ephedraceae, Asteraceae y Poaceae.

## Evidencias paleobotánicas (Figura 2)

**Aptiano tardío.** Los registros más antiguos atribuidos a hojas de angiospermas en la Argentina fueron reportados por Romero y Archangelsky (1986), Passalía *et al.* (2003) y Archangelsky *et al.* (2004); los mismos provienen del Grupo Baqueró aflorante en la cuenca Macizo del Deseado (Corbella, 2001; Cladera *et al.*, 2002). De dichos registros, dos datan del Aptiano tar-

dío (118,5-119,7 Ma) de la Formación Anfiteatro de Ticó (unidad basal del Grupo Baqueró) y uno de sedimentos ligeramente más jóvenes atribuidos a la Formación Punta de Barco (al tope de la secuencia). Los restos de angiospermas fueron exhumados de paleofloras compuestas por más de 100 especies de bennettiales, gimnospermas y pteridofitas, hecho que remarca su condición de subordinadas en el ecosistema y que reafirma lo observado en la palinología (véase Del Fueyo *et al.*, este volumen). Estos tres registros son atribuidos a tres morfotipos foliares completamente distintos, el Ninfaefilo (o *nymphaeaphyll*), y el Lobafilo (o *lobaphyll*) colectados en la localidad Anfiteatro de Ticó e Hidrocotilefilo (o *hydrocotylephyll*) colectado en la localidad Bajo Tigre. El material asignado al morfotipo Ninfaefilo ("*Nymphaeaphyll morphotype*" *sensu* Krassilo (1977) y Crabtree (1987) consiste en un único espécimen incompleto. Se trata de un fragmento de hoja de "lámina simple, tal vez redondeada, con ápice agudo y margen entero siendo la lámina irrigada por venas que forman arcos broquidódromos débiles" (Passalía *et al.*, 2003). Los autores concluyen que, por sus características morfológicas, el fósil está relacionado con miembros del orden Nymphaeales. El morfotipo Lobafilo, basado en numerosos ejemplares, se diferencia del anterior por tener una "lámina lobada, el margen dentado y serrado y presentar una venación típica craspedódroma" (Romero y Archangelsky, 1986). Aunque este morfotipo no es comparable con otros restos foliares conocidos de edad similar, el mismo tiene preservado un mosaico de caracteres encontrados en numerosos fósiles de la Zona 1 (Arundel Clay) del Grupo Potomac (EE.UU.) depositada durante el Albiano temprano (Doyle y Hickey, 1974). Los dos morfotipos patagónicos se caracterizan por tener venación de "primer rango" (*sensu* Hickey, 1974), lo que significa bajo grado de desarrollo, similar al que se observa en las hojas de la Zona 1 del Grupo Potomac. El orden Nymphaeales es considerado junto al género *Amborella* Baill. (Amborellaceae) y miembros del orden Austrobaileales como los grupos monofiléticos más basales de las angiospermas (APG II, 2003). Miembros actuales de estos órdenes y en particular *Amborella* presentan hojas con venación de bajo rango. El bajo rango de venación observado en las angiospermas basales, al igual que en los dos morfotipos del Cretácico en Anfiteatro de Ticó, y de los fósiles del Grupo Potomac, sería indicativo de la incipiente evolución y aparición a nivel mundial de las angiospermas.

En sedimentos de la Formación Punta de Barco, ubicada en el tope de la secuencia del Grupo Baqueró y considerada como ligeramente más joven que la Formación Anfiteatro de Ticó, se hallaron restos de hojas de angiospermas que son asignados al tipo Hidrocotilefilo (o *hydrocotylephyll*, Archangelsky *et*

al., 2004). Estas hojas se caracterizan por ser "flabeladas, y tener la lámina con margen crenado dividida en tres lóbulos, originándose en el pecíolo marginal una venación típica actinódroma a palinactinódroma distintiva de las hojas palmatilobadas" (Archangelsky *et al.*, 2004). Estos fósiles son similares a los descritos inicialmente por Teixeira (1948) para el Cretácico Inferior de Portugal. El hallazgo de este morfotipo en el sur de Patagonia no es inesperado ya que Cantrill y Nichols (1996) asignan a este mismo morfotipo hojas colectadas en la Formación Neptuno Glacier, Coal Nunatak, Isla Alexander (Antártida) cuya edad es considerada albiana tardía. Sin embargo, los fósiles patagónicos están pobremente preservados, y carecen de detalles de la venación de alto orden, dificultando su comparación con los materiales antárticos. De todas maneras, las hojas fósiles mencionadas por Archangelsky *et al.* (2004), exhiben una morfología foliar y un modelo de venación semejante a las hojas de las familias Saururaceae, Aristolochiaceae y Piperaceae tal como los fósiles descritos por Cantrill y Nichols (1996). Estas familias, pertenecientes al orden Piperales, forman parte del grupo superordinal magnolideo (A.P.G II, 2003), que es el clado hermano de las angiospermas más basales, en las cuales se encuentran incluidos los morfotipos Ninfaefilo y Lobafilo.

En sedimentos un poco más jóvenes, alrededor del límite Aptiano-Albiano (110-112 Ma) se observa un aumento en el grado de complejidad en las hojas de angiospermas del registro fósil sudamericano, ya que aparecen las primeras hojas compuestas y nuevos modelos de venación. Estos taxones fósiles son considerados como miembros definitivos de las "*eudicots*". El registro, que incluye tres morfotipos, proviene de la Formación La Cantera, perteneciente al Grupo Gigante (Flores y Criado, 1972), que aflora en la Cuenca de San Luis (Puebla, 2004). Las hojas fueron encontradas en asociación con flores y tallos, además de una abundante microflora discutida anteriormente (véase evidencia palinológica). En base al contenido palinológico la edad de esta formación ha sido estimada como aptiana tardía (Prámparo, 1990, 1994, 1999). Puebla (2004) describe tres morfotipos, dos representan hojas compuestas, el Rosifilo (*rosiphyll*) y el Nanofilo-pinnatilobado (*pinnatilobate nanophyll*), y uno a hojas simples, Mirtofilo (*myrtophyll*). Los ejemplares asignados al morfotipo Rosifilo se identifican claramente por ser "hojas trifoliadas, a su vez cada folíolo posee 3-5 lóbulos con margen serrado formado por dientes rosoideos que terminan en un ápice glandular, la venación es craspedódroma y presentan una vena intramarginal". Restos foliares asignados al morfotipo Nanofilo-pinnatilobado se caracterizan también por ser compuestos, pero los folíolos son "pinnatilobados, con lóbulos variables en forma y de-

sarrollo, siempre separados por senos profundos y se encuentran irrigados por una vena media prominente conectada a la vena intramarginal mediante venas transversas de curso irregular y de bajo calibre". Finalmente, el morfotipo Mirtofilo, a diferencia de los dos previamente mencionados, está basado en "hojas simples de margen entero con un modelo de venación broquidódroma y una vena intramarginal bien definida". La morfología general combinada con el modelo de venación indica una posible afinidad con la familia Myrtaceae. En los tres morfotipos se observan venas intramarginales que es una nueva adquisición evolutiva, adicionando complejidad no solo a nivel morfológico sino a nivel de desarrollo de modelos de venación más avanzados.

**Albiano medio-Cenomaniano temprano.** Hacia el Albiano medio se nota claramente un prominente aumento en la diversidad a nivel taxonómico debido a la aparición de numerosos morfotipos foliares. Durante este período se reconocen nueve morfotipos, los cuales fueron identificados en la cuenca Austral y el Macizo del Deseado, ahora cuenca de Baqueró (Andreis, 2002). Los fósiles, provienen de las localidades Bajo Comisión (Passalía, 2003) y Arroyo Caballo Muerto (Cúneo y Gandolfo, 2005); estas localidades representan sedimentos continentales de la Formación Kachaike, cuenca Austral. La edad de la formación está en disputa, ya que la palinología (Rebasa, 1982; Baldoni *et al.*, 2001) así como la fauna (Aguirre Urreta, 2002) indicarían una edad albiana tardía, mientras que la asociación fitoplanctónica (Guler y Archangelsky, 2006) estaría sugiriendo una edad albiana Temprana a media. En ambas localidades los fósiles de angiospermas se encuentran en asociaciones aún dominadas por benettitales, coníferas y pteridofitas, aunque el número de angiospermas incrementa en relación a los componentes no angiospérmicos. Passalía (2003) describe un taxón, basado en numerosos fósiles colectados en la localidad Bajo Comisión, y lo asigna con dudas al morfotipo Rosifilo ("*Possible rosiphyll morphotype*"). Este morfotipo está caracterizado por representar hojas micrófilas simples, pecioladas, cuya lámina de margen dentado está ligeramente incisa (a veces, dependiendo del grado de incisión, tiende a ser lobulada), aunque a veces los dientes son compuestos la morfología prevalente es la simple, e independientemente del tipo de diente siempre culmina en las típicas morfologías rosoide y clorantoide. La venación es descripta como variable ya que se observan tres modelos diferentes (pinnada craspedódroma, actinódroma y palinactinódroma). Debido al desarrollo de la venación de alto orden, se ubica a este morfotipo en un segundo-tercer rango (*rank* II-III *sensu* Hickey, 1974). Cúneo y Gandolfo (2005) describen *Kachaikenia compuesta* Cúneo y Gandolfo, *Thorphyllum patagonica* Cúneo y

Gandolfo, *Rogersia australis* Cúneo y Gandolfo, y cuatro morfotipos (Morfotipos 1, 2, 3 y 4), todos recuperados en la localidad Arroyo Caballo Muerto. *Kachaikenia* son hojas pinnadamente compuestas con folíolos simples, con margen entero irrigados por venas craspedódromas y venas de tercera categoría reticuladas al azar. *Thorphyllum* se caracteriza por sus hojas simples con venación broquidódroma. *Rogersia australis*, se diferencia de *Thorphyllum* por su venación broquidódroma festoneada y por su venación última marginal que forma arcos muy bien definidos. Los cuatro morfotipos definidos por los mencionados autores, son también hojas simples vascularizadas por venación de tipo broquidódroma débil o eucamptódroma (ambos tipos de venación se unen formando arcos). Generalizando, las especies y los morfotipos de la localidad Arroyo Caballo Muerto se caracterizan por los márgenes enteros, modelos de venación pinnada-broquidódroma o eucamptódroma y por tener modelos de venación de alta categoría desorganizados, lo que sugiere un primer rango de desarrollo. Cúneo y Gandolfo (2005) establecen comparaciones con especies fósiles de edad semejante provenientes de EE.UU., China, Brasil y Chile. Estas comparaciones permiten comprobar que las angiospermas cretácicas a nivel mundial presentan un modelo morfológico semejante.

Casi de la misma edad que la paleoflora de Kachaike, Passalía *et al.* (2003) reportan una flora de edad albiana media (106,5-102 Ma) colectada en la localidad Bajo de los Corrales, que aflora en una formación perteneciente a la cuenca del macizo del Deseado o Baqueró (Andreis, 2002) que todavía carece de nombre formal ("*Unnamed Formation*" de Archangelsky *et al.*, 2004). La flora tiene los mismos componentes no angiospérmicos que las anteriormente descritas, pero las angiospermas están representadas por especies completamente diferentes a las conocidas para Patagonia hasta ese momento. Passalía *et al.* (2001) describen a las especies fósiles *Myrtoidea patagonica* Passalía, Romero y Panza, *Myrtoidea* sp. Passalía, Romero y Panza, y tres morfotipos denominados *Magnoliidea incertae sedis*, *Magnoliopsida incertae sedis*, *Magnoliophyta incertae sedis*. Las especies atribuidas al género *Myrtoidea*, caracterizadas por la vena intramarginal bien definida pueden ser consideradas como variantes del morfotipo Mirtofilo proveniente de la Formación La Cantera (Archangelsky *et al.*, 2004). Es en *M. patagonica* donde se observa por primera vez la aparición de una segunda vena intramarginal, lo cual la diferencia del morfotipo Mirtofilo de la Formación La Cantera y de *Myrtoidea* sp., ya que estas sólo tienen una vena intramarginal. Tanto *M. patagonica* como *M. myrtoidea* sp. tienen una vena primaria y venas secundarias bien definidas y de diferente grosor, y venas de alta cate-

A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

goría pobremente desarrolladas, lo que permite ubicarlas dentro del segundo rango de desarrollo (*rank* II). Los restantes morfotipos mencionados para la misma localidad están basados en ejemplares únicos, en los cuales se puede observar que la morfología general es muy distinta en comparación con los taxones mencionados hasta ahora. El carácter fragmentario de estos fósiles hace imposible producir descripciones formales por lo cual no se mencionan las características particulares de los mismos. De todas maneras, su hallazgo en el Albiano medio, ratifica el incremento de taxones asignables a angiospermas y el desarrollo de nuevas morfologías foliares.

Hacia el final del Albiano y al comienzo del Cenomaniano, se observa un aumento en el número de morfotipos caracterizados por ser palmatilobados, aunque los mismos se encuentran acompañados por morfotipos foliares de morfología más simple. Estos fósiles provienen de la sección superior, datada como Cenomaniano temprano, de la Formación Castillo, que forma parte de la Cuenca del Golfo de San Jorge (Bridge *et al.*, 2000). La paleoflora fue estudiada por Menéndez (1959) y Passalía *et al.* (2001). Menéndez (1959) describe improntas de hojas asignables a angiospermas colectadas "al sur del cerro Cachetamán, a 30 km al oeste del Lago Muster", y en el trabajo queda claro que los fósiles son restos incompletos y pobremente preservados. De todas maneras, Menéndez describe tres especies fósiles que asigna al género *Laurophyllum*, dos al género *Sterculia* y una especie para los géneros *Cissites*, *Araliaephyllum*, *Bignonites* y *Ruprechtia*. *Sterculia*, *Cissites* y *Araliaephyllum* son las que presentan hojas palmatilobadas, aunque las afinidades a los géneros actuales deben ser re-evaluadas. Lo mismo ocurre con los restantes fósiles descritos, los cuales se caracterizan por ser hojas simples con márgenes enteros pero cuya venación está pobremente preservada, impidiendo la confirmación taxonómica basada en su morfología.

Es importante notar que este aumento en el número de taxones angiospérmicos está asociado con los cambios a nivel composicional de las paleofloras, en las cuales se comienza a observar una disminución en el número de taxones de gimnospermas y pteridofitas, fenómeno que se observa también a nivel mundial.

**Turoniano-Coniaciano.** En niveles de edad cenomaniana tardía-turoniana tardía de la Formación Portezuelo, Subgrupo Neuquén, aflorante en la Cuenca Neuquina, Prámparo *et al.* (2003) mencionan la presencia de una paleoflora con restos de angiospermas, entre las cuales se podrían identificar al menos cinco morfotipos. Lamentablemente, se carece de descripciones formales de los fósiles, imposibilitando comentarios adicionales a estas alturas. Iglesias *et al.* (2007) describen una paleoflora donde las angiosper-

mas representan el 80% de la asociación, desplazando completamente a las coníferas y pteridófitas, las cuales forman el restante 20%. Esta flora fue colectada en dos localidades de la Formación Mata Amarilla, que aflora en el margen este de la cuenca Austral (Arbe, 2002) y cuya edad ha sido calculada como cenomaniense-coniaciana (Biddle *et al.*, 1986). Iglesias *et al.* (2007) presentan seis grupos informales denominados Grupos Angiospermae 1 a 6. El Grupo Angiospermae 1 comprende solo un morfotipo de hojas de margen entero, ovadas a elípticas, con venación primaria pinnada y venación secundaria campitódroma a broquiditódroma. El Grupo Angiospermae 2, con dos morfotipos, presenta hojas con venación acrodroma y tres venas primarias o dos venas secundarias basales fuertes que convergen formando arcos hacia el ápice. El Grupo Angiospermae 3, con tres morfotipos, tiene hojas con venación primaria pinnada, y numerosas y densas venas secundarias y una marcada vena intramarginal. El Grupo Angiospermae 4, está representado por un solo morfotipo que se caracteriza por tener hojas elípticas u orbiculares, palmatilobadas y con margen entero; la venación primaria es actinódroma o palinactinódroma y la secundaria eucampitódroma, débilmente desarrollada. El Grupo Angiospermae 5 comprende dos morfotipos caracterizados por sus hojas pinnatilobadas, con venación primaria pinnada y secundaria craspeditódroma. Finalmente, el Grupo Angiospermae 6 incluye tres morfotipos de hojas ovadas o elípticas y de margen dentado. Lo más remarcable de esta flora es que representa la asociación angiospérmica más diversa para el Cretácico argentino y asimismo se registra por primera vez a las angiospermas como dominantes en la paleoflora.

**Campaniano-Maastrichtiano.** El único registro de megaflore para este lapso es el de la Formación La Colonia (Gandolfo y Cúneo, 2003, 2005), que aflora al sur del Macizo de Somuncurá al noreste de Chubut. Los fósiles fueron recuperados en dos localidades, cañadón del Irupé y Chiva Muerta. En la primera localidad se describieron fósiles asignados a la familia Nelumbonaceae (Gandolfo y Cúneo, 2005). Los mismos son hojas caracterizadas por su lámina orbicular, peltada en las cuales se puede observar el modelo de venación que es muy similar al que presentan las especies actuales. Para la segunda localidad, Gandolfo y Cúneo (2003) mencionan también la presencia de dicha familia asociada a otros cuatro morfotipos foliares de angiospermas. Estos morfotipos están basados en pocos materiales no muy bien preservados, lo que imposibilita descripciones formales.

Mundialmente, durante el Maastrichtiano, las angiospermas no eran las dominantes en las comunidades vegetales, aunque sí se nota el aumento de su diversidad taxonómica. Hacia el final del Maastrich-

tiano, las angiospermas conforman casi un 70% de las paleofloras con representantes de más de la mitad de los órdenes actuales *sensu* Cronquist (1992), desplazando así a las gimnospermas y pteridofitas que se ven relegadas en los ecosistemas (Wing y Boucher, 1998). Estos cambios son también advertidos en las paleofloras argentinas.

**Paleógeno.** Tal como ocurre con el registro polínico, el de macrofósiles es mucho más abundante en el Paleógeno que en el Cretácico. Paleofloras paleógenas argentinas han sido objeto de numerosos trabajos, basta solo mencionar los trabajos pioneros de Dusén (1907), Berry (1925, 1928, 1937, 1938), Fiori (1931, 1938, 1940) y Frenguelli (1953b). Estos trabajos iniciales fueron realizados con materiales colectados en su mayoría por geólogos, más interesados en aspectos geológicos y estratigráficos que en los biológicos. Como resultado, las colecciones (incluyendo restos de hojas y tallos) eran enviadas a paleobotánicos frecuentemente de otros países como Berry (EE.UU.) y Fiori (Italia), quienes describieron las colecciones sin conocer en detalle la flora nativa. Otros trabajos posteriores, como los de Hünicken (1955, 1966), se basaron en colecciones mucho más amplias. La mayoría de las publicaciones cuyo objeto de interés son las angiospermas, son contribuciones dedicadas a un único taxón, como por ejemplo los trabajos de Frenguelli y Parodi (1941), Frenguelli (1943a, 1943b, 1953a), Menéndez (1960), Romero (1968, 1970, 1986a), Romero y Hickey (1976), Ragonese (1978), Romero y Dibbern (1985), Durango de Cabrera y Romero (1988), Gandolfo *et al.* (1988), Romero *et al.* (1988) y Durango de Cabrera y Figueroa Romero (1990).

Sin embargo, Arguijo y Romero (1981), Aragón y Romero (1984), Romero y Dibbern (1984) y Troncoso y Romero (1998) utilizando la información previamente publicada, realizan síntesis sobre las paleofloras terciarias argentinas, enfocadas sobre todo al Paleógeno. Basadas en estas síntesis, Gandolfo y Zamaloa (2003) sugieren que hacia el final del Paleógeno, ya se encontraban en Argentina representantes de 10 de las 11 subclases y de casi todos los órdenes de angiospermas *sensu* Cronquist (1992). Si bien muchas de las antiguas asignaciones taxonómicas deben ser reevaluadas, recientes revisiones han demostrado la existencia en Argentina de géneros y familias distribuidos en otros continentes. Esto ocurre, por ejemplo, en las paleofloras de Laguna del Hunco y Río Pichileufú depositadas durante el Eoceno Temprano (~52 Ma, Wilf *et al.* 2003, 2005) las cuales están siendo reestudiadas. Ya Romero *et al.* (1988) revisaron las colecciones de los frutos asignados por Frenguelli (1943a) a *Lomatia occidentalis* (Berry), y arribaron a la conclusión de que el fósil compartía similitudes con el género moderno *Orites*, nativo de Australia en la familia Proteaceae, por lo cual transfirieron la especie fósil al género actual, estable-

ciendo la especie fósil *Orites biovascularis* (Berry) Romero, Dibbern y Gandolfo. Esto es además confirmado por González *et al.* (2007) en la revisión de las Proteaceae de Patagonia en la cual se constata la presencia de la familia representada al menos por cinco géneros. Un caso similar se observa en los materiales descritos como pertenecientes a la familia Casuarinaceae por Frenguelli (1943b), quien describe infructescencias con caracteres similares al género moderno *Casuarina* y las ubica en la especie fósil *Casuarina patagonica*. Colecciones adicionales de materiales semejantes a los estudiados por Frenguelli y el re-estudio de sus fósiles permitieron ajustar las comparaciones, determinando que las infructescencias pertenecen en realidad al género *Gymnostoma* (considerado como el más primitivo de la familia y distribuido en Australia e Islas del Pacífico) y no al género *Casuarina* tal como las había determinado Frenguelli (Zamaloa *et al.*, 2006). Es más, las nuevas colecciones proveyeron materiales suficientes como para determinar la presencia de al menos tres especies en dicho género. A su vez, los fósiles asignados a la especie *Celtis ameghinoi* Berry, una de las más abundantes en la paleoflora de Laguna del Hunco (Wilf *et al.*, 2003) está siendo re-estudiada por González (com. pers.). Luego de compararlos con hojas actuales de Celtidaceae/Ulmaceae concluye que los mismos no pueden ser ubicados ni en *Celtis* ni en ningún otro género de Celtidaceae/Ulmaceae, descartando la presencia del grupo en esa paleoflora. Asimismo la reciente revisión de la familia Myrtaceae permite confirmar su presencia en Patagonia, en especial de *Eucalyptus* (Gandolfo *et al.*, 2007), hallazgo que representa el registro más antiguo hasta ahora conocido para el género, también nativo de Australia. Por último, el género *Akania*, endémico de Australia, fue hallado también en los mismos yacimientos patagónicos (Romero y Hickey, 1976; Gandolfo *et al.*, 1988). Cabe señalar que todos los género mencionados, vinculados a los australianos, fueron hallados en las floras de la Formación La Huitrera, que son consideradas de clima templado-cálido (Wilf *et al.*, 2005).

Otro ejemplo válido es el trabajo de Romero y Dibbern (1985) sobre las especies fósiles asignadas a *Fagus* y *Nothofagus* por Dusén en 1907. En el mismo no sólo describen los fósiles nuevamente, sino que establecen comparaciones con hojas actuales. Como resultado de estos estudios, los autores rechazan dos especies, otras dos son sinonimizadas y una tercera junto a las formas o variedades dejan de separarse, lo que definitivamente aclara la posición sistemática de los fósiles argentinos asignados a *Nothofagus*. Dicho género también es compartido con Australia, Nueva Zelanda e islas pacíficas, y sus fósiles se encuentran profusamente en floras del paleógeno en Patagonia, consideradas templado-frías (Markgraf *et al.*, 1996).

A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

Independientemente de las asignaciones taxonómicas, se observa en el Paleógeno un aumento en el número de tipos morfológicos, entre los cuales se encuentran caracteres observados en los taxones actuales, permitiendo comparaciones directas con géneros y especies modernas. Basados en la evidencia presentada, se puede asegurar que las angiospermas son las dominantes en las paleofloras paleógenas.

## Conclusiones

En coincidencia con el resto de las apariciones del mundo, los granos de polen de primitivas angiospermas están subordinados numéricamente a los otros grupos de plantas como lo son las gimnospermas y pteridofitas, hasta el Campaniano. Es recién a partir de esa edad, cuando comienzan a ser elementos abundantes en las asociaciones polínicas y se evidencia una evolución y diversificación en los tipos de aberturas y estructuras de la pared de los granos de polen, hacia formas más complejas. Durante el Paleógeno las angiospermas alcanzaron el nivel de prominencia ecológica comparable con el actual.

El registro fósil foliar sigue el mismo esquema evolutivo que el percibido en el registro polínico, en el cual se observan dos hechos que deben ser recalcados. El primero es el incremento en el número de taxones que se advierte claramente cuando a fines del Cretácico y comienzo del Paleoceno las angiospermas se convierten en las dominantes de las asociaciones mientras que las gimnospermas y pteridofitas declinan; ya hacia a fines del Paleógeno las angiospermas tienen al menos un representante de cada una de las 10 subclases *sensu* Cronquist. El segundo es el avance en complejidad morfológica que se nota tan claramente en el registro durante todo el Paleógeno. No hay dudas que este modelo evolutivo probablemente cambie con el transcurso del tiempo, ya que nuestra percepción sobre el origen y diversificación de las angiospermas en Argentina cambiará a medida que se avance en su estudio. Por lo expuesto anteriormente, no quedan dudas de que nuestro conocimiento sobre las angiospermas es mínimo y que se necesitan más estudios focalizados en los distintos aspectos de las angiospermas, ya sea a nivel taxonómico o como componentes de las paleofloras, pero esto dependerá de futuros paleobotánicos interesados en profundizar lo que Darwin definió como el "Abominable Misterio".

## Bibliografía

- Aguirre Urreta, M.B. 2002. Invertebrados del Cretácico Inferior. En: M.J. Haller (ed.), Geología y Recursos Naturales de Santa

- Cruz. 15° Congreso Geológico Argentino (Calafate), *Relatorio*: 439-459.
- Andreis, R.R. 2002. Cuenca Baqueró. En: M.J. Haller (ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. 15° Congreso Geológico Argentino (Calafate), Relatorio*: 149-164.
- A.P.G II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- Aragón, E. y Romero, E.J. 1984. Geología, Paleoambientes y Paleobotánica de yacimientos Terciarios del Occidente de Río Negro, Neuquén y Chubut. 9° Congreso Geológico Argentino (San Carlos de Bariloche) 4: 475-507.
- Arbe, H.A. 2002. Análisis estratigráfico del Cretácico de la Cuenca Austral. En: Haller, M. J. (ed.), *Geología y recursos Naturales de Santa Cruz. 15° Congreso Geológico Argentino (Calafate), Relatorio*: 103-128 pp.
- Archangelsky, S. y Gamero, J.C. 1967. Spore and pollen types of the Lower Cretaceous in Patagonia (Argentina). *Review of Palaeobotany and Palynology* 1: 211-217.
- Archangelsky, S. 1973. Palinología del Paleoceno de Chubut. 1. Descripciones sistemáticas. *Ameghiniana* 10: 339-399.
- Archangelsky, S. y Archangelsky, A. 2002. Palinología estadística en el Cretácico de la Cuenca Austral, Plataforma Continental Argentina. I. Seis perforaciones del área de Magallanes. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (nueva serie)* 4: 25-34.
- Archangelsky, S. y Archangelsky, A. 2004. Palinología estadística en el Cretácico de la Cuenca Austral, Plataforma Continental Argentina. I. Seis perforaciones del área de Magallanes. III. Discusiones y conclusiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (nueva serie)* 6: 245-255.
- Archangelsky, S. y Gamero, J.C. 1967. Spore and pollen types of the Lower Cretaceous in Patagonia (Argentina). *Review of Palaeobotany and Palynology* 1: 211-217.
- Archangelsky, S., Bellosi, E.S., Jalfin, G.A. y Perrot, C. 1994. Palynology and alluvial facies from the mid-Cretaceous of Patagonia, subsurface of San Jorge Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 15: 127-142.
- Archangelsky, S., Barreda, V., Passalía, M.G., Prámparo, M.B., Romero, E.J., Zamuner, A., Cúneo, R., Gandolfo, M.A., Iglesias, A., Llorens, M., Puebla, G.G., Quattrocchio, M. y Volkheimer, W. 2004. Early angiosperm diversification in the Cretaceous of Argentina: first approach. 7° *International Organization of Paleobotany Conference (Bariloche)*: pp. 4-6.
- Archangelsky, S. y Taylor, T.N. 1993. The ultrastructure of *in situ* *Clavatipollenites* pollen from the early Cretaceous of Patagonia. *American Journal of Botany* 80: 879-885.
- Arguijo, M. y Romero, E.J. 1981. Análisis bioestratigráfico de formaciones portadoras de taflofloras terciarias. 8° Congreso Geológico Argentino (San Luis) 4: 601-717.
- Baez, A.M., Zamalao, M.C. y Romero, E.J. 1990. Nuevos hallazgos de microfloras y anuros Paleogenos en el Noroeste de Patagonia: Implicancias paleoambientales y Paleogeográficas. *Ameghiniana* 27: 83-94.
- Baldoni, A.M. y Askin, R.A. 1993. Palynology of the Lower Lefipán Formation (Upper Cretaceous) of Barranca de los perros, Chubut province, Argentina. Part 2. Angiosperm pollen and discussion. *Palynology* 17: 241-64.
- Baldoni, A.M., Askin, R.A. y Ragona, D. 2001. Palynology of the Lower Cretaceous Kachaike Formation, Santa Cruz Province, Argentina. En: Goodman, D.K., Clark, R.T. (eds.), *Proceedings of the 9° International Palynological Congress*, Houston, Texas, USA, 1996. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, pp. 191-200.
- Barreda, V. 1997. Palinoestratigrafía de la Formación San Julián en el área de playa La Mina (Provincia de Santa Cruz), Oligoceno de la cuenca austral. *Ameghiniana* 34: 283-294.
- Barreda, V. y Archangelsky, S. 2006. The southernmost record of tropical pollen grains in the mid-Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27: 778-787.
- Barreda, V. y Palamarczuk, S. 2000. Estudio palinoestratigráfico del Oligoceno tardío-Mioceno en secciones de la costa patagónica y plataforma continental argentina. En: F. Aceñolaza, y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 103-138.
- Barreda, V., Palamarczuk, S. y Chamberlain Jr., J.A. 2004. Vegetational disruption at the Cretaceous/Paleogene boundary in Neuquén, Argentina: evidence from spores and pollen. 10° *Reunión Argentina de Sedimentología (San Luis), Simposio K/T*: 185-186.
- 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 United States Natural Museum* 73:1-27.
- Berry, E.W. 1937. A Paleocene flora from Patagonia. En: *Contributions to Paleobotany of South America. The Johns Hopkins University Studies in Geology* 12: 33-50.
- Berry, E.W. 1938. Tertiary Flora from the Río Pichileufú, Argentina. *Geological Society of America, Special Papers* 12: 1-149.
- Biddle, K.T., Uliana, M.A., Mitchum, R.M., Fitzgerald, M.G. y Wrigth, R.C. 1986. The stratigraphic and structural evolution of the central eastern Magallanes Basin, southern South America. En: P. Allen y P. Homewood (eds.), *Foreland basins, International Association of Sedimentologists, Special Publication* 8: 41-61.
- Boltenhagen, E. 1975. Pollen péripore du Crétacé supérieur du Gabon. *Revue de Micropaléontologie* 17: 164-170.
- Bridge, J.S., Jalfin, G.A. y Georgieff, S.M. 2000. Geometry, lithofacies, and spatial distribution of Cretaceous fluvial sandstone bodies, San Jorge Basin, Argentina; outcrop analog for the hydrocarbon-bearing Chubut Group. *Journal of Sedimentary Research* 70: 341-359.
- Cantrill, D.J. y Nichols, G.J. 1996. Taxonomy and palaeoecology of Early Cretaceous (Late Albian) angiosperm leaves from Alexander Island, Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 92: 1-28.
- Cladera, G., Andreis, R., Archangelsky, S. y Cúneo, R.N. 2002. Estratigrafía del Grupo Baqueró, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 39: 3-20.
- Corbella, H. 2001. Tuff of the Baqueró Group and the Mid-Cretaceous frame Extraandean Patagonia, Argentina. 11° Congreso Latinoamericano de Geología y 3° Congreso Uruguayo de Geología 190: 6 pp. (CD).
- Cornet, B. 1986. The reproductive structures and leaf venation of a Late Triassic angiosperm, *Sanniguelia lewisii*. *Evolutionary Theory* 7: 231-309.
- Cornet, B. 1989. Late Triassic angiosperm-like pollen from the Richmond Rift Basin of Virginia, U.S.A. *Palaeontographica B* 213: 37-87.
- Crabtree, D.R. 1987. Angiosperms of the Northern Rocky Mountains: Albian to Campanian (Cretaceous) Megafossil floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 707-747.
- Cronquist, A. 1992. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York, 1261 pp.
- Cúneo, R. y Gandolfo, M.A. 2005. Angiosperm leaves from the Kachaike Formation, Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Review of Paleobotany and Palynology* 136: 29-47.
- Dejax, J. 1987. Sur la presense de grains de pollen a sculpture crotonoidee dans le cretace inferieur du Congo. *Mémoire Travail Ecole Pratique des Hautes Etude, Institute Montpellier* 17: 253-271.
- Dettmann, M.E. 1973. Angiospermous pollen from Albian to Turonian sediments of eastern Australia. *Special Publications of the Geological Society of Australia* 4: 3-34.
- Dettmann, M.E., y Jarzen, D.M. 1988. Angiosperm pollen from uppermost Cretaceous strata of southeastern Australia and the Antarctica Peninsula. *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists* 5: 217-277.
- Dettmann, M.E. y Jarzen, D.M. 1990. Antarctic/Australian rift valley: Late Cretaceous cradle of notheastern Australasian relicts?. *Review of Palaeobotany and Palynology* 65: 131-144.
- Dettmann, M. E. y Jarzen, D.M. 1996. Pollen of proteaceous-type

- from latest Cretaceous sediments, southeastern Australia. *Alcheringa* 20: 103-160.
- Dettmann, M.E. y Jarzen, D.M. 1998. The early history of the Proteaceae in Australia: the pollen record. *Australian Systematic Botany* 11: 401-438.
- Doyle, J.A. y Hickey, L.J. 1974. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. En: Ch. B. Beck (ed.), *Origin and early evolution of angiosperms*. Columbia University Press, New York, 139-206 pp.
- Doyle, J.A., Hotton, C.L. y Ward, J.V. 1990a. Early Cretaceous tetrads, zonosulcate pollen, and winteraceae: I. Taxonomy, morphology, and ultrastructure. *American Journal of Botany* 77: 1544-1557.
- Doyle, J.A., Hotton, C.L. y Ward, J.V. 1990b. Early Cretaceous tetrads, zonosulcate pollen, and winteraceae. II. Cladistic analysis and implications. *American Journal of Botany* 77: 1558-1568.
- Durango de Cabrera, J. y Figueroa Romero, M.R. 1990. *Carpolithus chubutensis* n. sp. morfogénero del Paleoceno de Chubut, República Argentina. 5° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Tucumán), *Actas* 1: 189-194.
- Durango de Cabrera, J. y Romero, E.J. 1988. *Roupala patagonica* n. sp. de Laguna del Hunco (Paleocene), Provincia Chubut, Argentina. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza, 1986), *Actas* 3: 121-124.
- Dusén, P., 1907. Über die Tertiäre Flora del Magellansländer. I. En: O. Nordenskjöld (ed.), *Wissenschaften Ergebnisse Schwede Expedition Magellansland 1895-1897*. 8d I: 27-108.
- Fiori, A. 1931. Filliti terziare Della Patagonia I. Fillite de la riva meridionale del Lago Nahuel Huapi. *Giornale di Geologia, Annali del Museo Geologico di Bologna* 4: 101-116
- Fiori, A. 1938. Filliti terziare Della Patagonia II, Filliti del Río Ñirihuaú. *Giornale di Geologia, Annali del Museo Geologico di Bologna* 14: 41-117.
- Fiori, A. 1940. Filliti terziare Della Patagonia III, Filliti di Chenqueñiyéu. *Giornale di Geologia, Annali del Museo Geologico di Bologna* 14:94-143.
- Flores, M.A. y Criado Roque, P. 1972. Cuenca de San Luis. *Geología Regional Argentina*: pp. 567-579.
- Freile, C. 1972. Estudio palinológico de la Formación Cerro Dorotea (Maastrichtiano-Paleoceno) de la Provincia de Santa Cruz. *Revista del Museo de La Plata* (n.s.). *Sección paleontología* 6: 39-63.
- Frenguelli, J. 1943a. Proteaceas del Cenozoico de Patagonia. *Notas Museo de La Plata* 8: 201-213.
- Frenguelli, J. 1943b. Restos de *Casuarina* en el Mioceno del Mirador, Patagonia central. *Notas Museo de La Plata* 8: 349-354.
- Frenguelli, J. 1953a. Restos del género *Eucalyptus* en el Mioceno del Neuquén. *Notas Museo de La Plata* 16 (*Paleontología*, 97): 209-213.
- Frenguelli, J. 1953b. La flora fósil de la región del alto Río Chalia en Santa Cruz Patagonia. *Notas Museo de La Plata* 16 (*Paleontología* 98): 239-257.
- Frenguelli, J. y Parodi, L.R. 1941. Una *Chasquea* fósil de El Mirador (Chubut). *Notas Museo de La Plata* 7: 235-238.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R. y Crane, P.R. 1994. Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant System Evolution* (Suppl.) 8: 31-49.
- Friis, E.M., Crane, P.R. y Pedersen, K.R. 1997. Fossil History of Magnoliid Angiosperms. Chapter 6. En: K. Iwatsuki y P.H. Raven (eds.), *Evolution and Diversification of land Plants* 121-156 pp.
- Friis, E.M., Pedersen, K. R. y Crane, P.R. 1999. Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in early Cretaceous floras from Portugal. *Annales of the Missouri Botanical Garden* 86: 259-296.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R. y Crane, P.R. 2000. Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana* 39: 226-239.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R. y Crane, P.R. 2001. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the Early Cretaceous. *Nature* 410: 357-360.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R. y Crane, P.R. 2004. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: Evidence on the emergence of monocotyledons. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 16565-16570.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R. y Crane, P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232: 251-293.
- Gandolfo, M.A. y Cúneo, R. N. 2003. Flora of the La Colonia Formation (Maastrichtian, Upper Cretaceous), Chubut, Patagonia, Argentina. *Geological Society of America, Abstracts* 35: p. 59.
- Gandolfo, M.A. y Cúneo, R.N. 2005. Fossil Nelumbonaceae from La Colonia Formation (Campanian-Maastrichtina, Upper Cretaceous) Chubut, Patagonia, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 133: 169-178.
- Gandolfo, M.A. y Zamaloa, M.C. 2003. Evolution of Upper Cretaceous and Tertiary Angiosperm floras of Patagonia. 12° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología (Buenos Aires), *Resúmenes*: 40-41.
- Gandolfo, M.A., Dibern, M.C. y Romero, E.J. 1988. *Akania patagonica* n. sp. and additional material on *A. americana* Romero & Hickey (Akaniaceae) from Paleocene sediments of Patagonia. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 115: 83-88.
- Gandolfo, M.A., Gonzalez, C.C., Zamaloa, M.C., Cúneo, N.R., Wilf, P. y Johnson, K. 2007. *Eucalyptus* (Myrtaceae) macrofossils from the early Eocene of Patagonia, Argentina. 5° Southern Connection Conference, Adelaide, Australia, *Abstract*: p. 32.
- González, C.C., Gandolfo, M.A., Zamaloa, M.C., Cúneo, N.R., Wilf, P. y Johnson, K.R. 2007. Revision of the Proteaceae macrofossil record from Patagonia, Argentina. *The Botanical Review* 73 (en prensa).
- Guler, M.V. y Archangelsky, S. 2006. Albian dinoflagellate cysts from the Kachaike Formation, Austral Basin, Southwestern Argentina. *Revista del Museo de Ciencias Naturales*, n.s. 8: 179-184.
- Harley, M.M. y Baker, W.J. 2001. Pollen aperture morphology in Araceae: application within phylogenetic analyses, and a summary of the fossil record of palm-like pollen. *Grana* 40: 45-77.
- Hesse, M. y Zetter, R. 2005. Ultrastructure and diversity of recent and fossil zona-aperturate pollen grains. *Plant Systematics and Evolution*, 255: 145-176.
- Hesse, M. y Zetter, R. 2007. The fossil pollen record of Araceae. *Plant Systematics and Evolution* 263: 93-115.
- Hickey, L.J. 1974. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. En: C.R. Metcalfe y L. Chalk (eds.), *Anatomy of the dicotyledons*, Volume I, Second Edition, Clarendon Press, Oxford, pp. 25-39.
- Hochuli, P.A. y Feist-Burkhardt, S. 2004. A boreal early cradle of Angiosperms? Angiosperm-like pollen from the Middle Triassic of the Barents Sea (Norway). *Journal of Micropalaeontology* 23: 97-104.
- Hünicken, M. 1955. Depósitos Neocretácicos y Terciarios del extremo SSW de Santa Cruz (Cuenca Carbonífera de Río Turbio). *Revista Instituto Nacional Investigaciones de las Ciencias Naturales, Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia"*. *Ciencias Geológicas* 4: 1-164.
- Hünicken, M. 1966. Flora Terciaria de los estratos de Río Turbio, Santa Cruz (Niveles plantíferos del arroyo Santa Flavia). *Revista Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad de Córdoba* 27: 139-227.
- Iglesias, A., Zamuner, A.B., Poiré, D.G. y Larriestra F. 2007. Diversity, taphonomy and palaeoecology of an angiosperm flora from the Cretaceous (Cenomanian-Coniacian) in Southern Patagonia. *Palaeontology* 50: 445-466.
- Krassilov, V.A. 1977. The origin of the angiosperms. *The Botanical Review* 43: 143-176.
- Limarino, C., Net, L., Gutiérrez, P., Barrera, V., Caselli, A. y Ballent, S. 2000. Definición litoestratigráfica de la Formación



- Ciénaga del Río Huaco (Cretácico Superior), Precordillera central, San Juan, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 55 : 83-99.
- Llorens, M. 2003. Granos de polen de angiospermas de la Formación Punta del Barco (Aptiano), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* (nueva serie) 5: 235-240.
- Macellari, C.E. 1988. Cretaceous paleogeography and depositional cycles of western South America. *Journal of South American Earth Sciences* 1: 373-418.
- Markgraf, V., Romero, E.J. y Villagran, C. 1996. History and Paleocology of South American *Nothofagus* Forests. En: T.R. Hill y J. Read (eds.), *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*, Veblen, Yale University Press: 354-386.
- Mejia, P., Dilcher, D. y Jaramillo, C. 2006. Early angiosperm evolution in tropical latitudes. *Palynology* 30: 222.
- Menéndez, C.A. 1959. Flora Cretácica de la Serie del Castillo al S del Cerro Cachetamán, Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 14: 219-238.
- Menéndez, C.A. 1960. Elementos florísticos del Terciario en Argentina. 1. *Rupretchia latipendula* n. sp. del Arroyo Chenqueñiyen, Río Negro. *Actas Geologica Lilloana* 3: 15-19.
- Muller, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *The Botanical Review* 47: 1-142.
- Papú, O.H. 2002. Nueva microflora de edad mastrichtiana en la localidad de Calmu-Co, sur de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 39: 415-426.
- Papú, O.H. y Sepúlveda, E.G. 1995. Datos palinológicos de la Formación Los Alamitos en la Localidad de Montoniló, Departamento 25 de mayo, Río Negro, Argentina. Sus relaciones con unidades colindantes coetáneas. 6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew, 1994), *Actas*: 195-200.
- Passalía, M.G. 2003. Hojas de angiospermas del Cretácico Inferior del Bajo Comisión, Santa Cruz, Argentina. 12° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología. *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 40: 28R.
- Passalía, M.G., Archangelsky, S., Romero, E.J. y Cladera, G. 2003. A new early angiosperm leaf from the Anfiteatro de Ticó Formation (Apitan), Santa Cruz Province, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* (nueva serie) 5 : 245-252.
- Passalía, M.G., Romero, E.J. y Panza, J.L. 2001. Impronta foliaria del Cretácico de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 38: 73- 84.
- Potonié, R. 1960. Synopsis der Gattungen der *Sporae dispersae*, III Teil: Nachträge Sporites, Fortsetzung Pollenites mit Generalregister zu Teil I-III. *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch* 39: 1-189.
- Prámparo, M.B. 1990. Palynostratigraphy of the Lower Cretaceous of the San Luis Basin, Argentina. Its place in the Lower Cretaceous floral provinces pattern. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 181: 247-258.
- Prámparo, M.B. 1994. The Lower Cretaceous Microflora of La Cantera Formation, San Luis Basin: Its correlation with other cretaceous microfloras of Argentina. *Cretaceous Research* 15: 193-203.
- Prámparo, M.B. 1999. Granos de polen de primitivas angiospermas en el Cretácico inferior de la Cuenca de San Luis y su distribución en otras cuencas cretácicas de Argentina. 5° Simposio sobre el Cretácico de Brasil y 1° Simposio sobre el Cretácico de América del Sur (Serra Negra) *Boletim*, pp. 539-543.
- Prámparo, M.B. y Papú, O.H. 2002. Palinostratigrafía del Maastrichtiano Superior, Cerro Butaló, sur de Mendoza, Argentina. 6° Simposio sobre el Cretácico de Brasil y 2° Simposio sobre el Cretácico de América del Sur (São Pedro) *Boletim*: pp. 163-167.
- Prámparo, M.B. y Papú, O.H. 2003. Palinomorfos terrestres del Maastrichtiano superior en el Cerro Butaló, sur de Mendoza, Argentina. 12° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 40: 14R.
- Prámparo, M.B., Passalía, M.G., Heredia, S. y Calvo, J. 2003. Hallazgo de una macroflora en el Cretácico Superior del Grupo Neuquén, Lago Barreales, Neuquén. *Reunión anual de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina* (Santa Rosa-La Pampa), *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 40: 91R.
- Puebla, G.G. 2004. [La Megaflorea de la Formación La Cantera (Cretácico Temprano) Sierra del Gigante, San Luis, Argentina. Tesis de Licenciatura, Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional de San Luis, 49 pp. Inédito.].
- Quattrocchio, M.E. y Ruiz, L. 1999. Paleoambiente en base a palinomorfos de la Formación Pedro Luro (? Maastrichtiano-Paleoceno), Cuenca del Colorado, Argentina. *Ameghiniana* 36: 37-47.
- Quattrocchio, M.E., Martínez, M.A., Carpinelli Pavisich, A. y Volkheimer, W. 2006. Early Cretaceous palynostratigraphy, palynofacies and palaeoenvironments of well sections in northeastern Tierra del Fuego, Argentina. *Cretaceous Research* 27: 584-602.
- Quattrocchio, M.E., Volkheimer, W., Marquillas, R.A. y Salfity, J.A. 2005. Palynostratigraphy, palaeobiogeography and evolutionary significance of the Late Senonian and Early Palaeogene palynofloras of the Salta Group, Northern Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 37: 259-272.
- Quattrocchio, M.E., Volkheimer, W., Narváez, P.L. y Ruiz, L. 2006. Palinofloras y paleocomunidades del K/T en el NW Argentino y Patagonia: una síntesis. 13° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología (Bahía Blanca), *Resúmenes*: p. 59.
- Ragonese, A.M. 1978. *Nothofagoxylon menendezi* n. sp., leño petrificado del terciario de General Roca, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 14: 75-86.
- Rebas, M. 1982. [Análisis estratigráfico y paleoambiental de la Formación Kachaiké, aflorante en la barranca epónima, Prov. Santa Cruz. MSc. Tesis, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 60 pp. Inédito.].
- Romero, E.J. 1968. *Palmoxylon patagonicum* n. sp. del Terciario Inferior de la Provincia de Chubut, Argentina, *Ameghiniana* 5 : 417-431.
- Romero, E.J. 1970. *Ulmium atlanticum* n. sp., un tronco petrificado de Lauraceae del Eoceno de Bahía Solano, Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 7: 205-224.
- Romero, E.J. 1973. Polen fósil de "*Nothofagus*" ("*Nothofagidites*") del Cretácico y Paleoceno de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata* 7: 291-303.
- Romero, E.J. 1978. Valor estratigráfico de la Flora de Laguna del Hunco, provincia de Chubut, Rep. Argentina. 2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Buenos Aires): p. 33.
- Romero, E.J. 1986a. Fossil evidence regarding the evolution of *Nothofagus* Blume. *Annals Missouri Botanical Garden* 73: 276- 283.
- Romero, E.J. 1986b. Paleogene Phytogeography and Climatology of South America. *Annals Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.
- Romero, E.J. 1993. South American Floras. En: P. Goldblatt (ed.), *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, pp. 62-85.
- Romero, E.J. y Archangelsky, S. 1986. Early Cretaceous angiosperms from the Southern South America. *Science* 234: 1580-1582.
- Romero, E.J. y Dibbern, M.C. 1984. Floras fósiles cenozoicas. 9° Congreso Geológico Argentina (Bariloche), *Relatorio* 2: 373-382.
- Romero, E.J. y Dibbern, M.C. 1985. A review of the species described as *Fagus* and *Nothofagus* by Dusén. *Palaeontographica B*. 197: 123- 137.
- Romero, E.J., Dibbern, M.C. y Gandolfo, M.A. 1988. Revisión de *Lomatia bivascularis* (Berry) Frenguelli (Proteaceae) del yacimiento de la Laguna del Hunco (Paleoceno), Pcia. del Chubut. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza) *Actas*: 125-130.
- Romero, E.J. y Hickey, L. J. 1976. A fossil leaf of Akaniaceae from Paleocene beds of Argentina. *Bulletin Torrey Botanical Garden* 103: 126-131.
- Ruiz, L. 1993. [Estratigrafía y paleoambientes en base a palinomorfos de la Formación Pedro Luro (Maastrichtiano-Paleoceno) en la Cuenca del Colorado, República Argentina. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 170 pp. Inédito.].

- Salfity, J.A. 1982. Evolución paleogeográfica del Grupo Salta (Cretácico-Eogénico), Argentina. 5º Congreso Latinoamericano de Geología (Buenos Aires), *Actas* 1: 11-26.
- Spalletti, L.A., Franzese, J.R., Mac Donald, D. y Gomez Perez, I. 1999. Palaeogeographic evolution of Southern South America during the Cretaceous. 5º Simposio sobre o Cretáceo do Brasil y 1º Simposio sobre el Cretácico de America del Sur (Serra Negra) *Boletim*, 87-95.
- Srivastava, S.K. 1975. Microsporas from the Frederiksberg Group (Albian) of the Southern United States. *Paléobiologie Continentales* 6: 1-119.
- Teixeira, C. 1948. Flora Mesozoica Portuguesa. Parte 1. *Direção Peral da Minas e Sercito Geológicos de Portugal*, Lisboa, pp. 1-118.
- Troncoso, A. y Romero, E.J. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo Sur de Sudamérica durante el Cenofítico en Simposio de "Paleobotánica y Palinología" del 6º Congreso Latinoamericano de Botánica. Monographs in Systematic Botany. *The Missouri Botanical Garden* 68: 149-172.
- Tunik, M.A., Concheyro, A., Ottone, E.G. y Aguirre-Urreta, B. 2004. Paleontología de la Formación Saldeño (Maastrichtiano), Alta Cordillera de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 41: 143-160.
- Uliana, M.A. y Biddle, K.T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociencias* 18: 172-190.
- Vallati, P. 2006. Las primeras angiospermas en el Cretácico de la Cuenca Neuquina (Centro oeste de Argentina): aspectos geológicos relacionados. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9: 83-92.
- Volkheimer, W. y Salas, A. 1975. Die älteste Angiospermen-Palynoflora Argentinien von der Typuslokalität der unterkretazischen Huitrín-Flöze des Neuquén-Beckens. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 7: 424-436.
- Wilf, P., Cúneo, N.R., Johnson, K.R., Hicks, J., Wing, S.L. y Obadovich, 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 Pichileufú, Patagonia, Argentina. *American Naturalist* 165: 634-650.
- Wing, S.L. y Boucher, L.D. 1998. Ecological aspects of the Cretaceous flowering plant radiation. *Annual Review of Earth Planetary Science* 26: 379-421.
- Zamaloa, M.C., Gandolfo, M.A., González, C.C., Romero, E.J., Cúneo, N.R. y Wulf, P. 2006. Casuarinaceae from the Eocene of Patagonia, Argentina. *International Journal of Plant Sciences* 167:1279-1289.
- Zavada, M.S. 1984. Angiosperm origins and evolution based on dispersed fossil pollen ultrastructure. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71:444-463.
- Zetter, R., Hesse, M., Frosch-Radivo, A. 2001. Early Eocene zona-aperturate pollen grains of the Proxapertites type with affinity to Araceae. *Review of Palaeobotany and Palynology* 117: 267-279.