



**UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES**

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**REVISIÓN TAXONÓMICA Y BIOGEOGRÁFICA DE LAS  
FAMILIAS DE ANGIOSPERMAS DOMINANTES DE LA  
“FLORA DEL HUNCO” (EOCENO TEMPRANO),  
CHUBUT, ARGENTINA**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de  
Buenos Aires en el área Biología

**Cynthia Cristina González**

Director de Tesis: Dra. María del Carmen Zamalao

Consejero de Estudios: Dr. Edgardo J. Romero

Lugar de Trabajo: Departamento de Ecología, Genética y Evolución,  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA, y Museo  
Paleontológico Egidio Feruglio.

Buenos Aires, diciembre de 2008

# REVISIÓN TAXONÓMICA DE LAS FAMILIAS DE ANGIOSPERMAS DOMINANTES DE LA “FLORA DEL HUNCO” (EOCENO TEMPRANO), CHUBUT, ARGENTINA

## RESUMEN

El presente trabajo de tesis doctoral está dedicado al estudio de la paleomegaflores de las Tufolitas Laguna del Hunco, emplazadas dentro del Complejo Volcánico-Piroclástico del Río Chubut Medio aflorante en el borde occidental del Macizo Nordpatagónico. La edad de estos sedimentos ha sido calculada en base a datos paleomagnéticos como Eoceno Temprano. El objetivo principal es el estudio sistemático de las improntas foliares, flores y frutos de familias seleccionadas de la rica paleoflora, en base a su dominancia y su importancia biogeográfica, para confirmar su presencia y determinar que géneros y especies formaban parte de la paleovegetación.

Se confirma que la paleoflora de Laguna del Hunco incluye especies asignables a las familias Proteaceae, Myrtaceae, Casuarinaceae y Bixaceae. Los fósiles previamente asignados a la especie *Celtis ameghinoi* no pueden ser considerados como miembros de la familia Celtidaceae, por lo cual se descarta la presencia de esta familia en la paleoflora.

La paleoflora de Laguna del Hunco estuvo compuesta al menos por miembros de la Región Neotropical (tales como *Bixa*, *Cochlospermum*, *Eugenia*, *Myrcianthes* y *Psidium*), de la Región Antártica-Subantártica (como *Embothrium* y *Lomatia*), en conjunto con elementos endémicos de la Región Australiana (*Gymnostoma*, *Eucalyptus* y *Akania*). Esto estaría reforzando la hipótesis de que la paleoflora de la Laguna del Hunco era una paleoflora mixta, tal como fue sugerido anteriormente por otros autores, o tal vez esta combinación de elementos de distintas regiones podría estar indicando la presencia de una paleoflora de transición, y por lo tanto con distintos requerimientos ecofisiológicos.

Las extinciones de los géneros *Gymnostoma* y *Eucalyptus* en América podrían relacionarse a los cambios paleoambientales/paleoclimáticos y paleoecológicos que fueron causados no sólo por el deterioro de las temperaturas y la disminución en las precipitaciones observado durante el Eoceno medio-superior, sino también por los significativos cambios geológicos.

Los datos obtenidos en este estudio, en conjunto con una revisión extensiva bibliográfica, permiten hipotetizar posibles patrones de distribución y rutas de dispersión /migración para las familias estudiadas. La hipótesis que surge a partir de esta tesis es que probablemente hayan existido tres rutas de dispersión: la Ruta Americana, la del Corredor

Sudamérica-Antártica-Australia y la Ruta Boreal o Africana (por Conexión América – África – India - Australia).

**Palabras Clave:** Sistemática, Paleoflora, Terciario, Eoceno, Chubut, Patagonia, Argentina, Bixaceae, Casuarinaceae, Celtidaceae, Myrtaceae, Proteaceae, Complejo Urticales.

# TAXONOMIC REVISION OF THE LAGUNA DEL HUNCO PALEOFLORA (EARLY EOCENE), CHUBUT, ARGENTINA: DOMINANT ANGIOSPERM FAMILIES

## SUMMARY

This study comprises the paleomegafloristic study of the Tufolitas Laguan del Hunco paleoflora located within the middle Chubut River Volcanic-Pyroclastic complex (ex Huitrera or El Mirador Formation). This complex outcrops at the western edge of the North-Patagonian Massif. Its age has been calculated as Early Eocene by paleomagnetic means. The main goal is the taxonomic study of the best represented families within the paleoflora with the goal of confirming their presence and for determining genera and species.

The presence of species assigned to the families Proteaceae, Myrtaceae, Casuarinaceae, and Bixaceae is confirmed within the paleoflora. Fossils previously assigned to the fossil species *Celtis ameghinoi* cannot be considered as such, therefore the presence of the family Celtidaceae within the Laguna del Hunco paleoflora is discarded.

This paleoflora was composed of members of the Neotropical Region (such as *Bixa*, *Cochlospermum*, *Eugenia*, *Myrcianthes* and *Psidium*), of the Antarctic-Subantarctic Region (*Embothrium* and *Lomatia*), in addition with endemic elements of the Australian Region (*Gymnostoma*, *Eucalyptu*, and *Akania*). The presence of these taxa is reinforcing the hypothesis that the Laguna del Hunco paleoflora was a mixed paleoflora as suggested by numerous researchers, or may be it could be representing a transitional paleoflora, at which elements with different physiological requirements were still adapting to the new climatic characteristics associated with geologic changes.

The extinctions of the genera *Gymnostoma* and *Eucalyptus* in América could be related to the paleoenvironmental/paleoclimatic and paleoecological changes that were caused by temperature and precipitation fluctuations observed during the middle-superior Eocene and also to the massive geological changes.

Data collected in this study and an extensive literature revision allow hypothesizing possible models of distribution and probable migration routes for the studied families. Based on this, it is possible that three routes existed: the American Route, the Southamerican-Antarctica-Australian Route and the Boreal or African Route (for the America –Africa – India – Australia connection).

**Key Words:** Systematics, Paleoflora, Tertiary, Eocene, Chubut, Patagonia, Argentina, Bixaceae, Casuarinaceae, Celtidaceae, Myrtaceae, Proteaceae, Urticales Complex.

## INDICE

<b>Agradecimientos</b> .....	1
<b>Dedicatoria</b> .....	3
<b>Capítulo 1</b>	
1.1 Introducción.....	4
1.2 Objetivos e hipótesis.....	7
<b>Capítulo 2: Materiales y métodos</b>	
<b>2.1. Material fósil</b> .....	10
2.1.1. Obtención del material.....	10
2.1.2. Actividades de laboratorio.....	10
2.1.3. Observación y descripción del material fósil.....	11
<b>2.2. Material actual</b> .....	12
2.2.1. Obtención del material actual.....	12
2.2.2. Técnica de diafanización de hojas.....	13
2.2.3. Diafanización alternativa.....	13
2.2.4. Coloración de hojas diafanizadas.....	14
2.2.5. Montaje de hojas diafanizadas en resina poliéster.....	14
2.2.6. Montaje en placas de acetato.....	15
2.2.7. Observación y tomas fotográficas.....	15
<b>Capítulo 3: Ubicación geográfica, marco geológico, edad y paleoambiente</b>	
3.1. Vías de acceso a las áreas de estudio.....	17
3.2. Generalidades del área de Laguna del Hunco.....	17
3.3. Aspectos geológicos.....	18
3.4. Localidades fosilíferas.....	19
3.5. Edad de las tufolitas Laguna del Hunco.....	20
3.5. La paleoflora de Laguna del Hunco: preservación, diversidad y paleoambiente.....	21
<b>Capítulo 4: Familia Proteaceae</b>	
4.1. Introducción.....	29
4.2. El registro fósil.....	29
4.3. Taxonomía.....	31
4.4. Descripciones sistemáticas.....	32
<b>Anexo al Capítulo 4: Descripciones de especies actuales de Proteaceae nativas de la Argentina</b> .....	<b>En CD adjunto a la tesis</b>
<b>Capítulo 5: Familia Myrtaceae</b>	
5.1. Introducción.....	55
5.2. El registro fósil.....	55
5.3. Taxonomía.....	57
5.4. Descripciones sistemáticas.....	58
5.5. Especies fósiles de posición incierta.....	76

**Anexo al Capítulo 5:** Descripciones de especies actuales de Myrtaceae nativas y exóticas de la Argentina ..... **En CD adjunto a la tesis**

**Capítulo 6: Familia Bixaceae**

6.1. Introducción .....	93
6.2. El registro fósil .....	93
6.3. Taxonomía .....	94
6.4. Descripciones sistemáticas .....	95

**Anexo al Capítulo 6:** Descripciones de especies actuales de Bixaceae ..... **En CD adjunto a la tesis.**

**Capítulo 7: Familia Casuarinaceae**

7.1. Introducción .....	107
7.2. El registro fósil .....	107
7.3. Taxonomía .....	109
7.4. Descripciones sistemáticas .....	109
7.6. Clave para separar las especies fósiles (infrutescencias) de Patagonia .....	116
7.7. Comparación con especies fósiles y vivientes .....	117

**Capítulo 8: El Complejo Urticales: análisis de las familias Celtidaceae y Ulmaceae**

8.1. Introducción .....	126
8.2. El registro fósil .....	126
8.3. Taxonomía .....	127
8.4. Descripciones sistemáticas .....	129

**Anexo al Capítulo 8:** Descripciones de especies actuales de los géneros *Celtis*, *Trema* y *Phyllostylon* nativos de la Argentina ..... **En CD adjunto a la tesis**

**Capítulo 9: Consideraciones finales**

Proteaceae .....	142
Myrtaceae .....	144
Bixaceae .....	146
Casuarinaceae .....	148
Celtidaceae .....	149
Conclusiones .....	149

**Bibliografía** ..... 153

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento:

- A mis directores y codirectores, Dra. María del Carmen Zamaloa (Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires), Dr. Néstor Rubén Cúneo (Museo Paleontológico Egidio Feruglio), y Dra. María Alejandra Gandolfo (L.H. Bailey Hortorium, Department of Plant Biology, Cornell University, USA), por guiarme en este mundo fascinante de la paleobotánica, por sus inagotables comentarios y sugerencias y sobre todo por su amistad.
- Al Dr. Edgardo J. Romero quien fue mi consejero de estudios durante estos años.
- Al Dr. Peter Wilf (Department of Geosciences, Pennsylvania State University, USA), al Dr. Kirk R. Johnson (Department of Earth Sciences, Denver Museum of Nature and Science, USA) Ms. Bárbara Cariglino por su asistencia en trabajos de campo y por sus comentarios y sugerencias (Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia).
- A los Dres. Hugo A. Carrizo (Fundación Miguel Lillo), Eduardo Morel, Analía E. Artabe, Alba B. Zamuner y Ari Iglesias (Museo de La Plata) que me permitieron revisar las colecciones; y Conrad C. Labandeira, Scott Wing, Jonathan G. Wingerath y Finnegan Marsh (Smithsonian Institution, USA) por tramitarme el ingreso y revisión de las colecciones. A los curadores René Fortunato (Instituto de Botánica Agrícola, INTA Castelar), Kevin C. Nixon (L. H. Bailey Hortorium, Cornell University, USA), Alejandra Vilela (Parque Botánico Patagonia), Visnja Mavrek (Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco), Mirta Arriaga (Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia), y Norma B. Deginani (Instituto Darwinion). A Guillermo González del Jardín Botánico *Carlos Tahys* (Buenos Aires), por su desinteresada colaboración en la colección y clasificación de las especies actuales de *Eucalyptus*; Gustavo Aparicio del Refugio Natural Educativo Ribera Norte, San Isidro, Provincia de Buenos Aires por los ejemplares de Myrtaceae cultivados, y Eduardo G. Ottone por las hojas de los *Cochlospermum* actuales del herbario Nacional de Colombia.
- A los Drs. Peter Wilson (New South Wales, Australia) por sus comentarios y sugerencias respecto a los frutos de *Eucalyptus*; Alejandro Troncoso (Instituto de Biología Vegetal y Biotecnología, Universidad de Talca, Chile) por facilitarme información inédita; y Krzysztof Birkenmajer (Instituto de Ciencias Geológicas, Academia Polaca de Ciencias, Polonia) por brindarme información sobre los especímenes de *Cochlospermum* hallados en la Antártida.
- A los técnicos y voluntarios del Museo Paleontológico Egidio Feruglio (Trelew, Argentina) por su asistencia durante los trabajos de campo y laboratorio, especialmente a Pablo Puerta, Mariano Caffa, Leandro Canessa, José Luis Carballido, Máximo Delloca, Maxi Iberlucea, Magalí Cárdenas y Laura Renner. Al Sr. Eduardo Ruigomez quien me enseñó tareas de colección, catalogación y acondicionamiento de los materiales fósiles. A las bibliotecarias Alejandra de Arco y Erika

Holjevac por su gran predisposición y amistad. A la artista plástica Vanesa Ávila por la hermosa reconstrucción del paisaje de Laguna del Hunco.

- A Ignacio Escapa y Marcela Martínez Millán por su asistencia con el uso de los programas WINCLADA, TNT y ASADO. Al Lic. José García del laboratorio de Biología, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Sede Trelew. A Jennifer Svitko (Cornell University, USA) y Fabián Tricárico (Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia) por la toma de fotografías con microscopio electrónico.

- A todo el personal del Departamento de Biología de Plantas (Cornell University, Ithaca, USA) por hacer grata mi visita. A la Dra. Celina Fernández y Karina Cherñajovsky (Universidad de Buenos Aires) por su ayuda durante mis estadías en el laboratorio de Paleobotánica y Palinología.

- Al Sr. Javier García Díaz por su ayuda con el fotografiado del material y por sus largas clases de fotografía. Al Sr. Diego Evans por su paciencia y asistencia con el software utilizado.

- A la familia Nahueltripay, propietarios del establecimiento en donde se emplaza el yacimiento de Laguna del Hunco.

- A mis queridas compañeras Dra. Magdalena Llorenz y Dra. Silvina de Valais, Lic. Amalia Villafañe y Lic. María Encarnación Pérez por sus inagotables consejos. Al personal científico del Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Diego Pol, Jorge Genise, Alejandra Pagani, Gerardo Cladera, Ana Archangelsky, Edgardo Ortiz Jaureguizar, Paula Posadas, Alejandra. E. Vilela y Damián A. Ravetta quienes en algún momento evacuaron múltiples dudas.

- A mi amiga del alma Karina Romero y familia, por su paciencia durante mis largas estadías en Buenos Aires. A Marta y Gustavo Balcells, al Ing. Diego Wassner y bibliotecaria Adriana Giudici por su desinteresado apoyo durante mis visitas a Buenos Aires.

- A mis amigos que de una u otra manera me acompañaron en mis estudios, Mauricio E. Bremsz, Lic. Andrea V. González, Dra. M. Vallejos, Lic. Miriam López Arrúa, Pablo D. Cochia, Lic. Paola Rogel y Vanesa Roldán.

- A mi Madre y Hermanas que me han apoyado en todo lo que he emprendido.

- A mi compañero de ruta, Lic. Osvaldo Fabián Tappari, un agradecimiento especial porque con su amor me dio la fuerza necesaria para seguir adelante.

- Este trabajo doctoral fue realizado gracias a una Beca Doctoral otorgada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

*A papá que me cuida desde el cielo,  
Quien me enseñó a enfrentar los momentos  
Difíciles de la vida con optimismo y valor.*

## CAPITULO 1

### 1.1 Introducción

Aunque el desmembramiento de Gondwana comenzó durante el Mesozoico, fue en el Cenozoico (65 m.a. – presente) cuando se observó la mayor actividad geológica en el área. En el Hemisferio Sur ocurrieron varios eventos geológicos mayores: a) la separación de Australia, Antártida y Sudamérica a partir de fines del Eoceno (ca. 38 m.a.); b) la separación de Sudamérica y la península Antártica en el Oligoceno-Mioceno (ca. 23 m.a.) y el consecuente establecimiento de la Corriente Circumpolar Antártica; y c) el levantamiento de las montañas Transantárticas y de la cordillera de los Andes a lo largo de todo el Cenozoico (Webb 1990). Estos eventos geotectónicos determinaron profundos cambios climáticos y vegetacionales en toda Sudamérica que se produjeron en concordancia con grandes cambios climáticos globales.

Durante la transición Paleoceno-Eoceno, se produjo un rápido y pronunciado calentamiento global (Zachos et al. 2001) que tuvo su máxima expresión en el Eoceno temprano (52 a 50 m.a.) y se conoce como el Óptimo Climático del Eoceno Temprano. Desde el Eoceno medio al Oligoceno temprano (50 a 35 m.a.) siguió un importante deterioro en las temperaturas y precipitaciones que, entre otros efectos, resultó en el desarrollo de la Diagonal Árida de Sudamérica (Hinojosa y Villagrán, 1997; Villagrán e Hinojosa 1997; Zachos *et al.* 2001).

En Austrosudamérica una consecuencia importante de estos cambios tectónicos – climáticos fue el desarrollo de comunidades vegetales compuestas por mezcla de elementos de distintas procedencias fitogeográficas (Hinojosa 2005; Villagrán e Hinojosa 1997), y cuyos restos fósiles se conocen como **Paleofloras Mixtas**, denominación propuesta por Romero (1978).

De acuerdo a estudios paleoflorísticos realizados integrando datos paleobotánicos del Cenozoico del sur de Sudamérica (Hinojosa y Villagrán 1997, Romero 1978, 1986, Troncoso Y Romero 1998), se propuso un modelo de sucesión florística que postula para el Paleógeno la presencia de tres unidades fitogeográficas definidas: 1) la Paleoflora Neotropical, 2) la Paleoflora Mixta y 3) la Paleoflora Antártica. La primera se habría establecido durante el Cretácico tardío y tuvo su máximo desarrollo durante el Paleoceno ocupando todo el sur de Sudamérica y Antártida y se caracterizó por sus elementos subtropicales indicadores de un clima cálido. La segunda reemplazó a la Neotropical a fines del Paleoceno y alcanzó su máxima extensión durante el Eoceno y se caracterizó por ser una paleoflora de mezcla, es

decir compuesta por elementos de linajes tropicales y australes. Finalmente, la tercera, caracterizada por elementos típicos de bosques templados fríos, reemplazó a las paleofloras mixtas durante el Oligoceno.

Entre estas paleofloras se destaca la “Paleoflora Mixta”, por su amplia extensión temporal y espacial, la cual habría evolucionado *in situ* a partir de un conjunto de plantas cretácicas que habrían migrado de bosques templado-fríos preexistentes en altas latitudes y de bosques subtropicales preexistentes en latitudes medias. Las condiciones climáticas durante el lapso en que se desarrolló esta paleoflora habrían sido subtropicales, con temperaturas algo más frías que en el Cretácico tardío-Paleoceno temprano y precipitaciones estacionales (Romero 1978; Troncoso y Romero 1998). Romero (1978) sugirió que esta coexistencia de distintas estirpes en las floras terciarias se produjo debido a que los requerimientos eco-fisiológicos de los taxones fósiles habrían sido distintos a los que se observan en sus análogos modernos. Recientemente, Hinojosa y Villagrán (2005) propusieron como hipótesis alternativa que la Paleoflora Mixta se desarrolló como respuesta a un clima subtropical caracterizado por temperaturas cálidas y precipitaciones regulares durante todo el año. Este régimen climático no tendría equivalente actual y sólo pudo prevalecer en ausencia de las grandes elevaciones andinas.

Las paleofloras mixtas fueron registradas en Sudamérica y Antártida (Hinojosa 2003; Poole *et al.* 2003; Hinojosa 2005; Gayó *et al.* 2005; Hinojosa y Villagrán 2005) en el límite Paleoceno/Eoceno (~55 m.a.), y persistieron hasta el Mioceno tardío (~10 m.a.) (Hinojosa y Villagrán 2005). Durante el Eoceno ocuparon toda Sudamérica austral, al sur de 30° S, contrayéndose hacia las regiones centrales de Chile y Argentina durante el Oligoceno, y restringiéndose a la costa de Chile Central durante el Mioceno tardío (Hinojosa 2003; Hinojosa y Villagrán 1997; Romero 1978, 1986; Troncoso 1991).

Troncoso y Romero (1998) reconocen distintos tipos de paleofloras mixtas de acuerdo a su composición taxonómica y abundancia de taxones y establecen la presencia de cinco subunidades: 1) Paleofloras mixtas con preponderancia de elementos neotropicales, 2) Paleofloras mixtas con *Nothofagus* marginal, 3) Paleofloras mixtas sin *Nothofagus*, 4) Paleofloras mixtas con *Nothofagus* y 5) Paleofloras mixtas de Chile central. Según estos autores, dentro de las Paleofloras Mixtas sin *Nothofagus* se ubicaría a la paleoflora de Laguna del Hunco.

Desde el punto de vista paleoflorístico, la paleoflora de la Laguna del Hunco es probablemente la flora eocena más rica en improntas foliares, frutos, flores y semillas de todo el mundo (Wilf *et al.* 2003). Sin embargo, paradójicamente, existen escasos trabajos publicados sobre la misma. Berry (1925) publicó el primer trabajo en el cual describió 35 taxones, indicó

que los mismos eran típicamente de origen americano y relacionó a la paleoflora con las floras actuales del norte de Argentina, Perú, Bolivia y Brasil. Años más tarde se describieron algunos elementos de la familia Proteaceae, tales como *Lomatia* (Frenguelli 1953) y *Orites* (Romero *et al.* 1989). Frenguelli y Parodi (1941) describieron una especie fósil asignada a *Chusquea* (Poaceae) aunque su afinidad aún no ha sido corroborada. Frenguelli (1943) describió infrutescencias afines a *Casuarina* (Casuarinaceae), actualmente restringida a Australasia. Con posterioridad, Romero y Hickey (1976) y Gandolfo *et al.* (1989) describieron nuevos restos fósiles que asignaron a dos especies del género actual *Akania* (Akaniaceae) también hoy restringido a Australia.

Desde entonces la flora de Laguna del Hunco permaneció inexplorada hasta que entre los años 2002 y 2006 se retomaron las tareas de prospección y extracción de fósiles en el yacimiento y se colectaron más de 2500 piezas en 25 niveles fosilíferos. Los fósiles corresponden a improntas de ramas, hojas, flores, frutos y semillas. Se encuentran representadas pteridofitas, varias familias de gimnospermas (Podocarpaceae, Araucariaceae, Ginkgoaceae, y Cupressaceae) y angiospermas (Sapindaceae, Myrtaceae, Proteaceae, Myricaceae, Celtidaceae, Urticaceae, Casuarinaceae, Annonaceae, Sterculiaceae, Sapindaceae, Fabaceae, Dilleniaceae, Lauraceae, Malvaceae, Menispermaceae, Flacourtiaceae, Monimiaceae, Arecaceae y muchas formas incertae sedis) (Wilf *et al.* 2003, 2005).

Wilf *et al.* (2005) analizan la composición y diversidad florística de la paleoflora mediante el reconocimiento de morfotipos, principalmente foliares, agrupándolos en base a similitudes morfológicas y comparándolos con géneros y especies actuales con el fin de ubicarlos en unidades taxonómicas tentativas. En base a estos morfotipos calculan los porcentajes de representación de cada familia presente en la paleoflora. Así encuentran que las familias mejor representadas en la paleoflora de Laguna del Hunco son Myrtaceae (17.9%, incluido el género *Eucalyptus*), Fabaceae (14.1%), Ulmaceae-Celtidaceae (sólo el tipo “*Celtis*”, 13.9%), y Dilleniaceae (9.7%). Las familias Podocarpaceae, Zamiaceae, Rhamnaceae, Lauraceae, Proteaceae, Sapindaceae, Malvaceae y Araucariaceae se encuentran representadas entre un 3.6% y 2.5%; y por último las familias Bixaceae, Flacourtiaceae, Menispermaceae, Casuarinaceae, Cupressaceae, Ginkgoaceae, Monimiaceae, Akaniaceae, Grossulariaceae y otras familias indeterminadas se encuentran representadas en menos del 0.9% de las muestras. Esta metodología basada en la fisonomía foliar es útil para caracterizar las paleofloras a nivel de grandes unidades de vegetación pero para confirmar las asignaciones y verificar la presencia de cada familia, la diversidad intrafamiliar, etc. se requieren estudios taxonómicos más detallados los cuales son el objeto de esta tesis.

En lo que respecta a las condiciones paleoclimáticas en que se habría desarrollado la paleovegetación en Laguna del Hunco, Wilf *et al.* (2003, 2005) basados en la presencia de algunos taxones indicadores (como Arecaceae, Araucariaceae, Casuarinaceae, y Podocarpaceae) y la ausencia de otros (*Nothofagus*), proponen que el clima que prevaleció en la región en ese momento se caracterizaba por precipitaciones anuales del orden de 1200 mm, temperaturas invernales no menores a 10°C, y temperaturas promedio anuales de aproximadamente 15.6°+/-2.0°C.

### **1.2 Objetivos e hipótesis**

Tal como quedó expresado anteriormente, unas pocas familias dominan numéricamente en la taoflora de Laguna del Hunco. Otras familias, aunque no muy abundantes, presentan gran valor biogeográfico por la distribución geográfica de sus representantes actuales. Dado que, como ya se destacó, la paleoflora de la Laguna del Hunco es considerada una de las más diversas a nivel mundial para el Cenozoico (Wilf *et al.* 2003, 2005) con más de 350 morfoespecies reconocidas, para esta tesis se decidió encarar el análisis de algunas familias seleccionadas de modo de optimizar el conocimiento de determinados elementos florísticos de la región durante el Eoceno temprano incorporando el análisis de su evolución biogeográfica. A tal efecto se consideraron dos familias dominantes: Myrtaceae y Ulmaceae-Celtidaceae, y tres familias de importancia biogeográfica: Proteaceae, Casuarinaceae y Bixaceae.

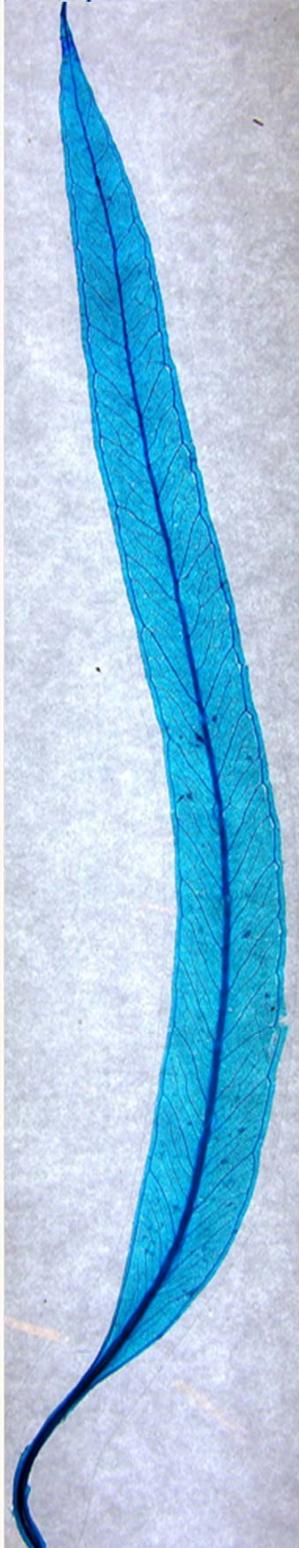
Mediante el estudio comprehensivo de megafósiles, principalmente hojas y frutos, de estas familias se propone cumplir con los siguientes **objetivos**:

- 1) Ampliar y contribuir al conocimiento de los elementos paleoflorísticos que se hallaban presentes en Patagonia durante el Eoceno temprano.
- 2) Recopilar y actualizar el registro fósil, en especial en Sudamérica, de las familias seleccionadas.
- 3) Revisar y redescubrir los materiales tipo del yacimiento y que se hallan depositados en diferentes repositorios del país y del extranjero.
- 4) Analizar y clasificar los elementos paleoflorísticos en un contexto sistemático moderno.

- 5) Realizar comparaciones morfológicas con especies actuales y fósiles utilizando para ello materiales de Sudamérica, Australia y Nueva Zelanda para confirmar o rechazar las asignaciones taxonómicas preexistentes, realizar asignaciones nuevas y verificar las dominancias en la paleoflora.
- 6) Establecer rangos de distribución estratigráfica y geográfica de los géneros y familias estudiadas.
- 7) Establecer probables rutas de dispersión/migración de las familias seleccionadas.
- 8) Realizar inferencias paleoclimáticas, paleoambientales y biogeográficas.

Se pondrán a prueba las siguientes **hipótesis**:

- 1) Las familias Myrtaceae y Ulmaceae-Celtidaceae son dominantes en la paleoflora de Laguna del Hunco.
- 2) Los géneros *Eucalyptus* (Myrtaceae), *Celtis* (Celtidaceae), *Gymnostoma* (Casuarinaceae) y *Cochlospermum* (Bixaceae) estaban representados en la paleoflora.
- 3) Dichas familias y/o géneros presentaban una distribución paleogeográfica mayor que la actual, y permanecieron en Patagonia al menos hasta el Eoceno temprano.
- 4) La presencia de determinados elementos tales como *Eucalyptus*, Proteaceae y Casuarinaceae refuerza las estrechas vinculaciones reconocidas entre las floras gondwánicas.
- 5) Los cambios ocurridos durante el Cenozoico, y que responden a cambios profundos en las condiciones geológicas y climáticas, modificaron el paleoambiente en el que se desarrollaban las floras y resultaron en extinciones, reemplazos florísticos, dispersiones y/o migraciones.



CAPÍTULO 2

MATERIALES

Y MÉTODOS

## CAPITULO 2

### MATERIALES Y MÉTODOS

En el presente trabajo se utilizó la arquitectura foliar como base para los estudios sistemáticos y taxonómicos, entendiendo el término “arquitectura foliar” como la ubicación y la forma de aquellos elementos que constituyen la expresión externa de la estructura foliar, incluyendo tipo de venación, configuración marginal, forma de la hoja y posición de las glándulas (Hickey, 1974). Las hojas, por su predominio en la taoflora, fueron utilizadas como principal fuente de datos, aunque en algunos casos para completar el estudio y reforzar el registro fósil se analizaron también inflorescencias, granos de polen, infrutescencias y frutos dispersos. Se trabajó con ejemplares fósiles y actuales para comparación, por lo que se siguieron dos líneas de trabajo diferentes y paralelas, a partir de las cuales se combinaron y testearon los resultados. Las distintas etapas cumplidas en el desarrollo del proyecto se resumen a continuación:

#### **2.1. Material fósil**

##### *2.1.1. Obtención del material*

El plan de trabajo se inició estudiando las colecciones de megafósiles depositadas en el Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Chubut (colecciones de los años 1997, 1998 y 1999) y en el Laboratorio de Paleobotánica y Palinología del Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (UBA), que provienen de varias localidades del yacimiento Laguna del Hunco. Luego se incorporaron los especímenes de las colecciones del Museo de Ciencias Naturales de La Plata (LPPb), Fundación Miguel Lillo (LILPB) y National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USA (USNM).

En el año 2002 se realizó un viaje de campaña para reconocer otros afloramientos en la formación portadora del yacimiento, ubicándose los más importantes alrededor de 42° S y 70° W. En dicha campaña se coleccionaron 1278 piezas fósiles en 6 niveles fosilíferos (Wilf et al. 2005).

##### *2.1.2. Actividades de laboratorio*

Se acondicionó el material coleccionado en el campo y se colaboró en la elaboración de un catálogo de todos los materiales de Laguna del Hunco existentes en el Museo Paleontológico E. Feruglio, sumando 2519 especímenes ingresados. Se seleccionó una pieza fósil

representativa de cada taxón con el fin de establecer los diferentes morfotipos, posibles nuevos holotipos, que ilustrarán la paleoflora de Laguna del Hunco. El material se preparó mediante:

*a) Limpieza con martillo neumático*

Las hojas fósiles se prepararon mediante limpieza mecánica con micro-martillo neumático y equipo de aire, para descubrir completamente la superficie y el margen foliar.

*b) Técnica del “peel”*

Para recuperar cutículas fósiles y granos de polen, se utilizó la técnica del “peel” que permite levantar los carbones y restos orgánicos de la superficie del fósil. La técnica fue desarrollada por J. Walton (1928) para leños pero sigue siendo aplicada en la actualidad y cada investigador hace algunas variantes del mismo (Archangelsky, 1962). Los pasos básicos son:

- 1) Se corta un trozo de papel de acetato de celulosa de la medida del fósil a estudiar.
- 2) Se vierte acetona sobre la impronta foliar.
- 3) Se coloca el papel de acetato de manera suave antes de que la acetona se evapore.
- 4) Se presiona y se deja secar 15 a 20 minutos.
- 5) Se despega cuidadosamente.
- 6) Se cortan y montan entre porta y cubreobjetos diluyendo el papel de acetato con acetona o bien con medio de montaje sintético o gelatina-glicerina.

*c) Calcos de silicona*

Para el estudio de los conos femeninos de Casuarinaceae, se realizaron varias pruebas con diversos tipos de caucho de silicona. Los mejores moldes obtenidos fueron los elaborados con silicona RTV 3497. La técnica consiste en:

- 1) Preparar la silicona y volcarla sobre la superficie a copiar lentamente, evitando la formación de burbujas.
- 2) Dejar secar un día.
- 3) Desmoldar suavemente.

*2.1.3. Observación y descripción del material fósil*

Los materiales fueron observados a lupa, descriptos, ilustrados y fotografiados. Se utilizó una lupa Zeiss MC80DX con cámara clara y una cámara digital Sony Power Shot de 4 MP (Museo E. Feruglio) y un microscopio Leitz Dialux 20 (Laboratorio de Paleobotánica, FCEN).

Las observaciones y fotografiado con Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) fueron realizadas con un microscopio electrónico Phillips XL30 en el Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia, Buenos Aires.

Para las descripciones se utilizaron los trabajos de Dilcher (1974), Hickey (1974), Hickey y Wolfe (1975) y el Manual de Arquitectura Foliar del Leaf Architecture Working Group (1999). En todos los casos se siguió el Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

## ***2.2 Material actual***

### *2.2.1. Obtención del material actual*

Se utilizaron muestras de hojas o folíolos laterales (no se utilizaron folíolos apicales) que se obtuvieron de ejemplares de herbario identificados a nivel específico. Los especímenes fueron obtenidos de los siguientes herbarios: Instituto de Botánica Agrícola, INTA Castelar (BAB); L. H. Bailey Hortorium, Department of Plant Biology, Cornell University, USA (BH); Instituto Darwinion (SI); Jardín Botánico *Carlos Tabys* de Buenos Aires; Parque Botánico Patagonia de Bryn Gwyn (PBP); Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Sede Trelew (UNPSJB-TW); Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN); Herbario de Corrientes (CTES); Herbario Nacional de Colombia (COL); Natural Herbarium of New South Wales, Australia (NSW); United States National Herbarium (USNH); Herbarium Field Museum of Natural History on-line (F). También se revisó la colección de hojas diafanizadas del Laboratorio de Paleobotánica y Palinología, Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (UBA). Para observar los patrones de venación se diafanizaron alrededor de 200 hojas/folíolos. Estas muestras fueron depositadas en las colecciones de hojas diafanizadas de la Colección de Material Reciente del Museo Paleontológico E. Feruglio, Instituto Darwinion, L. H. Bailey Hortorium, Cornell University y Laboratorio de Palinología y Paleobotánica, UBA.

Se revisaron materiales correspondientes a las familias Proteaceae (40 ejemplares de herbario, 15 diafanizados de UBA y 18 diafanizados realizados para esta tesis), Myrtaceae (150 ejemplares de herbario, 90 diafanizados de UBA y 60 diafanizados realizados para esta tesis), Bixaceae (54 ejemplares de herbario y 11 diafanizados realizados para esta tesis), Casuarinaceae (17 ejemplares de herbario) y Celtidaceae-Ulmaceae (21 ejemplares de herbario, 7 diafanizados de UBA y 6 diafanizados realizados para esta tesis). Ver anexos de los Capítulos 4, 5, 6, 7 y 8.

### 2.2.2. Técnica de diafanización de hojas

La técnica de diafanización fue inicialmente propuesta por Foster (1953), y es frecuentemente modificada por cada uno de los investigadores que la utiliza debido a que, dependiendo de las hojas a estudiar, los tiempos y las soluciones usadas pueden variar. Básicamente la diafanización consiste en el aclarado de las hojas mediante sucesivos ataques con hidróxido de sodio (NaOH) diluido al 10% alternando con lavados de agua; luego se colocan las hojas en hipoclorito de sodio (NaOCl) al 50%; y se procede a hacer lavados sucesivos con agua, y por último se colocan en hidrato de cloral ( $\text{CCl}_3\text{-CH(OH)}_2$ ) al 5% que ayuda al vaciamiento celular (Dizeo de Strittmatter 1973; Hickey 1974; Dilcher 1974). Luego se procede a la tinción con safranina en alcohol 80%. Por lo general, el montaje se realiza en gelatina-glicerina o en resinas sintéticas (como Eukitt o Depex) o bálsamo de Canadá, en ambos casos diluidos en xileno y llevados a estufa a 37°- 40°C.

A través de una serie de pruebas se llegó a una alternativa de la técnica propuesta por Dizeo de Strittmatter (1973) que disminuye el tiempo de procesamiento eliminando algunos pasos y agregando otros como se detalla a continuación:

- 1) Se coloca el material seco o fresco en una solución de hidróxido de sodio (NaOH) al 5% en ebullición hasta que se desprende la epidermis (durante 5 -10 minutos, dependiendo del espesor de la hoja). Si la hoja es resinosa antes se pone unos minutos a ebullición en alcohol para quitar los restos de resina-goma.
- 2) Se realizan varios lavados con agua corriente, hasta que el agua quede totalmente limpia. La epidermis se levanta con pinzas. Si quedan restos de la misma se pueden dar golpes suaves sobre la hoja y lavar bajo presión de agua.
- 3) Se introduce la hoja en una solución de ácido clorhídrico (ClH) al 50% y se deja hasta que se torne transparente, unos 15 a 20 minutos (hasta que desaparece totalmente la coloración).
- 4) Se enjuaga bien con abundante agua corriente, realizando cuatro o cinco cambios de agua.

### 2.2.3. Diafanización alternativa

También se utilizó la técnica de Gifford (1963) con modificaciones de Gandolfo (com. pers.). La misma se utiliza para macerar piezas de madera pero da muy buenos resultados para el diafanizado de las hojas. Los pasos de la técnica son:

- 1) Colocar la hoja en una solución de 1  $\text{H}_2\text{O}_2$ : 4  $\text{H}_2\text{O}$ : 5 ácido acético glacial
- 2) Incubar a 56 °C durante 3 días. Si en ese tiempo se nota un desprendimiento (burbujas dentro de la hoja) de las cutículas, y la hoja se torna blancuzca o translúcida, el preparado está

listo para seguir el próximo paso. Sino es así, volver a incubar 3 días más. Y así sucesivamente hasta que se observe un desprendimiento de las cutículas.

- 4) Lavar con agua 3 veces con varias horas por cambio.
- 5) Separar las cutículas de ambas superficies de la hoja.
- 6) Teñido y montaje.

#### 2.2.4. *Coloración de hojas diafanizadas*

- 1) Se coloca el material en una solución al 1% de azul de metileno diluido en agua (10 a 15 minutos, agitando de vez en cuando).
- 2) Se quita el exceso de colorante bajo presión de agua. Es clave quitar el excedente de colorante debido a que el mismo puede difundir y teñir el medio (resina, bálsamo de Canadá, etc.).
- 3) Se deja el material sumergido en agua hasta el momento de montaje, de esta manera no se deshidrata. El tiempo transcurrido entre esta última etapa y el montaje no debe ser muy prolongado pues la hoja comienza a decolorarse.
  - Resultado: El sistema vascular se tiñe de azul intenso.

#### 2.2.5. *Montaje de hojas diafanizadas en resina poliéster*

- 1) Se necesita un molde de tamaño tal que contenga a la hoja diafanizada completamente extendida. Se recomienda moldes de polietileno o polipropileno, porque las resinas poliéster no se adhieren a estos materiales. En el caso que el molde sea de vidrio, madera, metal, caucho o plásticos, se debe cubrir con desmoldante (cera de pisos líquida al solvente) o un agente de despegue (Mold release TR industries) para facilitar el desprendimiento de la resina una vez seca.
- 2) Se coloca la resina en un vaso de precipitado, se le agrega el catalizador (peróxido endurecedor mec. TDC, 1985) al 3% lentamente y se revuelve sin formar burbujas, hasta lograr una perfecta integración. No utilizar acelerante porque oscurece la resina. El ambiente de trabajo debe tener temperaturas entre 19 y 21°C. Por debajo de los 15°C las resinas transparentes no endurecen. Se coloca en el molde una capa de unos 1.5-2 mm de la resina preparada. Se esperan 10 minutos.
- 3) Se coloca la hoja diafanizada y coloreada sobre un papel de acetato o de plástico, se la acomoda para que quede bien expandida (se puede ayudar con unas gotas de agua, agujas histológicas y pincel), se quita el excedente de agua con un papel absorbente presionando suavemente.

- 4) Se toma la hoja por el pecíolo y se la coloca en el molde sobre la resina (se utiliza una aguja histológica para acomodarla).
- 5) Dejar como mínimo 2 horas sobre una superficie plana y nivelada, y sin mover, hasta la total polimerización de la resina.
- 6) Preparar más resina de la manera indicada anteriormente y colocarla encima de la hoja, cubriéndola completamente.
- 7) Esperar hasta que la polimerización de la resina sea completa (mínimo de 24 horas)
- 8) Desmoldar. Se obtiene una inclusión de la hoja en resina.
- 9) Lijar la inclusión con lijas al agua debido a que no levantan polvo. Trabajar bajo presión de agua y con movimientos circulares, utilizando una lija al agua de grano grueso (320) hasta que no se observen rayas. Lavar bien la pieza y realizar otro lijado con una lija de menor granulación (600), y por último con una de granulación extremadamente fina (1200). (Las lijas utilizadas corresponden a lijas doble A de Abrasivos Argentinos).

Resultado: la pieza habrá quedado pareja, pero algo blanquecina y opaca.

- 10) Se aplican sobre la resina pequeñas porciones de pasta de pulir frotando de manera circular con un paño de algodón hasta que la pieza quede completamente transparente.

#### 2.2.6. *Montaje en placas de acetato*

Otro método de montaje utilizado en este trabajo fue colocar las hojas diafanizadas-coloreadas entre placas de acetato. El método consiste en:

- 1) Cortar dos placas de acetato de acuerdo al tamaño de la hoja a montar, colocar sobre una de ellas la hoja y secarla con papel absorbente.
- 2) Colocar unas gotas de aceite de *Eucalyptus*, *Juniperus* o *Jojoba* y cubrir con la otra placa de acetato.
- 3) Presionar las placas con un trapo absorbente.

Comparando el resultado del uso de aceites de *Eucalyptus*, *Juniperus* y *Jojoba*, se observó que el aceite de *Joroba* es muy estable y no reacciona ni con el colorante ni con la lámina de acetato.

#### 2.2.7. *Observación y tomas fotográficas*

Para la observación de las hojas diafanizadas se utilizó una lupa Zeiss MC80DX con cámara clara. Las fotos se tomaron con una cámara digital Sony Power Shot de 4 MP.



## CAPÍTULO 3

### UBICACIÓN

### GEOGRÁFICA,

### MARCO

### GEOLÓGICO, EDAD

### Y

### PALEOAMBIENTE

## CAPITULO 3

### UBICACIÓN GEOGRÁFICA, MARCO GEOLÓGICO, EDAD Y PALEOAMBIENTE

#### 3.1. Vías de acceso a la zona de estudio

El material estudiado en esta tesis proviene del yacimiento Laguna del Hunco, el cual comprende varias localidades en el sentido de Wilf et al. (2005). Los afloramientos se encuentran ubicados al oeste de la provincia de Chubut, entre los 70° - 71° O y 42° - 42° 30' S (Figura 3.1, ❶). El acceso a la zona de Laguna del Hunco se realiza por la ruta Nacional N° 25, que une las localidades de Rawson con Paso de Indios. A unos 5 Km. al este de la segunda se encuentra el cruce con la ruta Provincial N° 12 que conduce hacia la localidad de Paso del Sapo, en el departamento Cushamen, Chubut. Llegando a la localidad de Paso del Sapo, mediante varias huellas en dirección Noroeste se accede a la aldea El Mirador, y a unos 5 Km. al este de dicha aldea, y 2 Km. al este del puesto Nahueltripay, en las estribaciones de la Sierra de Huancache, se hallan los afloramientos del yacimiento Laguna del Hunco.

#### 3.2. Generalidades del área de Laguna del Hunco

La región se destaca por mostrar un relieve alto e irregular de mesetas y lomadas. Son comunes los bajos endorreicos donde se forman arroyos y lagunas temporarias, con abundancia de juncales (*Juncus* sp., Figuras 3.2 y 3.3). Normalmente los regímenes hídricos de estos sistemas lagunares obedecen a las estaciones de lluvias o épocas de deshielo. Los agentes modeladores del paisaje son los procesos de remoción en masa (deslizamiento de segmentos de las mesetas), la erosión hídrica en cárcavas y la acción eólica. La altura es de 600 a 1700 msm.; los puntos más elevados cercanos al área de trabajo son el Cerro Mojón (1703 msm.), Sierra Negra (1615 msm.), Cerro Mogote (1607 msm.), Cerro Mirador (1570 msm.), Cerro Mirador Chico (1520 msm.) y Cerro Las Balas (1470 msm.) (Figura 3.4).

El clima es de tipo continental seco a muy seco, frío en invierno, con nevadas, y fresco a templado en el verano. La temperatura media anual es de 8°C; la precipitación media anual es de 200 mm; el viento predominante es del Oeste (Beeskow *et al.*, 1987). De acuerdo al índice de aridez climático (UNESCO, 1977) la zona se corresponde con la zona climática semiárida superior, esto es  $0.50 < (\text{Precipitación media anual} / \text{Evapotranspiración potencial}) < 0.75$ .

La comunidad vegetal de la región corresponde al Distrito Occidental de la Provincia Patagónica (Cabrera, 1976).

### 3.3. Aspectos geológicos

El material estudiado proviene de las Tufolitas Laguna del Hunco, las que se encuentran emplazadas dentro del Complejo Volcánico del Río Chubut medio (Aragón y Mazzoni, 1997), y que fuera incluido originalmente en la Formación Huitrera. El yacimiento está localizado en el borde occidental del Macizo Nordpatagónico, reconocido en las provincias de Chubut y sur de Río Negro. Dentro de la Hoja Geológica 42 C “Cerro Mirador” el área de mayores afloramientos se encuentra entre los 42° S y 70° W (Figura 3.1 ❶).

Proserpio (1978) en la descripción de la hoja de Gastre (42d) emplea la denominación de Formación Laguna del Hunco para agrupar a las rocas que Volkheimer (1965) había incluido en la Serie Andesítica. Diferenció dos facies: una inferior con predominio de material piroclástico y silicoclástico, con alternancia de brechas volcánicas y mantos de vulcanitas, y otra superior constituida por coladas volcánicas de variada composición con intercalaciones piroclásticas.

Nulló (1978) reconoce estos elementos con el nombre de Formación Huitrera, a la que divide en dos facies: una lávica compuesta de andesitas, andesitas con cuarzo, traquiandesitas y traquitas; y otra piroclástica con tobas y brechas tobáceas e intercalaciones menores de tufitas y areniscas tobáceas.

**Tabla 3.1:** DIFERENTES CLASIFICACIONES GEOLÓGICAS DE LAS TUFOLITAS LAGUNA DEL HUNCO.

Volkheimer 1965	Proserpio 1978		Nulló 1978; Volkheimer y Lage 1981	Aragón y Mazzoni 1997	
Serie Andesítica	Fm. Laguna del Hunco	Superior coladas volcánicas	Fm. Huitrera	Complejo Piroclástico del Río Chubut Medio (Fm Huitrera + El Mirador)	Unidad estratigráfica Tufolitas Laguna del Hunco
		Inferior Piroclástica			

Estudios más modernos (Aragón y Mazzoni, 1997) designan como Complejo Piroclástico del Río Chubut Medio a los afloramientos que en las Hojas Geológicas Cerro Mirador (42c) y

Gualjaina (43c) fueran mapeados anteriormente por Volkheimer y Lage (1981) y Lage (1982) como Formaciones Huitrera y El Mirador. Este complejo constituye una secuencia variada de rocas volcánicas, intrusivas, piroclásticas y efusivas, cuyo desarrollo demandó un extenso período temporal, entre el Paleoceno tardío y el Eoceno medio (Aragón y Romero 1984; Mazzoni *et al.* 1989). A la prolongada y variada efusividad, se suma una gran diversidad de cuerpos volcánicos (mantos ignimbólicos, domos, coladas, chimeneas, intrusos, depósitos de caída), y redepósitos predominantemente lacustres. Se reconocen unas 12 unidades estratigráficas dentro de este complejo (la mayoría corresponden a productos efusivos o piroclásticos). De acuerdo a este esquema, todos los materiales estudiados provenientes de Laguna del Hunco fueron colectados en la unidad estratigráfica de Tufolitas Laguna del Hunco (Figura 3.4). Estas Tufolitas derivan de depósitos tufáceos de lago-caldera, y se caracterizan por sedimentación lacustre bajo condiciones climáticas cálidas y de humedad estacional (Aragón y Romero 1984).

### **3.4. Localidades fosilíferas**

El material estudiado fue colectado en 15 niveles fosilíferos pertenecientes a las tufolitas Laguna del Hunco. La posición geográfica y estratigráfica de los mismos corresponden a las dadas por Wilf *et al.* (2003 y 2005), Tabla 3.2 y Figura 3.5. No se tiene referencia geográfica (GPS- GIS) exacta de los materiales coleccionados con anterioridad y depositados en la Universidad de Buenos Aires, en el Museo de La Plata, Instituto Miguel Lillo y en National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USA y que se refieren en este trabajo como “localidad desconocida” o “nivel histórico”. El material que se denomina “flotante” es aquel que se colectó rodado y por lo tanto no se conoce el nivel exacto de donde proviene.

**Tabla 3.2:** POSICIÓN GEOGRÁFICA DE LOS NIVELES FOSILÍFEROS DE DONDE PROVIENEN LAS MUESTRAS ESTUDIADAS. TOMADO DE WILF ET AL. 2003.

Nivel	Posición geográfica	
	Latitud	Longitud
Histórico	No se conoce	No se conoce
LH 1	S 42° 27' 40,4''	W 70° 02' 07,0''
LH 2	S 42° 27' 39,4''	W 70° 02' 08,7''
LH 3	S 42° 27' 38,5''	W 70° 02' 09,1''
LH 4	S 42° 27' 38,5''	W 70° 02' 09,1''
LH 6	S 42° 27' 35,6''	W 70° 02' 10,7''

LH 10	S 42° 27' 33,1''	W 70° 02' 18,0''
LH 13	S 42° 28' 03,0''	W 70° 02' 12,2''
LH 15	S 42° 28' 04,3''	W 70° 02' 12,5''
LH 16	S 42° 27' 42,3''	W 70° 02' 09,9''
LH 17	S 42° 27' 49,2''	W 70° 02' 14,6''
LH 18	S 42° 27' 44,6''	W 70° 02' 12,6''
LH 20	S 42° 27' 28,2''	W 70° 02' 09,1''
LH 22	S 42° 27' 39,2''	W 70° 02' 15,6''
LH 23	S 42° 28' 07,0''	W 70° 02' 15,5''
LH 25	S 42° 27' 32,1''	W 70° 02' 14,8''

Otros materiales relevantes que se utilizaron en este estudio fueron colectados en la zona del Río Pichileufú (Figura 3.1 ②), yacimientos Mina Pico Quemado (Figura 3.1 ③) y Mina de Carbón Jorge Newberry (Figura 3.1 ④).

### **3.5. Edad de las Tufolitas Laguna del Hunco**

La edad de las tufolitas Laguna del Hunco ha sido objeto de discusión debido a que la misma ha variado dependiendo en la metodología usada para calcularla (Tabla 3.3). Originalmente, la edad fue referida como Miocena (Berry 1925, Groeber 1942, Petersen 1946). Años más tarde Groeber (1954) concluye que la edad es Eoceno Temprano. Tanto Feruglio (1949) como Lesta y Ferello (1972) la consideraron Eoceno-Oligoceno. Otros investigadores consideraron que la Formación Huitrera tenía una edad que variaba desde el Paleoceno Superior al Eoceno (Casamiquela 1961, 1965, Volkheimer 1965, Turner 1975, Nullo 1978, Proserpio 1978, Coira 1979, Volkheimer y Lage 1981, Lage 1982 (Tabla 3.3). Archangelsky (1974) da a conocer una datación radimétrica indicando una edad Paleocena Superior ( $57 \pm 3$  m.a.).

Recientemente Wilf *et al.* (2003, 2005) basados en análisis  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  de las tufolitas localizadas en tres niveles intercalados con los fósiles, determinaron que las Tufolitas Laguna del Hunco son del Eoceno Temprano (Tabla 3.3). La edad más precisa, a partir de sanidina, es  $51.91 \pm 0.22$  m.a. Esta edad ubica a la flora en el intervalo del máximo termal global conocido como Óptimo Climático del Eoceno Temprano (Zachos *et al.* 2001).

**Tabla 3.3:** DIFERENTES EDADES ASIGNADAS A LAS TUFOLITAS LAGUNA DEL HUNCO.

<b>Autor</b>	<b>Edad estimada</b>	<b>Material utilizado</b>
Berry (1925)	Mioceno	Comparaciones con paleocomunidades de Chile
Groeber (1942)	Mioceno	Comparaciones con paleocomunidades de Chile
Petersen (1946)	Mioceno	Estudios geológicos
Feruglio (1949)	Eoceno – Oligoceno	Discordancias geológicas
Groeber (1954)	Eoceno inferior	Fósiles marinos
Casamiquela (1961, 1965)	Paleoceno o Eoceno inferior	Ranas Pipoideas
Volkheimer (1965)	Eoceno	Estudios geológicos
Lesta y Ferello (1972)	Eoceno–Oligoceno	Estudios geológicos
Archangelsky (1974)	( $57 \pm 3$ Ma) Paleoceno superior, límite con Eoceno	Datación radimétrica sobre riodacita total
Turner (1975)	Eoceno	Estudios geológicos
Nullo (1978)	Eoceno	Estudios geológicos
Proserpio (1978)	Eoceno	Estudios geológicos
Coira (1979)	( $45 \pm 5$ Ma.) Eoceno inferior a medio	Estudios geológicos
Volkheimer y Lage (1981)	Paleoceno superior a Eoceno	Estudios geológicos
Lage (1982)	Paleoceno superior a Eoceno	Estudios geológicos
Malumián (1999)	Paleoceno superior a Eoceno inferior-medio	Paleoflora, anuros, peces, tortugas e insectos.
Wolf <i>et al.</i> (2003 y 2005)	( $51.91 \pm 0.22$ Ma.) Eoceno inferior	Análisis $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$

### ***3.6. La paleoflora de Laguna del Hunco: preservación, diversidad y paleoambiente***

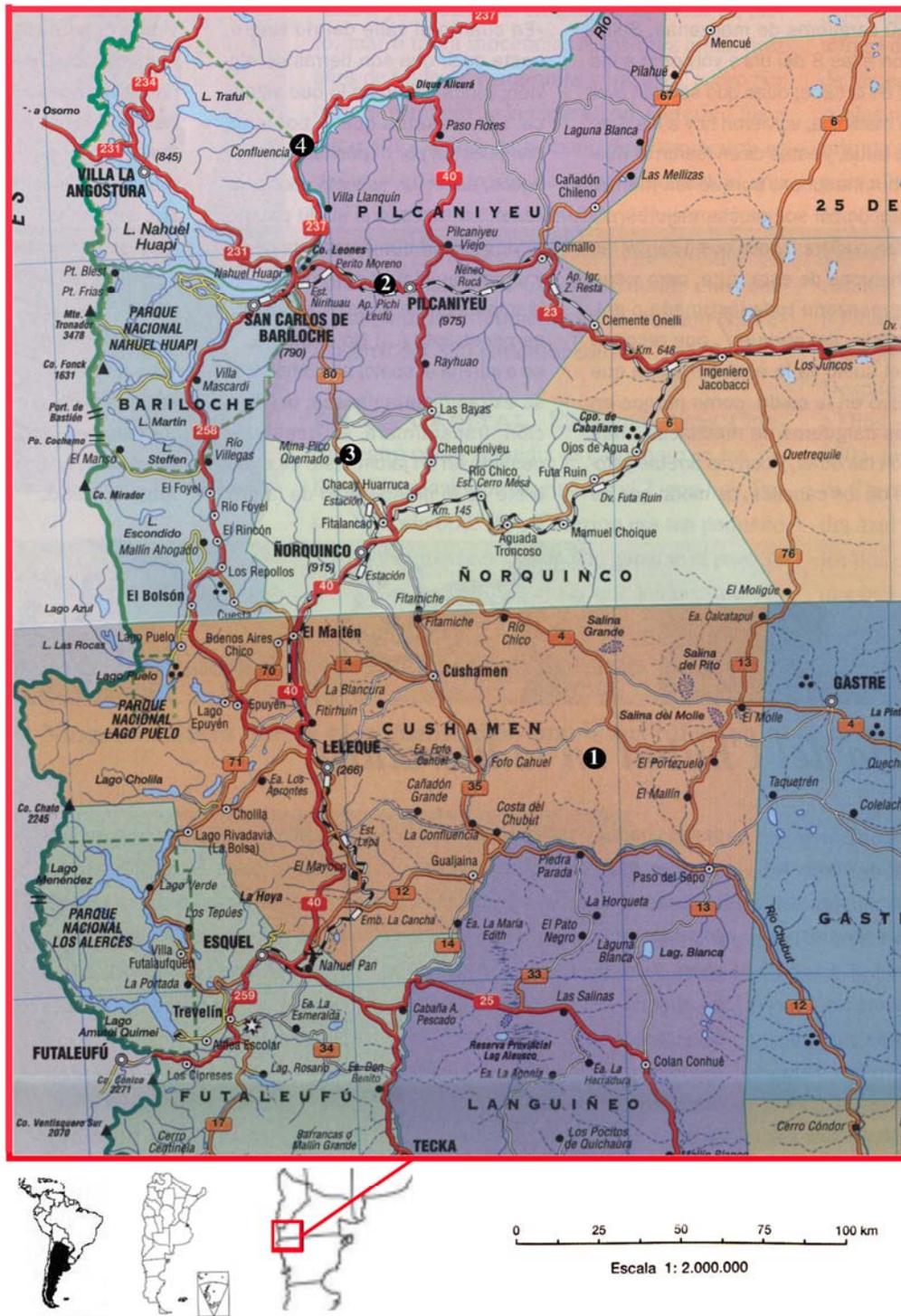
La mayoría de los fósiles provenientes del yacimiento Laguna del Hunco se encuentran en excelente estado de preservación como improntas y compresiones. Wilf *et al.* (2003 y 2005) realizaron análisis de rarefacción comparando la paleoflora de Laguna del Hunco con otras floras de edad similar de Norte América (Republic, Green River, Florissant, Puget Group,

Chalk Bluffs y Wyoming) y concluyeron que la paleoflora de Laguna del Hunco es la más diversa para el Eoceno a nivel mundial (Figura 3.6).

Aragón y Romero (1984) indicaron un clima húmedo y temperaturas templadas calidas para este yacimiento; además encontraron grietas de desecación con escaso desarrollo que indican la existencia de cambios estacionales, con algunas estaciones más secas que otras.

Malumíán (1999) propone que las tufolitas de Laguna del Hunco son facies ignimbríticas, volcanitas básicas y ácidas que corresponden a un paleoambiente de volcanismo asociado a sedimentación lacustre, y que contiene una flora de mezcla sin *Nothofagus*. Esto es confirmado por Wilf *et al.* (2005) quienes basados en los requerimientos ecológicos de los representantes actuales más cercanos de la flora fósil, en la fisonomía foliar y en la aparente ausencia de *Nothofagus*, sugieren un paleoclima húmedo y regular, con una temperatura anual promedio de al menos  $16.6 \pm 2.0$  °C; temperaturas medias en invierno sobre los 10°C, y abundantes precipitaciones de más de 1100 mm/año.

**Figura 3.1:** Mapa de ubicación del yacimiento Laguna del Hunco (❶) en la provincia del Chubut, Argentina. También pueden observarse los otros tres sitios de donde provienen algunas de las muestras para este estudio: ❷ Yacimiento Río Pichileufú, en la provincia de Río Negro. ❸ Ubicación del yacimiento Mina Pico Quemado, en la provincia de Río Negro. ❹ Yacimiento Mina de carbón Jorge Newbery, en la provincia de Neuquén.



**Figura 3.2:** Vista general de la entrada a “La Huitrera”.

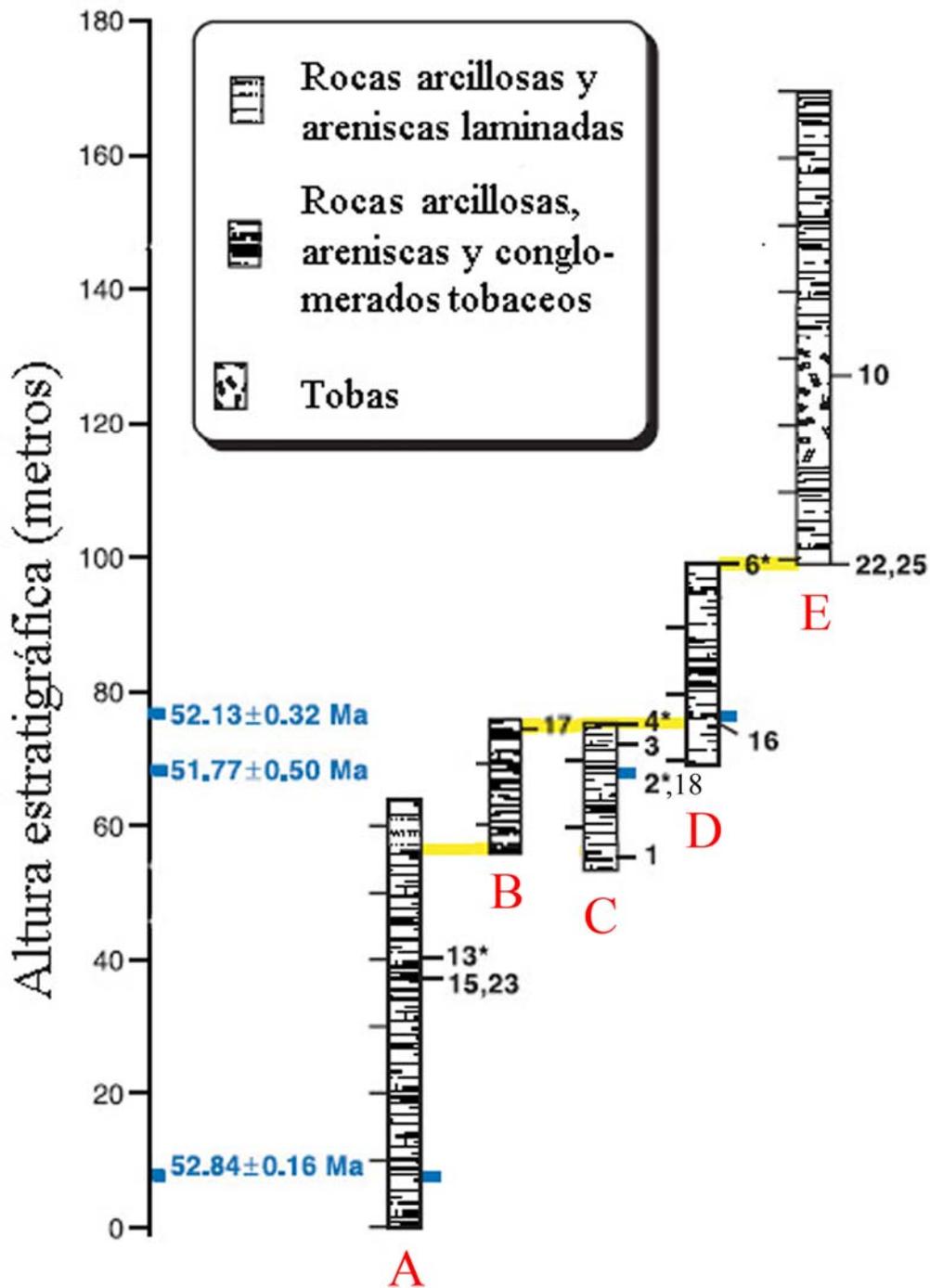


**Figura 3.3:** Vista general de “La Huitrera”. Se observan matas de *Adesmia boronioides* Hook (paramela), *Senecio filaginoides* D.C. (charcao) y algunos pastos. En el fondo del cañadón pueden observarse manchones de vegetación dominada por *Juncus* sp (juncos).

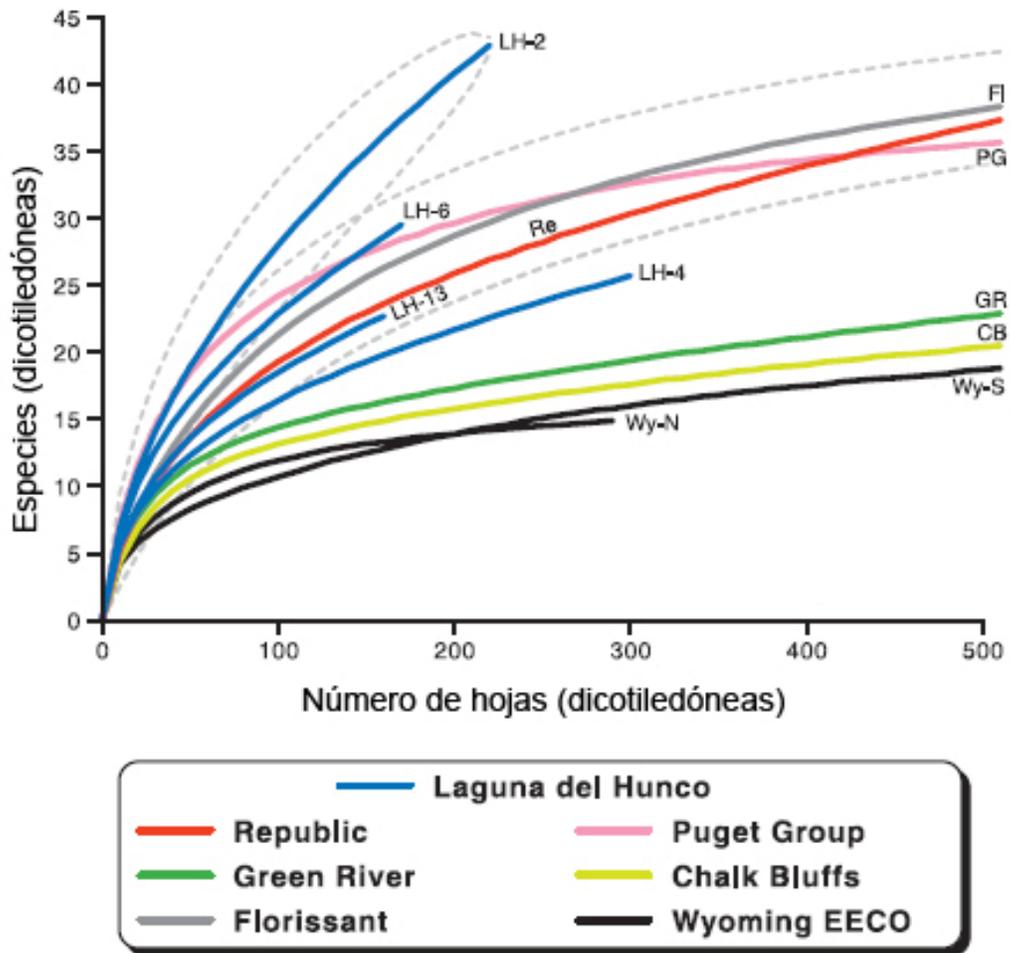




**Figura 3.5:** Sección estratigráfica de las tufolitas Laguna del Hunco, el espesor del perfil es de 170m. Se muestra la litología principal, cinco secciones locales (A-E), y los 14 puntos fosilíferos en donde se colectaron plantas fósiles para este trabajo. Modificado de Wilf *et al.* 2003.



**Figura 3.6:** Curvas de diversidad para hojas de dicotiledóneas, de Laguna del Hunco y de las floras más diversas del Eoceno conocidas de América del Norte, colectadas utilizando las mismas técnicas. Modificado de Wilf *et al.* (2003 y 2005).





## CAPÍTULO 4

### FAMILIA PROTEACEAE

## CAPITULO 4

### PROTEACEAE

#### 4.1. Introducción

La familia Proteaceae incluye aproximadamente 80 géneros y más de 1700 especies (Douglas, 1995; Johnson y Briggs, 1981), estando la mayoría restringidas al Hemisferio Sur (Morley, 1978; Johnson y Briggs, 1981). Debido a su distribución disjunta es considerada como un grupo relictual de Gondwana (Weston y Crisp, 1994; George, 1998), se encuentra distribuida generalmente en zonas tropicales a subtropicales y templadas (Figura 4.1) mostrando relaciones anfiacíficas en los géneros *Orites*, *Gevuina* y *Lomatia*.

El sur de África y Australia son considerados los centros de diversidad de la familia (Johnson y Briggs, 1981; Weberling, 1999). En Sudamérica viven más de 100 especies, todas pertenecientes a la subfamilia Grevilleoideae (Figura 4.2 B). En Argentina, la familia está representada por 5 géneros, *Embothrium* y *Lomatia* de la tribu Embothrieae, *Gevuina* y *Roupala* de la tribu Macadamieae, y *Orites* dentro de la tribu Oriteae (Xifreda y Sanso, 1999). *Embothrium*, *Lomatia* y *Gevuina* están confinados a los bosques de los Andes Patagónicos (Xifreda y Sanso, 1999). *Roupala* y *Orites* presentan distribución disjunta, *Roupala* está en los bosques lluviosos de Misiones, Jujuy y Salta, mientras que *Orites* se encuentra en Salta, Neuquén, Río Negro y Chubut (Figura 4.3). Excepto *Gevuina*, el resto de los géneros tienen representantes fósiles en la Argentina (Tabla 4.1).

El hábito en la familia es predominante arbóreo, aunque varias especies son arbustivas. Presentan hojas alternas, simples o compuestas; sin estípulas; las flores son hermafroditas y zigomorfas, con perianto tubular caracterizado por 4 lóbulos de ápices reflejos. Las flores forman inflorescencias axilares o terminales en racimos o panículas, solitarias, pedunculadas, con menos frecuencia en umbela. El fruto es foliular, a veces aquenio o drupa, con una o numerosas semillas, las cuales carecen de endosperma (Bernardello, 1984; Boelcke, 1992; Cronquist, 1988; Santos Biloni, 1990; Sleumer, 1984).

#### 4.2. El registro fósil

La familia tiene un rico registro fósil (Hill *et al.*, 1995) que incluye polen, hojas (en algunos casos con cutículas preservadas), frutos, semillas y maderas permineralizadas. Fósiles asignados a Proteaceae han sido descritos para Australia (Ettinghausen, 1888; Banks y Ahmad, 1959; McNamara *et al.*, 1983; Hill y Christophel, 1988; Carpenter y Hill, 1988; Colhoun *et al.*, 1989; Fitzsimons *et al.*, 1990; Hill, 1990a y 1994; Jordan *et al.*, 1991; Pole, 1992; Jordan, 1992 y 1995; Carpenter *et al.*, 1994; Carpenter, 1994; Carpenter y Jordan, 1997; Jordan

*et al.*, 1998) y Nueva Zelanda (Ettingshausen, 1888 y 1891; Berry, 1926; Oliver, 1928 y 1936; McQueen, 1954; Moore y McKelvey, 1971; Holden, 1982; Campbell, 1985; Pole, 1993, 1994, 1997 y 1998). Hasta ahora, en América del Sur se registraron 49 taxones fósiles, de los cuales 10 son de hojas, 1 de frutos y 37 corresponden a granos de polen.

El polen fósil sugiere que la familia se originó en el norte de Gondwana durante el Cenomaniano y radió por rutas todavía no identificadas a altas latitudes en el sur durante el Turoniano (Dettman y Jarzen, 1998); aparentemente las subfamilias y muchos de los géneros modernos se diferenciaron y expandieron durante el Santoniano-Maastrichtiano (Dettman y Jarzen, 1990). El registro polínico fósil apoya la hipótesis de que la familia ya estaba diversificada en el Cretácico Superior (Dettmann y Jarzen, 1998).

El registro más antiguo de la familia en la Región Antártica corresponde a los granos de polen *Proteacidites subscabratus* Couper, hallados en sedimentos del Cretácico Superior (Santoniano medio a tardío, 85–84 Ma, Gradstein *et al.*, 1994). Los mismos fueron encontrados en la parte basal de la Formación Santa Marta, al norte de la Isla James Ross (Baldoni, 1992). El registro más antiguo en América del Sur continental corresponde al Cretácico Superior de Chubut, Argentina (Papú, 1989).

**Tabla 4.1:** REGISTRO DE LA FAMILIA PROTEACEAE EN EL PALEÓGENO Y NEÓGENO DEL SUR DE AMÉRICA DEL SUR Y ANTÁRTIDA (\* ESPECIES DE POSICIÓN INCIERTA). H=HOJA, S= SEMILLA, F=FRUTO Y M=MADERA PETRIFICADA

Localidad	Formación	Edad	Tipo	Nombre	Cita
Cañadón Hondo (Prov. Chubut)			S	<i>Embothrites simpsoni</i> *	Berry 1932
Pichileufú (Prov. Río Negro)	Ventana	Eoceno medio (Wilf <i>et al.</i> 2005)	H	<i>Embothrium? precoccineum</i> * <i>Embothrium? pregrandiflorum</i> * <i>Lomatia preferruginea</i>	Berry 1938
Morro Revancha (Prov. Río Negro)	Ñirihuau	Oligoceno superior a Mioceno inferior (Malumián 1999)	H	<i>Lomatia patagonica</i>	Frenguelli 1943 a
Laguna del Hunco (Prov. Chubut)	Tufolitas de Laguna del Hunco	Eoceno inferior (Wilf <i>et al.</i> 2003)	H	" <i>Lomatites</i> " <i>occidentalis</i>	Berry 1925
			H	<i>Lomatia occidentalis</i>	Frenguelli 1943 a
			H	<i>Roupala patagonica</i>	D. de Cabrera y Romero 1988
			F	<i>Orites bivascularis</i>	Romero, Dibbern y Gandolfo 1988
Río Turbio (Prov. Santa Cruz)	Río Turbio	Eoceno (Hünicken 1955, 1966)	M	<i>Lomatia</i> sp (probable raíz) *	Ancibor 1989
Río de las Minas (Punta Arenas)	Loreto		S	<i>Embothriophyllum dubium</i> *	Dusén 1899

Bullileo (Miembro Malla-malla)	Cura Mallín	Mioceno (Muñoz y Niemeyer 1984)	H	<i>Roupala</i> sp	Troncoso Com. Pers
Isla V. Marambio (Seymour)	Cross Valley y La Meseta	Paleoceno-Eoceno (Romero 1978)	H	<i>Lomatia angustiloba</i> * <i>Lomatia brevipinna</i> * <i>Lomatia serrulata</i> * <i>Lomatia seymourensis</i> * <i>Knighitia andreae</i> *	Dusén 1908
Isla 25 de Mayo (Península Fildes)	Fossil Hill	Paleoceno-Eoceno	H	<i>Lomatia antactica</i>	Orlando 1964
Isla 25 de Mayo (Península Fildes)	Fossil Hill	Eoceno inferior 54.3 +/- 0.6 m.a.	H	cf. <i>Knighitia andreae</i> *	Troncoso 1986
			H	<i>Lomatia mirabilis</i> *	Li 1994

### **4.3. Taxonomía**

Cronquist (1981, 1988) incluye a Proteaceae en el orden Proteales junto a la familia Eleagnaceae (Tabla 4.2). Thorne (1992) a su vez considera como el único integrante del orden Proteales. Sin embargo, el sistema de clasificación más reciente, APG II (Angiosperm Phylogeny Group, 2003), basado en morfología y secuencias de *rbcL*, *atpB* y 18S ADNr, ubica a la familia Proteaceae dentro del clado Proteales. En este clado ubican además a las familias Platanaceae, Nelumbonaceae, Trochodendraceae y Buxaceae. En este sistema, el género *Platanus* es considerado como un miembro más dentro de la familia Proteaceae. Es válido explicar que debido a la nueva posición de *Platanus*, Platanaceae T. Lestib (1826) *nom cons.*, sería un sinónimo opcional para Proteaceae. El clado Platanaceae + Proteaceae está apoyado los siguientes caracteres: flores tetrámeras con estambres opuestos y carpelos con 5 bandas vasculares, los caules se consideran las sinapomorfías para el clado (Judd *et al.*, 2002).

**Tabla 4.2:** POSICIÓN TAXONÓMICA DE LA FAMILIA PROTEACEAE SEGÚN DIFERENTES ESQUEMAS DE CLASIFICACIÓN.

Cronquist, 1981, 1988	Thorne, 1992	APG II, 2003
Magnoliófito	Angiospermas	Angiospermas
Magnoliopsida	Dicotiledoneas	Eudicotiledóneas
Proteales Dumort 1829	Proteales Dumort 1829	Proteales Dumort, 1829
Proteaceae Juss., 1789	Proteaceae Juss., 1789	Proteaceae Juss., 1789 (con Platanaceae incluida)

A nivel infrafamiliar, la familia ha sido tradicionalmente dividida en 5 subfamilias, siguiendo la propuesta de Johnson y Briggs (1975, 1981). Las mismas son Proteoideae, Persoonioideae, Sphalmioideae, Carnavoideae y Grevilleoideae (Figura 4.2 A y B); todas con

distribución gondwánica aunque en América del Sur sólo se encuentran miembros de la subfamilia Grevilleoideae (Figura 4.2 B). Los trabajos de Johnson y Briggs (1963, 1975) proveen un buen tratamiento taxonómico para los rangos infrafamiliares, por lo que se los seguirá en este trabajo (Tabla 4.3).

#### ***4.4. Descripciones sistemáticas***

Como en muchos estudios de paleofloras terciarias, las paleofloras argentinas incluyen una alta proporción de taxones identificados erróneamente (Christophel, 1980; Romero *et al.*, 1988; Zamaloa, 1993), este fenómeno se observa mayormente en estudios paleoflorísticos publicados hasta mediados del siglo 20. Muchas veces, las especies fósiles están basadas en material escaso, o los restos no se encuentran bien conservados, por lo cual las asignaciones son dudosas. Esto sumado a la carencia de estudios completos de la arquitectura foliar de especies actuales utilizados para el establecimiento de comparaciones, es que se impone la re-evaluación de los taxones previamente publicados.

### **Familia Proteaceae**

### **Subfamilia Grevilleoideae**

### **Tribu Embothriaceae**

### **Subtribu Embothriinae**

Género *Embothrium* J.R. Forst. y G. Forst. 1776

*Embothrium? pregrandiflorum* Berry 1938

**(Figura 4.4, A-D)**

**Holotipo:** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USNM 40399.

**Localidad:** Río Pichileufú (no se conoce la localidad precisa), Provincia de Río Negro, Argentina.

**Edad y estratigrafía:** Eoceno medio, Formación Ventana.

**Material adicional estudiado:** Localidad histórica de Laguna del Hunco, Provincia de Chubut, Argentina: Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Buenos Aires LPPb-2381. Colección Paleobotánica Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina LILPB-5787.

**Descripción:** Hojas simples, simétricas, ovadas a elípticas, notófilas, con probable ápice agudo y una ancha base aguda (Figura 4.4, A, B y D), 6.5 cm de largo y 3.2 cm de ancho. Pecíolo marginal sin notables ensanchamientos (Figura 4.4, D), levemente curvado, 0.4 cm largo. Margen entero. Venación de primera categoría simple, pinnada y recta (Figura 4.4, B y C). Venas secundarias broquidódromas, con al menos 5 pares de venas, emergiendo en ángulo

agudo, con curso levemente curvado, unidas a las venas superadyacentes en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, de tamaño mediano, sin venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticuladas ortogonales, formando areolas poligonales bien orientadas, de 3-5 lados. Venación última marginal ojalada.

***Embothrium? precoccineum* Berry 1938**

**(Figura 4.4, E-G)**

**Sintipos:** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USA, USNM 40398 A y B.

**Localidad:** Río Pichileufú (no se conoce la localidad precisa), Provincia de Río Negro, Argentina.

**Edad y estratigrafía:** Eoceno medio, Formación Ventana.

**Descripción:** Hojas simples, asimétricas, elongadas, micrófilas (Figura 4.4, E y G), ápice redondeado (Figura 4.4 F) y base aguda-cuneada, 4.5 - 7.5 cm de largo y 1 - 2 cm de ancho. Pecíolo normal y marginal, levemente curvado, 0.7-1.1 cm de largo. Margen entero. Venación de primera categoría simple, pinnada, de curso curvado (Figura 4.4, E y G). Venas secundarias broquidódromas, con al menos 7 pares de venas que emergen en ángulo moderadamente agudo (45°- 55°), levemente curvadas, se unen a las venas superadyacentes en ángulos moderadamente agudos. Áreas intercostales anchas, bien desarrolladas, algunas con una vena intersecundaria simple que llega al centro del área. Venas de tercera categoría percurrentes. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticuladas ortogonales. Aréolas cuadrangulares bien desarrolladas. Venación última marginal posiblemente ojalada.

**Comentarios:** Berry (1938) describió *Embothrium? pregrandiflorum* y *E.? precoccineum* como pertenecientes al género actual *Embothrium*. Estos especímenes fueron exhumados del yacimiento Río Pichileufú. Los especímenes adicionales de *E. pregrandiflorum* descritos fueron colectados en la localidad histórica de Laguna del Hunco, Chubut (Figura 4.4, A y B). Estos últimos ejemplares tienen preservados los caracteres diagnósticos de la especie fósil y también provee información adicional sobre los patrones de venación de alta categoría, las aréolas y la venación última marginal, los cuales eran desconocidos hasta ahora.

*E.? precoccineum* está basado en dos especímenes, en la actualidad están depositados en el Smithsonian Institution (USNM-40386 A y B). Desafortunadamente, no se han colectado especímenes adicionales de esta especie, y por lo tanto, la descripción aquí provista es el

resultado del re-estudio de los únicos especímenes descritos por Berry (1938) e incluye información de la venación de alta categoría, aréolas y venación última marginal, que Berry no describió en su trabajo original.

*Embothrium coccineum* J. R. Forst. y G. Forst. 1776 es la única especie actual argentina de la subtribu Embothriinae y está restringida a los bosques Andino Patagónicos (Xifreda y Sanso, 1999). Se caracteriza por su forma y tamaño variable, ovado a oblongo o lanceolado, raramente linear lanceolado (Figura 4.4, H), su margen entero, revoluto, venas de tercera categoría reticuladas al azar, y cuarta y quinta categorías regular poligonal. Es fácilmente identificable porque es la única especie actual de Proteaceae en la Argentina que tiene tricomas solo en la superficie adaxial de las hojas (González *et al.*, 2004).

Las dos especies fósiles, *E.? precoccineum* y *E.? pregrandiflorum*, y la actual *E. coccineum* (Figura A4.1, A) tienen hojas simples con márgenes enteros, venas de segunda categoría siempre broquidódromas, y areolas bien desarrolladas. Sin embargo, difieren en el tamaño, número de venas secundarias, venas de tercera y cuarta categoría y en la venación última marginal. Las hojas de *E.? pregrandiflorum* son asimétricas y ovadas a elípticas (Figura 4.4, A-D), tienen 5 pares de venas secundarias, y las areolas tienen 3-5 lados, mientras que *E.? precoccineum* tiene microfílos oblongos asimétricos (Figura 4.4, E y G), 7 pares de venas secundarias, y aréolas con 4 lados. *E.? pregrandiflorum* es la única especie que no tiene venas intersecundarias; las otras dos especies tienen venas intersecundarias simples. Ambas especies fósiles tienen venas de tercera categoría percurrentes, venas de cuarta categoría reticuladas ortogonales y venación última marginal ojalada, mientras que la especie actual tiene venas de tercera y cuarta categorías reticulada al azar y reticulada poligonal regular respectivamente, y la venación última marginal es incompleta, con las vénulas alcanzando el margen libremente.

En resumen, los fósiles tienen varios caracteres en común con el género moderno *Embothrium*. Sin embargo, el bajo número de especímenes fósiles disponibles, y el hecho de que no estén bien preservados, hace que las asignaciones taxonómicas sean dudosas. Quizás *E.? precoccineum* y *E.? pregrandiflorum*, representen una única especie natural debido a la alta variabilidad observable en *Embothrium coccineum* (Figura 4.4, H). Hasta que nuevo material sea hallado y estudiado, la posición taxonómica de estos fósiles es dudosa.

#### **Subtribu Lomatiinae**

**Género *Lomatia*** R. Brown 1810

***Lomatia occidentalis* (Berry) Frenguelli 1943**

**(Figura 4.5, A-G)**

**Sinónimos:** *Lomatites occidentalis* Berry 1925

**Sintipos:** USNM 219074, 219075 y 219076.

**Localidad de los Sintipos:** Localidad histórica de Laguna del Hunco cerca de Sierra de Huancache, Provincia de Chubut, Argentina. (Berry, 1925).

**Edad y Estratigrafía:** Eoceno temprano, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Material adicional estudiado:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina, Localidad 2: MPEF-Pb-Cz 988, 1035, 1037; Localidad 4: MPEF-Pb-Cz 987, 995, 997, 1031, 1032, 1033, 1038, 1039, 1043; Localidad 13: MPEF-Pb-Cz-1030; Localidad 15: MPEF-Pb-Cz-1034. Especímenes flotantes: MPEF-Pb-Cz-159, 178, 974, 989, 998, 999, 1037, 1036, 996. Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Buenos Aires, Argentina, localidad histórica, LPPb-960, 2465-2468, 2530-2533, 11363-11370, 20424-20426, 20428-20433, 20437. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina, localidad histórica, FCENCBPB 171-178, 179, 182, 183.

**Descripción:** Hojas imparipinnadas, lobadas, ovadas típicamente mesófilos, mas de 19 cm de largo y 10 cm de ancho, con un lóbulo apical y al menos dos pares de lóbulos laterales incisos (Figura 4.5, A-C, E y F). Lóbulos dispuestos de manera alterna o subalterna, simétricos, linear-lanceolados a oblongos, con base decurrente y ápice agudo, 6-10 cm de largo y 1-2 cm de ancho. Vena media alada, alas expandidas hacia las bases de los lóbulos incrementando en ancho hacia la inserción del foliolo superadyacente (Figura 4.5, E). Margen serrado, un diente por vena secundaria. Dientes simples, cóncavos en el lado apical y convexos o rectos en el lado basal, con ápice agudo, separados y espaciados regularmente por senos angulares (1-3 dientes/cm). Los dientes son vascularizados por venas secundarias o por terciarias que emergen de venas secundarias (Figura 4.5, D y G). Venación de primera categoría pinnada, sin venas agróficas. Venas secundarias, y venas terciarias análogas a las secundarias que sujetan los lóbulos, semicraspedódromas o craspedódromas, 6 a 18 pares de venas, regularmente espaciadas, emergiendo en ángulo agudo de manera uniforme, curso levemente curvado. Cuando las venas secundarias son craspedódromas, las mismas se bifurcan, y una de las ramificaciones se fusiona a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo (Figura 4.5, D). Áreas intercostales bien desarrolladas, con una o dos venas intersecundarias por cada área. Algunas venas intersecundarias alcanzan la bifurcación de la vena secundaria y se fusionan en ángulo recto (Figura 4.5, D). Venas terciarias alternadas, reticuladas al azar, de curso sinuoso, emergiendo en ángulo obtuso de manera inconsistente. Venas de cuarta categoría reticuladas al azar. Venas de quinta categoría pobremente desarrolladas. Areolas moderadamente o bien

desarrolladas, 3-5 lados. Venación última marginal ojalada formando una vena fimbrial o intramarginal. Vénulas ramificadas 2 o más veces.

*Lomatia patagonica* Frenguelli 1943

(Figura 4.5, H-K)

**Holotipo:** LPPb-335 (Tipo 94).

**Localidad:** Localidad histórica de Morro Revancha, cerca de Pico Quemado, entre Ñorquinco y Las Bayas, Provincia de Río Negro, Argentina.

**Edad y Estratigrafía:** Oligoceno tardío – Mioceno temprano, Formación Ñirihuau.

**Descripción:** Hojas bipinnatisectas, mesófilas, con al menos 13 cm de largo y 7.8 cm de ancho, con 7 pares de folíolos lobados (Figura 4.5, I). Folíolos asimétricos, sésiles, micrófilos ovado-lanceolados; con base aguda, asimétrica y decurrente (Figura 4.5, H) y ápice agudo; 3.2-5.5 cm de largo y 0.9-1.25 cm de ancho. Folíolos profundamente incisos y de forma, tamaño y posición en el raquis variable (los folíolos centrales tienen una lobación más incisa y son más largos que los folíolos distales y proximales). Margen entero, incluyendo los lóbulos; cada lóbulo culmina en un ápice agudo y espinoso. Raquis de 1 mm de ancho, surcado y levemente alado. Venación de primera categoría de los folíolos pinnada, simple y de curso recto, se extiende hacia el ápice del lóbulo apical, sin venas agróficas. Venas de segunda categoría camptódromas o craspedódromas, 8 a 10 pares emergen irregularmente en un ángulo agudo uniforme (Figura 4.5, J). Áreas intercostales bien desarrolladas, con una vena intersecundaria, simple o compuesta. En la base hay dos venas laterales que emergen del raquis, de menor medida que el resto de las venas secundarias (Figura 4.5, K). Venas terciarias reticuladas al azar, en el lado superior emergen en ángulo recto-agudo, y en el lado inferior lo hacen en ángulo obtuso-recto. Venación última marginal ojalada completa.

*Lomatia preferruginea* Berry 1938

(Figura 4.6, A-J)

**Sintipos:** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USNM 21944, 219145.

**Localidad de los Sintipos:** Localidad histórica de Río Pichileufú, Provincia de Río Negro, Argentina (Berry, 1938; se desconoce la localidad geográfica precisa).

**Edad y Estratigrafía:** Eoceno medio, Formación Ventana.

**Material adicional estudiado:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina, Localidad 13: MPEF-Pb-Cz 1040 y 104;

Localidad 15: MPEF-Pb-Cz-972. Colección Paleobotánica, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, FCENCBPB 184 y 185 A y B.

**Descripción:** Hojas compuestas, imparipinnadas, mas de 15 cm de largo y 16 cm de ancho, con al menos 5 pares de folíolos en adición al apical (Figura 4.6, A, B, F y G). Folíolos asimétricos, insertos al raquis de manera opuesta o subopuesta, usualmente sésiles, ovados a elípticos, ápice agudo y base decurrente, 9-11 cm de largo y 2-2.5 cm de ancho (Figura 4.6, H y J). Margen de los folíolos serrados aunque a menudo pueden ser lobados; dientes compuestos, 2-3 por vena secundaria y 1-2 dientes/cm, pero el número de dientes disminuye a 1 por vena secundaria hacia el ápice del folíolo; los dientes están espaciados irregularmente y separados por senos redondeados; los dientes de primer y segundo orden son cóncavos en el lado apical y convexos en el basal (Figura 4.6, C, D y E). La venación del diente principal es la continuación directa de una vena secundaria que entra al diente medialmente (Figura 4.6, E) mientras que la venación del diente de segundo orden es la bifurcación de la vena secundaria que entra al diente de manera medial (Figura 4.6, E). En la base de algunos folíolos hay pequeños dientes irrigados por una vena que se origina en la base del folíolo, de menor calibre que la vena media y que las venas secundarias (Figura 4.6, I). La venación de primera categoría de los folíolos es simple, pinnada y de curso recto, sin venas agróficas. Las venas secundarias son craspedódromas, 7 a 8 pares, curvadas, emergiendo regularmente en ángulos agudos, espaciadas uniformemente. Áreas intercostales bien desarrolladas (Figura 4.6, E y H). Presentan venas intersecundarias que se bifurcan cerca del margen hacia ambos lados del seno, una rama se fusiona con una ramificación de la vena secundaria que irriga el diente. Venas de tercera categoría reticuladas al azar, emergen en ángulo obtuso, de curso sinuoso, variabilidad no uniforme. Venación de cuarta categoría formando un retículo. Venas de quinta categoría presentes, careciendo de un modelo aparente. Venación última marginal ojalada. Areolación pobremente preservada.

**Comentarios:** De las 12 especies actuales de *Lomatia*, siete tienen hojas compuestas imparipinnadas y de ellas sólo una, *L. ferruginea* (Cav.) R. Brown 1810, está restringida al sur de Sudamérica (Prance y Plana, 1998); las restantes especies se encuentran en Australia (Carpenter y Hill, 1988; Harden, 1990). *L. ferruginea* tiene hojas bipinnadas y folíolos lobados y profundamente incisos con márgenes enteros y ápices acuminados; el lóbulo apical es falcado y los folíolos perdieron las venas basales (González *et al.*, 2004). La arquitectura básica de *L. ferruginea* y las especies argentinas fósiles de *Lomatia* es similar. Todas ellas presentan los

mismos modelos de primera, segunda, tercera y cuarta categorías de venación, sin venas agróficas, y venación última marginal ojalada.

Berry (1925) erigió la especie *Lomatia occidentalis* basado en tres especímenes colectados por Clark en 1922 en la localidad de "Mirhoja", de posición estratigráfica desconocida en la secuencia de Laguna del Hunco. Los tres especímenes están depositados en el National Museum of Natural History Smithsonian Institution como sintipos (USNM 219074, 219075 y 219076). Frenguelli (1943) colectó fósiles adicionales (LPPb-20424, 20430 y 20437), probablemente en la misma localidad, emendando la descripción de Berry, y transfiriendo *Lomatites occidentalis* al género actual *Lomatia*.

En las expediciones de 1999 y 2002 a Laguna del Hunco se encontraron más de 45 fósiles asignables a *L. occidentalis*, incluyendo material mucho más completo (Figura 4.5, C, E y F), por lo tanto se adicionaron nuevos caracteres a la descripción previa.

*L. occidentalis* se caracteriza por los lóbulos simétricos, profundamente incisos y pinnados hasta el ápice, la vena media alada con el ala expandida hacia las bases de los lóbulos e incrementando su ancho hacia la inserción del folíolo superadyacente, el margen serrado, la presencia de un diente por vena secundaria, el patrón de las venas secundarias semicraspedódromas o craspedódromas, incluyendo la fusión de la bifurcación de la vena secundaria con la vena secundaria superadyacente y la vena intersecundaria, la venación de cuarta categoría reticulada al azar, y la venación última marginal ojalada formando una vena fimbrial o intramarginal. La venación de segunda categoría y su modelo semicraspedódromo o craspedódromo es claramente visible en algunos de los nuevos especímenes (MPEF-Pb-Cz-10001 y MPEF-Pb-Cz-10003) donde indudablemente la bifurcación de la vena secundaria es alcanzada por la vena intersecundaria en ángulo recto, y esa bifurcación se fusiona a la vena intersecundaria superadyacente (Figura 4.5, D). Aparentemente, los tres folíolos distales son del mismo tamaño excepto en el espécimen MPEF-Pb-Cz-10004 en el cual el folíolo apical es más largo que los otros restantes.

*L. preferruginea* fue descrita por Berry (1938) para la flora de Río Pichileufú, basado en dos especímenes USNM 219144 (Figura 4.6, H) y USNM 219145 (Figura 4.6, A). Estos fósiles son hojas incompletas que fueron descritas principalmente como imparipinnadas con 4-5 pares de folíolos laterales más el apical. Berry (1938) describió la venación como camptódroma y/o craspedódroma con el diente irrigado por una vena terciaria, también mencionó que la venación estaba pobremente preservada. Además, afirmó que el material fósil disponible "no es suficiente para dilucidar ciertas características que uno puede desear conocer" (Berry, 1938). Los nuevos especímenes colectados recientemente en la Laguna del Hunco (Figura 4.6 B, F y

G) están mejor preservados que los descritos por Berry. Los fósiles de Laguna del Hunco son más largos (superiores a 9-11 cm) que los de Río Pichileufú (1.75-4.5 cm). Berry (1938) describió los márgenes de los folíolos como lobados, porque los especímenes mostraban indentaciones marginales incisas de más del cuarto de la distancia a la vena media del folíolo. Sin embargo, los nuevos especímenes revelan que los márgenes son profundamente serrados con dientes compuestos y también que los senos que separan los dientes son muy profundos. La correcta interpretación es que los folíolos son lobados y dentados (Figura 4.6 E, H-J). La venación de los dientes se origina de la bifurcación de una vena secundaria y no de una vena terciaria como sugirió Berry (1938), Figura 4.6 C-E.

La presencia de *L. preferruginea* en la localidad de Laguna del Hunco extiende la distribución geográfica y temporal para esta especie y confirma su presencia en Patagonia para comienzos del Eoceno.

Otra especie fósil de *Lomatia*, *L. patagonica* fue erigida sobre un único espécimen LPPb-335 (Figura 4.5, H-K) por Frenguelli (1943a). Este fósil es el único hasta ahora conocido para la especie. No obstante, el fósil tiene los caracteres de *Lomatia* preservados, permitiendo mantener su asignación taxonómica. Sin embargo, la especie es diferente de las otras especies fósiles de *Lomatia*. Posee hojas bipinnatisectas, con siete pares de folíolos lobados asimétricos (Figura 4.5, I), sésiles y profundamente incisos, y de forma, tamaño y posición variables, el margen es entero, incluyendo lóbulos y cada lóbulo termina en un ápice agudo y espinoso. Aunque es esencial contar con más fósiles para asegurar que esta es una especie válida, antes de hacer cambios taxonómicos se prefiere mantenerla como *Lomatia patagonica*.

### **Subtribu Roupalinae**

**Género *Roupala*** Aublet 1775

***Roupala patagonica*** Durango de Cabrera y Romero 1988.

**(Figura 4.7 A-G)**

**Holotipo:** Gerencia de Investigación y Desarrollo, Florencio Varela, Buenos Aires, Argentina, YPF-pb-2147 depositado en la Colección de Paleobotánica de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

**Localidad del Holotipo:** Localidad histórica de Laguna del Hunco, cerca de Sierra de Huancache, Provincia de Chubut, Argentina.

**Edad y estratigrafía:** Eoceno temprano, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Material adicional:** Laguna del Hunco, cerca de Sierra de Huancache, Provincia de Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina, Localidad 25: MPEF-

Pb-Cz-992. Colección Paleobotánica Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina LILPB-5799.

**Descripción:** Hojas compuestas, imparipinnadas, 8 y 20 cm de largo y 4.5 y 10 cm de ancho, con 3-5 pares de folíolos y un folíolo apical. Folíolos asimétricos, ovados (Figura 4.7, A-D), ápice agudo y base aguda decurrente (Figura 4.7, E), 4-9 cm de largo y 1.5-4 cm de ancho. Margen serrado, dientes simples o compuestos, de forma variable; hacia el ápice de los folíolos los dientes tienen el lado apical cóncavo y el basal convexo, por otro lado hacia la base los dientes tienen el lado apical recto y el basal convexo; 2 dientes por vena secundaria, el número de dientes disminuye hacia el ápice del folíolo a uno por vena secundaria, dispuestos irregularmente y separados por senos redondeados. La venación de los dientes simples y de los dientes principales en los compuestos es una continuación directa de una vena secundaria que entra al diente medialmente; la venación de los dientes de segundo orden es una bifurcación de una vena secundaria que entra al diente de manera medial (Figura 4.7, F y G). Vena de primera categoría de los folíolos simple, pinnada y de curso recto. Venas secundarias semicraspedódromas, 5 a 7 pares, curvadas y espaciadas regularmente, emergen uniformemente en ángulo agudo. Venas de tercera categoría reticuladas al azar, emergen por el lado superior en ángulo agudo-recto y por el inferior obtuso. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticuladas. Areolas bien desarrolladas, 4-5 lados. Venación última marginal ojalada.

**Comentarios:** *Roupala patagonica* se basó en 3 especímenes, y todos ellos fueron colectados en localidades de Laguna del Hunco. Los representantes actuales del género son exclusivamente tropicales, principalmente de áreas montañosas de América Central y del Sur. En la Argentina, hay dos especies actuales, *R. meisneri* y *R. brasiliensis*, ambas producen hojas simples (en ramas reproductivas apicales; Figura A4.1, F y G) y compuestas imparipinnadas (en ramas jóvenes basales). Las hojas son muy variables en tamaño, y pueden tener márgenes enteros o serrados; dientes con forma cóncava del lado apical y convexa del lado basal. Las especies pueden diferenciarse por la arquitectura foliar (González *et al*, 2004). Los *Roupala* actuales y fósiles de Argentina tienen hojas compuestas, imparipinnadas, asimétricas, folíolos ovados, micrófilos, con margen serrado, dientes de tipo CC/CV, venación de primera categoría pinnada, simple y recta, venación de alta categoría reticulada, aréolas bien desarrolladas con 4-5 lados, y venación última marginal ojalada completa. Ninguna de las especies tiene venas agróficas. Las especies actuales difieren de la especie fósil en el tamaño, la venación de segunda categoría y el número de venas secundarias (Figura A4.1, F y G; Figura A4.2, F y G). Además, otra diferencia observable entre *R. brasiliensis*, *R. meisneri* y la especie fósil, es que el margen de la hoja simple

de *R. brasiliensis* es entero y serrado en la hoja compuesta (Figura A4.2, F). El margen de la especie fósil también como en *R. meisneri* siempre es serrado (Figura 4.7, G; Figura A4.2, G).

*Roupala patagonica* se parece a *Lomatia occidentalis* y *L. preferruginea*, porque posee hojas imparipinnadas, pero difiere de estas especies fósiles en varios caracteres, entre ellos la forma de los folíolos y la combinación de tipo de diente y tipo de seno. Las diferencias entre *R. patagonica* y las *Lomatia* fósiles son claras. *L. occidentalis* es diferente debido a que la lobación pinnada es profundamente incisa (Figura 4.5, E). *L. preferruginea* tiene folíolos con márgenes serrados, dientes simples o compuestos irregularmente espaciados (Figura 4.6, F-H). *L. patagonica* tiene hojas bipinnadas con lóbulos profundos, margen entero y dos venas laterales basales; asimismo los folíolos son sésiles (Figura 4.5, H-K). *Roupala patagonica* no pertenece a *Lomatia* porque posee folíolos ovados asimétricos, dientes simples o compuestos de forma variable – cóncavo del lado apical y convexo del lado basal (principalmente hacia el ápice de los folíolos) y recto sobre el lado apical y convexo sobre el lado basal (principalmente en la base de los folíolos), dispuestos irregularmente y separados por senos redondeados.

#### ***Género indeterminado***

#### **(Figura 4.8, A-J y Figura 4.9, A-B)**

**Localidad:** Laguna del Hunco, Sierra de Huancache, Provincia de Chubut, Argentina.

**Edad y estratigrafía:** Eoceno temprano, Formación la Huitrera.

**Holotipo:** MPEF-Pb-Cz-991

**Paratipos:** Laguna del Hunco, Provincia de Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina: Localidad 13: MPEF-Pb-Cz-1042; Localidad 15: MPEF-Pb-Cz-986 y 990.

**Descripción:** Hojas compuestas, imparipinnadas, mesófilas, al menos 17 cm de largo y 14 cm de ancho, con al menos 5 pares de folíolos, raquis liso o rugoso (Figura 4.8, A, B y C, Figura 4.9, A). Folíolos ovados, micrófilos, ápice agudo a acuminado, base asimétrica, con un lado agudo y decurrente, y el otro truncado (Figura 4.8, H), 7 cm de largo y 1-1.5 cm de ancho. Margen serrado, dientes simples, cóncavos en el lado apical y convexos en el basal (Figura 4.8, F), separados y espaciados regularmente por senos redondeados, uno o dos dientes por vena secundaria, y 3 dientes/cm. Los dientes son irrigados por una bifurcación de una vena secundaria que entra al diente medialmente y/o dorsalmente (Figura 4.8, E y F). Una vena secundaria se dirige hacia el seno del diente sin llegar al margen y se bifurca, la bifurcación basal se dirige al diente inferior y entra de manera medial, mientras que la otra bifurcación se dirige al diente superior y entra de manera dorsal o se fusiona a una vena intersecundaria

(Figura 4.8, D, E, F y G; y Figura 4.9, B). Pecíolo corto, normal y marginal. Venación de primera categoría simple, pinnada, de curso recto llegando al ápice del foliolo. No presentan venas agróficas. Venas de segunda categoría craspedódromas-semicraspedódromas, aunque algunos folíolos muestran un reticulado (Figura 4.8, H), 8 a 12 pares de venas secundarias emergen regularmente en ángulo agudo, las venas que se bifurcan emergen en ángulo agudo de manera uniforme y están espaciadas regularmente. Áreas intercostales bien desarrolladas, presentan venas intersecundarias, simples o compuestas, solo una por área intercostal. Venación de tercera categoría reticuladas, emergen por el lado superior en ángulo recto-agudo, y por el lado inferior en ángulo obtuso-recto. Venación última marginal ojalada completa. Algunos folíolos muestran un par de venas laterales que emergen del pecíolo y son de menor calibre que las venas de segunda categoría.

**Comentarios:** Se hallaron 4 especímenes de este probable género nuevo, y todos ellos fueron colectados en localidades de la Laguna del Hunco. Se caracteriza por tener hojas compuestas (Figura 4.8, A, B y C; Figura 4.9, A y B), folíolos de base asimétrica con margen serrado, y una venación de alta categoría. Se diferencia de las especies fósiles de *Lomatia* en varios caracteres. Este posible género nuevo y *L. patagonica* difieren en la manera en que la lámina se une al raquis, el número de venas basales, la ausencia de lóbulos y la forma de los folíolos. *L. preferruginea* y el posible género nuevo pueden ser diferenciados porque poseen diferentes tipos de dientes, venación de los dientes, número de dientes por vena secundaria y la ubicación de los dientes a lo largo del margen. Finalmente, este género indeterminado y *L. occidentalis* pueden ser separados fácilmente por la forma y la base de los folíolos, tipo de raquis, distribución de los dientes a lo largo del margen y venación de los dientes.

Este fósil de género indeterminado difiere de *R. patagonica* en el tamaño, la forma y la base de los folíolos, la ubicación de los dientes a lo largo del margen, la vascularización del diente, la venación de segunda categoría, y el número de pares de venas secundarias.

El fósil de género indefinido aunque pertenece a la familia Proteaceae, no correspondió a ninguna especie fósil previamente descrita para Patagonia, Sudamérica y Australia.

### **Tribu Oriteae**

#### **Género *Orites* R. Brown 1810**

#### ***Orites bivascularis* (Berry) Romero, Dibbern & Gandolfo 1988**

#### **(Figura 4.10, A-F)**

**Sinónimos:** *Carpolithus bivascularis* Berry 1925

*Lomatia occidentalis* (Berry) Frenguelli 1943

**Holotipo:** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USA, USNM 219113; Contraparte del holotipo en el Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina LPPB-236.

**Localidad del Holotipo:** Localidad histórica de Laguna del Hunco, cerca de Sierra del Huancache, Provincia del Chubut, Argentina.

**Material adicional:** Laguna del Hunco, cerca de Sierra del Huancache, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina, especímenes flotantes MPEF-Pb-Cz 159, 993, 994. Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Buenos Aires, Argentina, localidad histórica LPPb-20434 y 2043. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina, localidad histórica FCENCBPB 180 y 181.

**Edad y Estratigrafía:** Eoceno temprano, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Descripción:** Infrutescencia con folículos pedunculados elípticos dispuestos helicoidalmente sobre un eje (Figura 4.10, A, B, C y E). Los folículos emergen del eje en ángulo agudo (aproximadamente a 30°), aunque en muchos casos el ángulo es recto (Figura 4.10, A y C), la distancia entre los folículos es aproximadamente 0.25-1 cm. El eje principal de la infrutescencia es al menos de 3 cm de largo y 1.5-2 mm de ancho; en el mismo se observan cicatrices rómbicas dispuestas de manera espiralada y separadas entre sí por 2-3 mm (Figura 4.10, D) que se interpretan como cicatrices que fueron dejadas por los pedúnculos de los frutos al caer. Los folículos tienen una sutura dorsal (Figura 4.10, B y E), aunque a veces tienen dos suturas visibles (una dorsal y otra ventral, Figura 4.10, C y F), 18.5-23 mm de largo y 7-8 mm de ancho, el pedúnculo es de 1.5-2.5 mm de largo. Algunos folículos tienen un “rostro” apical elongado que es curvado y cónico, de 1.5-3.3 mm de largo y 0.5-0.7 mm de ancho (Figura 4.10, C y E).

**Discusión:** Berry (1925; lámina IV-fig. 2) describió el espécimen depositado en la actualidad en el Smithsonian Institution (USNM-219113) como un eje con frutos leñosos, subsésiles, elongados y elípticos en un perfil lateral. Aunque añadió “es imposible alcanzar una conclusión definitiva en relación a las afinidades botánicas...”, luego comparó los frutos con varios géneros actuales tales como *Picramnia* (Simaroubaceae), *Paullinia* (Sapindaceae) y *Connarus* (Connaraceae) y designó al fósil como *Carpolithus bivascularis*.

Frenguelli (1943a) describió especímenes asignables a *C. bivascularis* que colectó en “los mismos niveles estratigráficos” que las hojas de *Lomatia occidentalis* en el yacimiento Laguna del

Hunco, y consideró que debido a que los frutos provenían del mismo nivel que las hojas, las infrutescencias fósiles deberían pertenecer a *Lomatia*. Así, Frenguelli transfirió *C. bivascularis* a *Lomatia occidentalis* (Berry) Frenguelli 1943. Traverso (1951) ilustró un ejemplar con folículos de *L. occidentalis* pero no proveyó información adicional sobre el mismo. Romero *et al.* (1988) revisaron las infrutescencias depositadas en el Smithsonian Institution, Museo de La Plata, y materiales adicionales depositados en la colección de Paleobotánica del Departamento de Ecología, Genética y Evolución, de la Universidad de Buenos Aires. Estos autores concluyeron que el fósil compartía similitudes con el género moderno *Orites*, y transfirieron la especie fósil al género actual, estableciendo la especie fósil *Orites bivascularis* (Berry) Romero *et al.*; además enmendaron la diagnosis original para la especie y realizaron una amplia discusión acerca de la inclusión de los fósiles en el género actual.

Entre los materiales adicionales incluidos en esta tesis, el espécimen LPPb-20435 (Figura 4.10, E) tiene un pedúnculo mucho más largo que lo otros especímenes (4.8-7.8 mm largo y 1.8-2.2 mm ancho). Algunos folículos tienen un “rostro” apical elongado, que es curvado y cónico. Este carácter es evidente en los especímenes MPEF-Pb-Cz-10007 y LPPb-20435 (Figura 4.10, C y E). La sutura dorsal está bien preservada en los especímenes MPEF-Pb-Cz-10010 y 10011 (Figura 4.10, B, A y D), mientras que para el espécimen LPPb-20434 (Figura 4.10, F) aparentemente la sutura es ventral. Ambas suturas, dorsal y ventral, están claramente visibles en el espécimen MPEF-Pb-Cz-10007 (Figura 4.10, C).

Aunque hay 9 especies actuales del género *Orites* en el mundo (Wrigley y Fagg, 1991; George y Hyland, 1995), solo *Orites myrtoidea* (Poepp. y Endl.) Benth y Hook. f. ex. 1895 se desarrolla en Argentina. Esta especie es de particular interés debido a su distribución disyunta, ya que se encuentra restringido a las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut, Patagonia, y por otro lado en la provincia de Salta, norte de Argentina (Xifreda y Sanso, 1999). No hay registros de hojas fósiles de *Orites* en Argentina, pero las infrutescencias de Laguna del Hunco son miembros seguros de este género.



**Figura 4.3:** Distribución genérica de Proteaceae nativas de Argentina. **A,** *Embothrium*. **B,** *Lomatia*. **C,** *Gevuina* y *Roupala*. **D,** *Orites*.

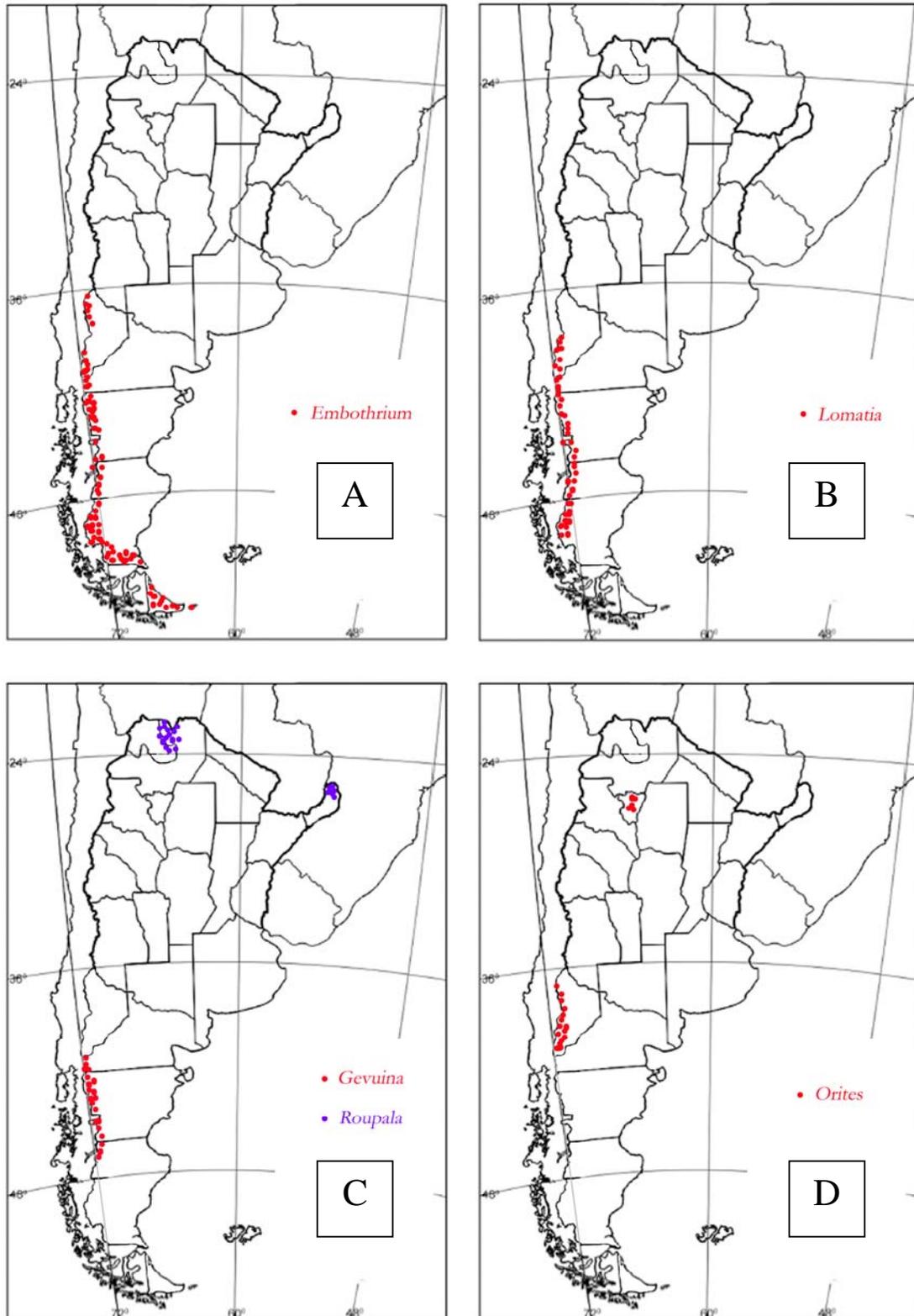
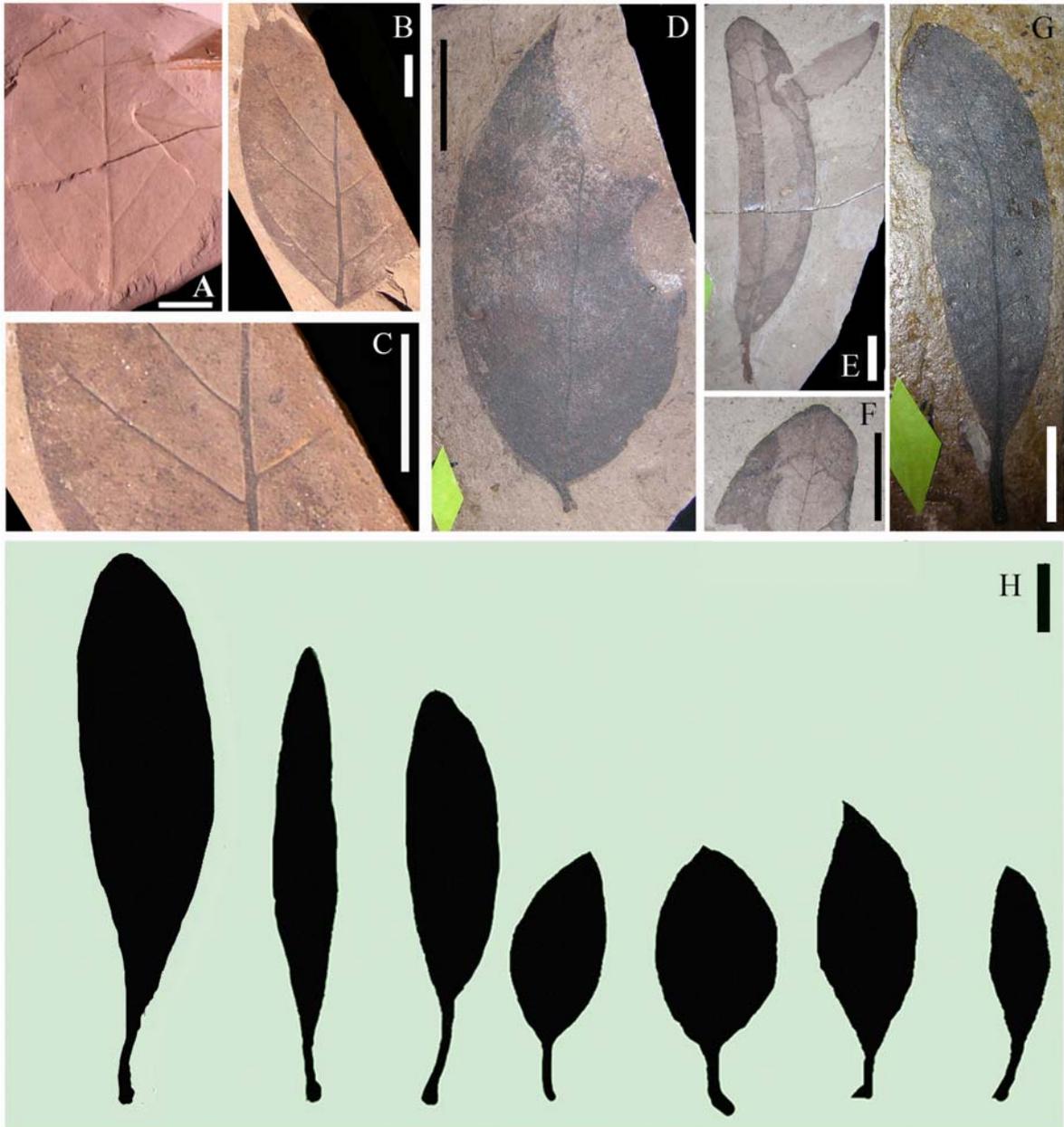
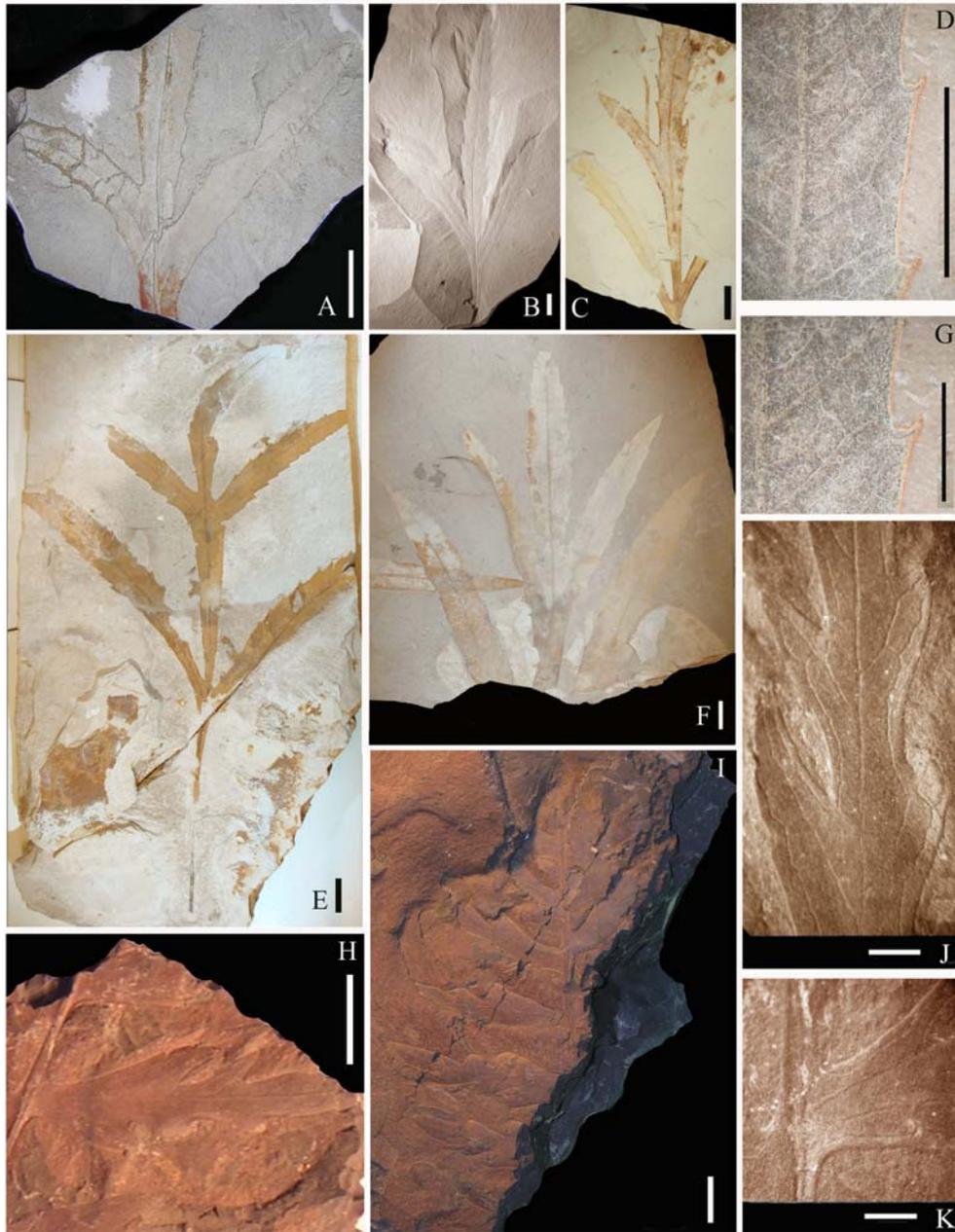


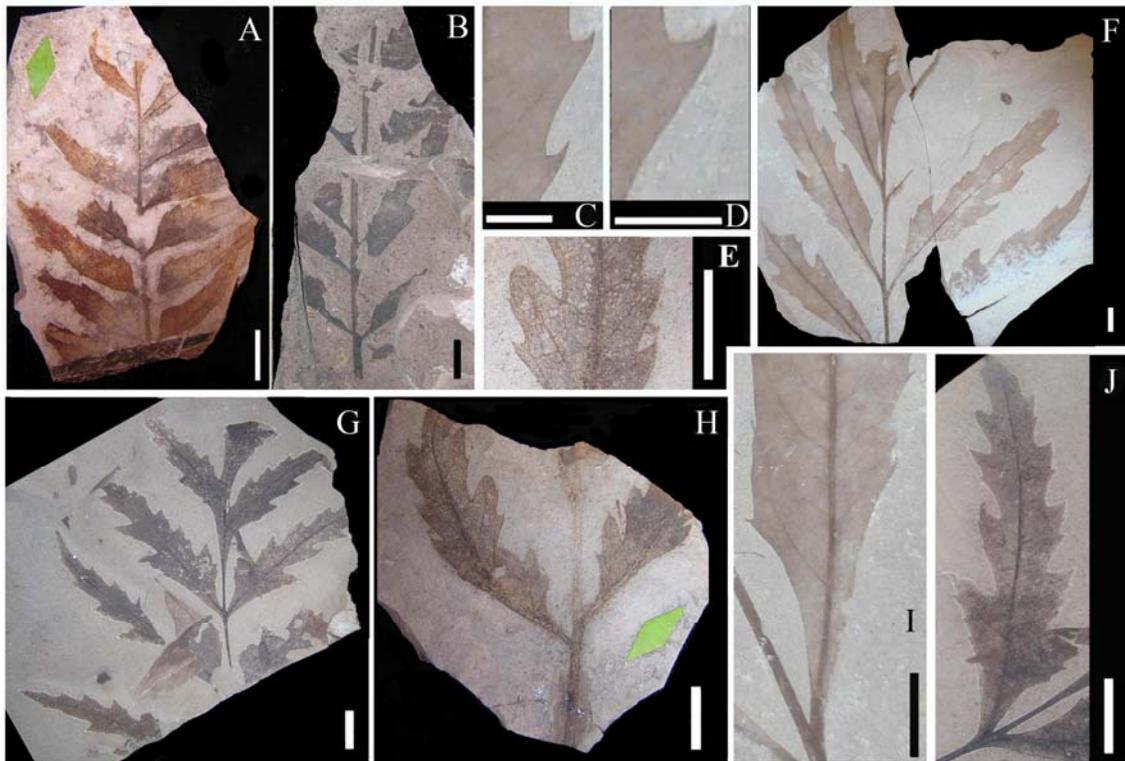
Figura 4.4: A-D. *Embothrium ?pregrandiflorum* Berry 1938. A, LPPB-2381, Hoja con margen entero y venación pinnada, simple y recta. B, LILPB-5787, Hoja simétrica y ovada a elíptica. C, LILPB-5787, Detalle de la venación broquidodroma. D, USNM-40399, Holotipo. E-G. *Embothrium? precoccineum* Berry 1938. E, USNM-40398B, Holotipo. F, USNM-40398B, Detalle de la venación de mayor orden y del ápice reodondeado. G, USNM-40398A, Holotipo. H, *Embothrium coccineum* Forst. y Forst. 1776, Siluetas de hojas actuales mostrando su variabilidad. Escalas: A-H 1 cm.



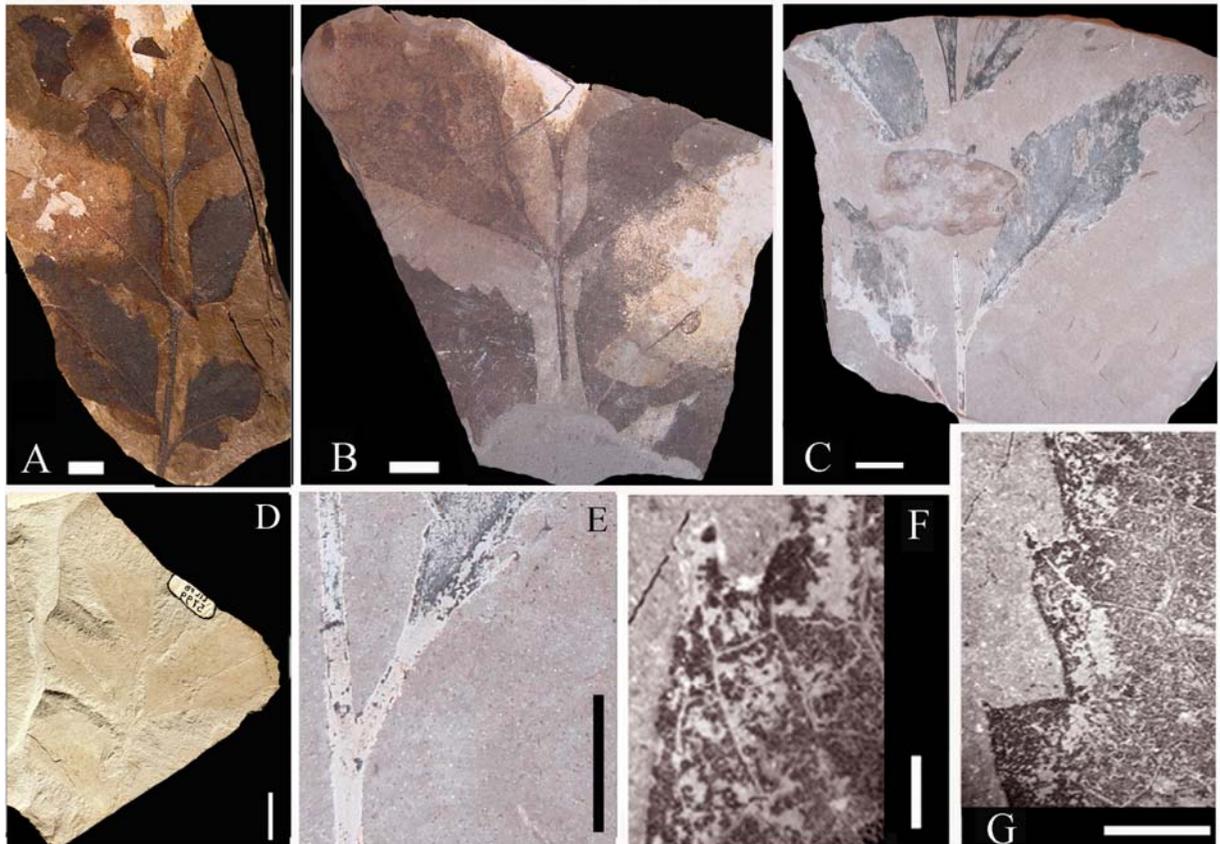
**Figura 4.5: A-G, *Lomatia occidentalis* (Berry) Frenguelli 1943. A, USNM-219076. Sintipo Berry en 1925. B, LPPB-20437. Vena media alada. C, MPEF-Pb-Cz-10016. Hoja lobada imparipinnadamente. D, MPEF-Pb-Cz-10014. Detalle de la venación de un diente. E, MPEF-Pb-Cz-10001. Hoja lobada imparipinnada. Notar que la incisión está cerca de la vena media en los 2 pares de lobulos laterales y en el apical. F, MPEF-Pb-Cz-10019. Detalle del ápice agudo de los lobulos. G, MPEF-Pb-Cz-10014. Detalle de un diente simple separado por senos angulares. H-K, *Lomatia patagonica* Frenguelli 1943. H, LPPB-335. Detalle de los foliolos asimétricos, sésiles y profundamente incisos. I, LPPB-335. Hoja bipinnatisecta. Los foliolos medianos son más largos y más profundamente lobados que los distales y proximales. J, LPPB-335. Detalle de la venación de los foliolos. K, LPPB-335. Detalle del punto de inserción de los foliolos. Escalas: A-C, E, F, H, I 1.0 cm; D, G 0.25 cm.**



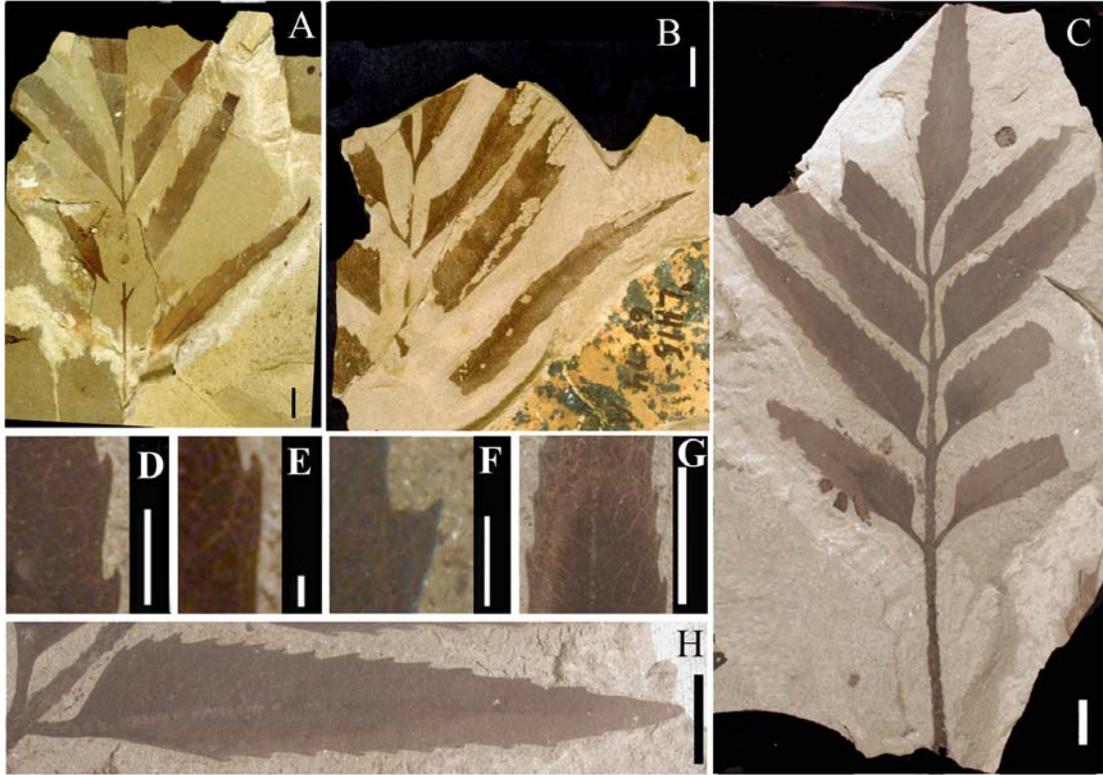
**Figura 4.6: A-J, *Lomatia preferruginea* Berry 1938. A, USNM-219145. Notar los folíolos asimétricos, con inserción opuesta o subopuesta. B, UBA-FCENCBPB-185. Hojas compuestas imparipinnadas. C, MPEF-Pb-Cz-10000. Detalle de un diente compuesto. D, MPEF-Pb-Cz-10000. Detalle de la venación de un diente. E, USNM-219144. Detalle de la venación de un diente accesorio. F, MPEF-Pb-Cz-10000. Aspecto de otro espécimen. G. FCENCBPB-184. Notar el ápice agudo y la base decurrente de los folíolos. H, USNM-219144. Margen serrado. I, MPEF-Pb-Cz-10000. Detalle de la venación de un diente. J, FCENCBPC-184. Detalle de un folíolo. Escalas: A–B, F–J 1cm, C, D, E 0.5 cm.**



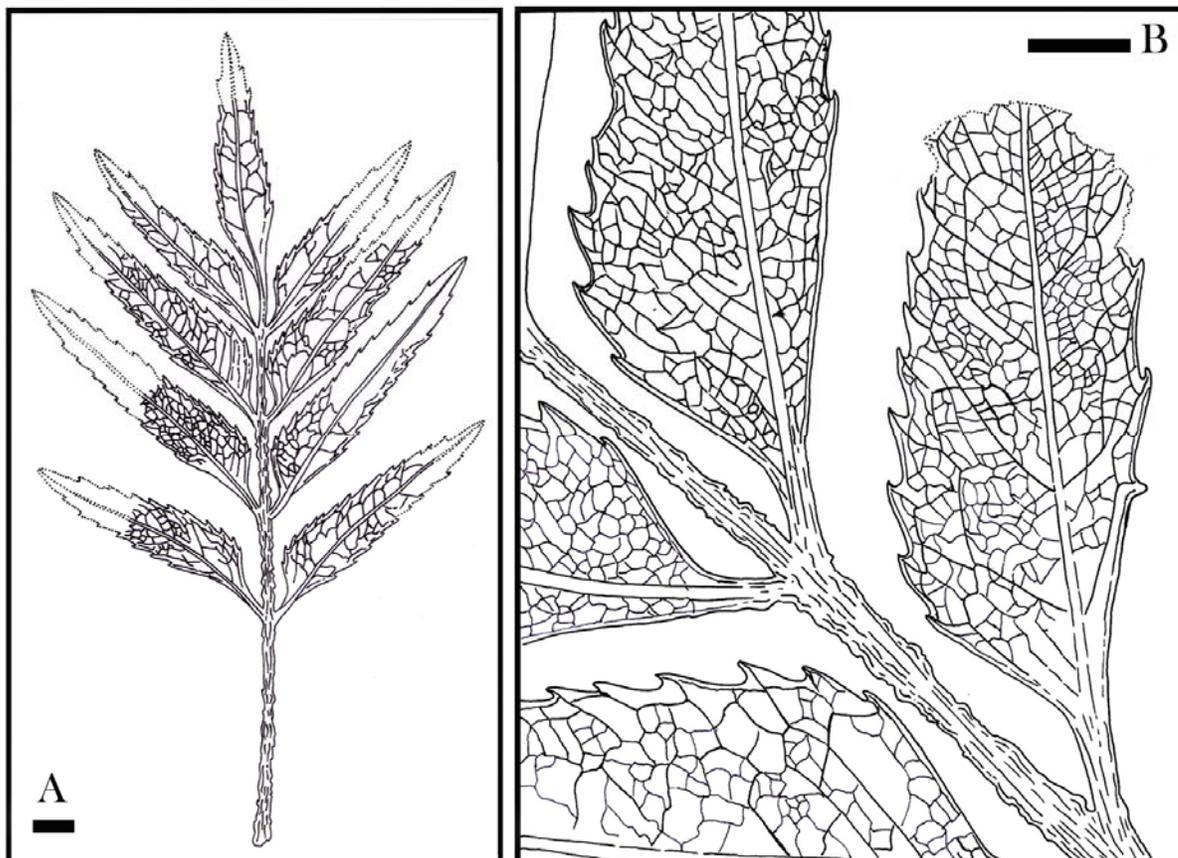
**Figura 4.7. A-G, *Roupala patagonica*** Durango de Cabrera y Romero 1988. **A**, YPF pb-2147. Holotipo. Hojas compuestas imparipinnadas. **B**, Contraparte de YPF-pb-2147 (sin numero de colección). **C**, MPEF-Pb-Cz-10009. Notar el margen serrado en la base de los foliolos. **D**, LIL PB 5799. Hoja compuesta. **E**, MPEF-Pb-Cz-10009. Notar la inserción de los foliolos. **F**, MPEF-Pb-Cz-10009. Detalle de la venación del diente. **G**, MPEF-Pb-Cz-10009. Detalle de la venación de varios dientes. **Escala:** **A- E** 1 cm; **F** 0.1 cm; **G** 0.25 cm.



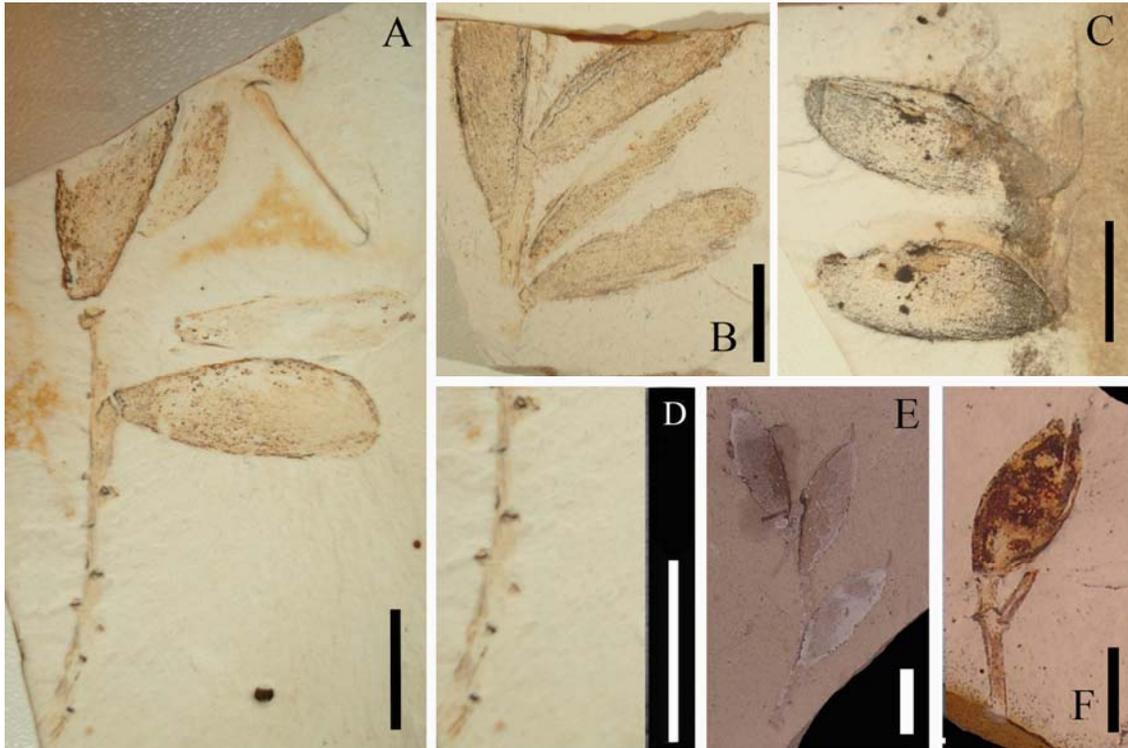
**Figura 4.8: A-H, *Género indeterminado*** **A.** MPEF-Pb-Cz-10002. Hoja compuesta imparipinnada. **B.** Especimen MPEF-Pb-Cz-10006. **C-H.** MPEF-Pb-Cz-10008. **C.** Aspecto general. **D.** Detalle de un diente compuesto. **E-F.** Detalle de un diente mostrando su venación. **G.** Notar la venación craspedodroma-semicraspedodroma. **H.** Detalle de un foliolo. **Escala:** **A-C, G-H** 1cm.; **D y F** 0.25 cm.; **E** 0.1 cm.



**Figura 4.9: A y B, Género indeterminado. A.** Reconstrucción de la hoja. **B.** Detalle de la venación del foliolo basal. Escalas: A-B = 1 cm.



**Figura 4.10: A- F, *Orites bivascularis* (Berry) Romero, Dibbern y Gandolfo, 1988. A,** MPEF-Pb-Cz-10011. Infructescencia folicular. **B,** MPEF-Pb-Cz-10010. Folículos con una sutura dorsal longitudinal. **C,** MPEF-Pb-Cz-10007. Folículos con una sutura ventral longitudinal. **D,** MPEF-Pb-Cz-10011. Detalle de las cicatrices rómbicas dispuestas espiraladamente. **E,** LPPB-20435. Folículos con “rostró” apical. **F,** LPPB-20434. Detalle de una sutura ventral y de la apertura. **Escala:** A- F 1 cm.



**ANEXO CAPITULO 4 (A4):**  
**ARQUITECTURA FOLIAR DE LAS ESPECIES ACTUALES**  
**DE PROTEACEAE NATIVAS DE LA ARGENTINA**

Familia **Proteaceae**

Subfamilia **Grevilleoideae**

Tribu **Embothriaceae**

Subtribu **Embothriinae**

Género ***Embothrium*** J.R. Forst. y G. Forst. 1776

***Embothrium coccineum*** J.R. Forst. y G. Forst. 1776

(Figura A4.1 A y Figura A4.2 A)

**Sinónimos:** *Embothrium coccineum* Forst. y Forst.  
*Embothrium lanceolatum* (Ruiz y Pav.) Pérez-Moreau  
*Embothrium coccineum* var. *cavanillesii* Kuntze  
*Embothrium coccineum* var. *lanceolatum* (Ruiz y Pav.) Kuntze  
*Embothrium coccineum* var. *oblanceolatum* Kuntze  
*Embothrium coccineum* var. *obovatum* Kuntze  
*Embothrium lanceolatum* Pav.  
*Embothrium valdivianum* Gand.

**Distribución:** Provincias de Chubut, Río Negro, Neuquén, Santa Cruz y Tierra del Fuego, Argentina. Sur de Chile.

**Descripción:** Hojas simples, simétricas, nanófilas de variable tamaño, de forma ovada u oblonga, o lanceoladas, raramente linear lanceoladas; ápice agudo a obtuso, base simétrica, aguda y decurrente, 1.5–10 cm largo y 0.8–2.8 cm ancho. Textura coriácea. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 3–6 mm largo y 2 mm ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta, sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma, 5 a 8 pares de venas secundarias, irregularmente espaciadas, uniformemente curvadas, emergiendo en ángulo agudo y uniformemente. Venas intersecundarias simples, alcanzando 2/3 del largo del área intercostal, basalmente fuertes y delicadas hacia el ápice. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso sinuoso, emergiendo en inconsistente ángulo obtuso (la porción superior de las venas emergen en ángulo recto mientras que la porción inferior puede emerger en ángulo obtuso y/o recto). Las venaciones de cuarta y quinta categorías presentan un patrón reticulado poligonal regular. Areolas bien desarrolladas, con 5 o más lados, orientadas al azar, irregulares, y de tamaño mediano (1–0.3 mm). Las últimas venas que finalizan libremente presentan 2 o más ramas. La venación de mayor orden es la sexta. Venación última marginal incompleta, con las vénulas que alcanzan el margen libremente.

Subtribu **Lomatiinae**

Género ***Lomatia*** R. Brown 1810

***Lomatia ferruginea*** (Cav.) R. Brown 1810

(Figura A4.1 B y Figura A4.2 B)

**Sinónimos:** *Embothrium ferrugineum* Cav.

*Tricondylus ferrugineus* (Cav.) Salisb. y Knight.

**Distribución:** Provincias de Chubut, Neuquén, Río Negro y Santa Cruz, Argentina. Sur de Chile.

**Descripción:** Hojas compuestas bipinnadas, mesófilas a notófilas oblongas a ovadas, 10–15 cm largo y 4–9 cm ancho, con 7 a 10 pares de folíolos. Folíolos pinnatilobados, simétricos, ovados a ovado-lanceolados, micrófilos a leptófilos con 2 a 4 lóbulos; base aguda y decurrente, y ápice agudo y acuminado; 0.5–3.5 cm largo y 0.3–1.5 cm de ancho. Textura coriácea. Pecíolo alado, 0.5–2.5 cm largo. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta, sin venas agróficas. Venación de segunda categoría craspedódroma mixta, 8 a 9 pares de venas secundarias, venas emergiendo irregularmente en ángulo agudo, las venas secundarias inferiores y superiores divergen en un ángulo más obtuso (65°–80°) que las del medio (45°); las basales y mediales con curso recto llegando al margen mientras que las superiores están uniformemente curvadas y se unen a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. No presentan venas intersecundarias. La venación de tercera categoría presenta modelo percurrente que diverge en ángulo recto. La venación de cuarta categoría es reticulada al azar. Las venas de quinta categoría son dicotomizadas. Las areolas son pentagonales y están bien desarrolladas. La venación última marginal es ojalada. Las vénulas son simples o están ramificadas una o dos veces.

***Lomatia hirsuta*** (Lam.) Diels ex. J.F. Macbr. 1937

(Figura A4.1 C y Figura A4.2 C)

**Sinónimos:** *Embothrium alnifolium* Poepp. ex Meisn.

*Embothrium hirsutum* Lam.

*Lomatia alnifolia* Poepp. ex Meisn.

*Lomatia obliqua* (Ruiz y Pav.) R. Br.

*Lomatia opaca* Klotzsch ex Meisn.

*Tricondylus obliqua* (Ruiz y Pav.) Kuntze

*Tricondylus obliqua* (Ruiz y Pav.) Kuntze var. *alnifolia* (Poepp.) Macloskie.

**Distribución:** Provincias de Chubut, Neuquén y Río Negro, Argentina. Sur de Chile.

**Descripción:** Hojas simples, simétricas, de forma ovada o elíptica-ovada, micrófilas a notófilas, con ápice y base aguda y convexa, 5–7 cm largo y 3–6 cm ancho. Textura coriácea. Margen serrado, dientes simples, de tipo cóncavo/convexo con un ápice mucronado, un diente por vena secundaria, 3 dientes/cm. Los dientes están regularmente espaciados y separados por senos redondeados, los mismos están irrigados por una ramificación de una vena secundaria que entra al diente excéntricamente a través del lado basal; los senos están irrigados por venas de tercer orden que forman dos o tres arcos prominentes. El pecíolo es normal y de disposición marginal, 1.5–3 cm largo. Venación de primera categoría pinnada y simple, recta y sin venas agróficas. Venación de segunda categoría semicraspedódroma, 7 a 8 pares de venas secundarias, espaciadas más o menos

uniformemente, emergiendo en ángulo agudo uniforme, aunque el ángulo de emergencia disminuye hacia la base, las venas tienen un curvado insignificante hasta llegar al margen donde se unen a las venas secundarias superadyacentes en un ángulo agudo. Presenta venas intersecundarias, generalmente solo una por área intercostal, compuestas o ramificadas 3 veces. Venación de tercera categoría alterna y reticulada al azar, originadas en ángulo obtuso, admedialmente agudo y exmedialmente obtuso-recto, de curso sinuoso. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticuladas. Areolas tetragonales y bien desarrolladas. Venación de mayor categoría octava. Venación última marginal ojalada.

***Lomatia dentata*** (Ruiz el Pav) R. Brown. 1810

(Figura A4.1 D y Figura A4.2 D)

**Sinónimos:** *Embothrium dentatum* Ruiz & Pav.  
*Embothrium pinol* Meisn. in DC.  
*Embothrium sylvaticum* Meisn. in DC.  
*Lomatia sylvatica* Poepp. ex Meisn.  
*Tricondylus dentatus* (Ruiz & Pav.) Kuntze

**Distribución:** Provincias de Chubut, Neuquén y Río Negro, Argentina. Sur de Chile.

**Descripción:** Hojas simples, simétricas, micrófilas ovadas a obovadas, ápice y base obtusos y convexos, 3-5 cm de largo y 2-3 cm de ancho. Textura coriácea. Margen compuesto, 2/3 de la parte superior de la lámina es serrada, el resto es entero. Dientes simples, tipo cóncavo/convexo, con el ápice mucronado, uno o dos dientes por vena secundaria, 3 dientes/cm, regularmente espaciados y separados por senos redondeados. Los dientes están irrigados por las venas secundarias o por una bifurcación de las mismas, en ambos casos entran al diente de manera basal. Pecíolo normal y marginal, 2-3 mm de largo. Venación de primera categoría simple, pinnada, de curso recto, y sin venas agróficas. Venación de segunda categoría semicraspedódroma, 7 pares irregularmente espaciados, emergen de la vena primaria en ángulo agudo uniforme, curso recto levemente curvado hacia el margen en donde se unen a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo; las venas secundarias forman arcos. Venas intersecundarias compuestas, una por área intercostal. Venación de tercera categoría alternada y opuesta formando un retículo, emerge en ángulo obtuso variable, curso sinuoso, admedialmente en ángulo recto y exmedialmente en ángulo obtuso. Venación de cuarta y quinta categorías con un patrón reticulado poligonal. Areolas bien desarrolladas. Venación de mayor orden octavo.

Tribu **Macadamieae**

Subtribu **Gevuininae** Johnson & Briggs 1975

Género ***Gevuina*** Molina 1782

***Gevuina avellana*** Molina 1782

(Figura A4.1 E Figura A4.2 E)

**Sinónimos:** *Quadria avellana* (Molina) Gaertn.

*Quadria heterophylla* Ruiz y Pav.

**Distribución:** Provincias de Chubut, Neuquén y Río Negro, Argentina. Sur de Chile.

**Descripción:** Hojas compuestas, imparipinnadas, notófilas a macrófilas ovadas, de 10-30 cm de largo y 6-12 cm de ancho, con 2-8 pares de folíolos sub-opuestos, nanófilos a micrófilos, con peciólulo corto, normal y marginal o sésiles, ovados a sub-orbiculados, a veces con forma acorazonada y base asimétrica, 2-6 cm de largo y 1.5-3.5 cm de ancho. Base obtusa y truncada, y ápice agudo a obtuso, convexo. Folíolo terminal con ápice marcadamente emarginado. Textura coriácea. Folíolos con margen serrado, 2-4 dientes por vena secundaria. Dientes compuestos o infrecuentemente simples, siempre separados uniformemente por senos redondeados. Dientes primarios y secundarios tipo cóncavo/convexo con el ápice espinoso, separados por senos angulares. Los dientes primarios son asistidos por ramificaciones de venas secundarias que entran medialmente, a su vez los dientes secundarios son irrigados por una vena de cuarta categoría o por ramificaciones de venas de tercera categoría que entran excéntricamente por lado basal y se dirigen hacia el ápice. La venación de primera categoría es pinnada, simple y recta, sin venas agróficas. Venación de segunda categoría semicraspedódromas, de 3 a 5 pares de venas, irregularmente espaciadas, emergen en ángulo agudo uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas, con venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, alternada y opuesta, emergiendo en ángulo obtuso de manera inconsistente (la porción superior de las venas emergen en ángulo recto mientras que la porción inferior lo hace en ángulo obtuso). Las venas de cuarta y quinta categoría forman un modelo reticulado al azar. Las areolas están bien desarrolladas, con 3-4 lados. Las vénulas presentan 2 o más ramificaciones. La venación de mayor orden es la sexta; y la venación última marginal es ojalada.

#### Subtribu **Roupalinae**

Género **Roupala** Aublet 1775

**Roupala brasiliensis** Klotzsch 1841

(Figura A4.1 F y Figura A4.2 F)

**Sinónimos:** *Roupala cataractarum* Sleumer

*Roupala gardneri* var. *integrifolia* auct. non Meisn.

*Roupala poblüi* Meisn.

*Roupala poblüi* Meisn. var. *dimorphophylla* Meisn.

**Distribución:** Provincia de Misiones, noreste de Argentina. Sudeste de Brasil.

**Descripción:** Hojas simples o compuestas, simétricas, ovadas, micrófilas a notófilas, con ápice agudo y base aguda y decurrente, de 5–11 cm largo y 2–4.6 cm de ancho. Ramas jóvenes con hojas imparipinnadas con 5 a 9 pares de folíolos. Folíolos de 12-15 cm de largo y 4-9 cm de ancho. Textura coriácea. Margen entero. Peciolo normal y marginal, de 1–2.5 cm de largo y 0.2 cm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría broquidódroma, 6 a 8 pares de venas secundarias, emergiendo irregularmente en ángulo agudo (disminuyendo hacia el ápice), uniformemente curvadas, uniéndose a la vena secundaria superadyacente

en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con una vena intersecundaria compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso sinuoso, emergiendo en ángulo agudo de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categoría reticuladas al azar. Areolas moderadamente desarrolladas y orientadas al azar. Vénulas con 2 o más ramificaciones. Venación de mayor orden sexta. Venación última marginal completa y ojalada.

***Roupala meisneri*** Sleumer 1954

(Figura A4.1 G y Figura A4.2 G)

**Sinónimos:** *Roupala diversifolia* auct. non R. Br.

*Roupala poblii* Meisn. var. *dimorphophylla* auct. non Meisn.

**Distribución:** Provincias de Misiones, Jujuy y Salta. Bolivia, Paraguay y sur de Brasil.

**Descripción:** Hojas adultas asimétricas, simples, ovadas a elípticas, micrófilas, ápice acuminado y base cuneada, 5–10 cm de largo y 3.5–5.5 cm de ancho. Ramas jóvenes con hojas compuestas, imparipinnadas, con 6-7 pares de folíolos, 20–25 cm de largo y 8–10 cm de ancho. Textura coriácea. Margen serrado, con dos o tres dientes por vena secundaria. Dientes generalmente compuestos, ocasionalmente pueden ser simples, dispuestos irregularmente y separados por senos redondeados. Dientes primarios y secundarios de tipo cóncavo/convexo con ápice espinoso. Dientes primarios asistidos medialmente por venas secundarias o ramas de venas secundarias, dientes secundarios irrigados por venas de cuarta categoría que entran excéntricamente por el lado basal. Pecíolo normal y marginal, de 2–6 mm largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta, sin venas agróficas. Venación de segunda categoría craspedódroma simple, 6 a 8 pares, irregularmente espaciadas, emergiendo en ángulo agudo uniforme, de curso curvado de manera regular. Áreas intercostales bien desarrolladas, las basales sin venas intersecundarias mientras que de cada una de las distales emerge una vena intersecundaria simple. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso sinuoso, y emergiendo en ángulo inconsistente. Venas de cuarta categoría reticuladas al azar y de quinta categoría ramificadas dos veces. Areolas moderadamente desarrolladas, orientadas al azar. Vénulas ramificadas 2 o más veces. La venación de mayor orden es la quinta. Venación última marginal ojalada completa.

Tribu **Oriteae**

Género ***Orites*** R. Brown 1810

***Orites myrtoidea*** (Poepp. y Endl.) Benth y Hook. F. ex. 1895

(Figura A4.1 H y Figura A4.2 H)

**Sinónimos:** *Lomatia chilensis* Gay

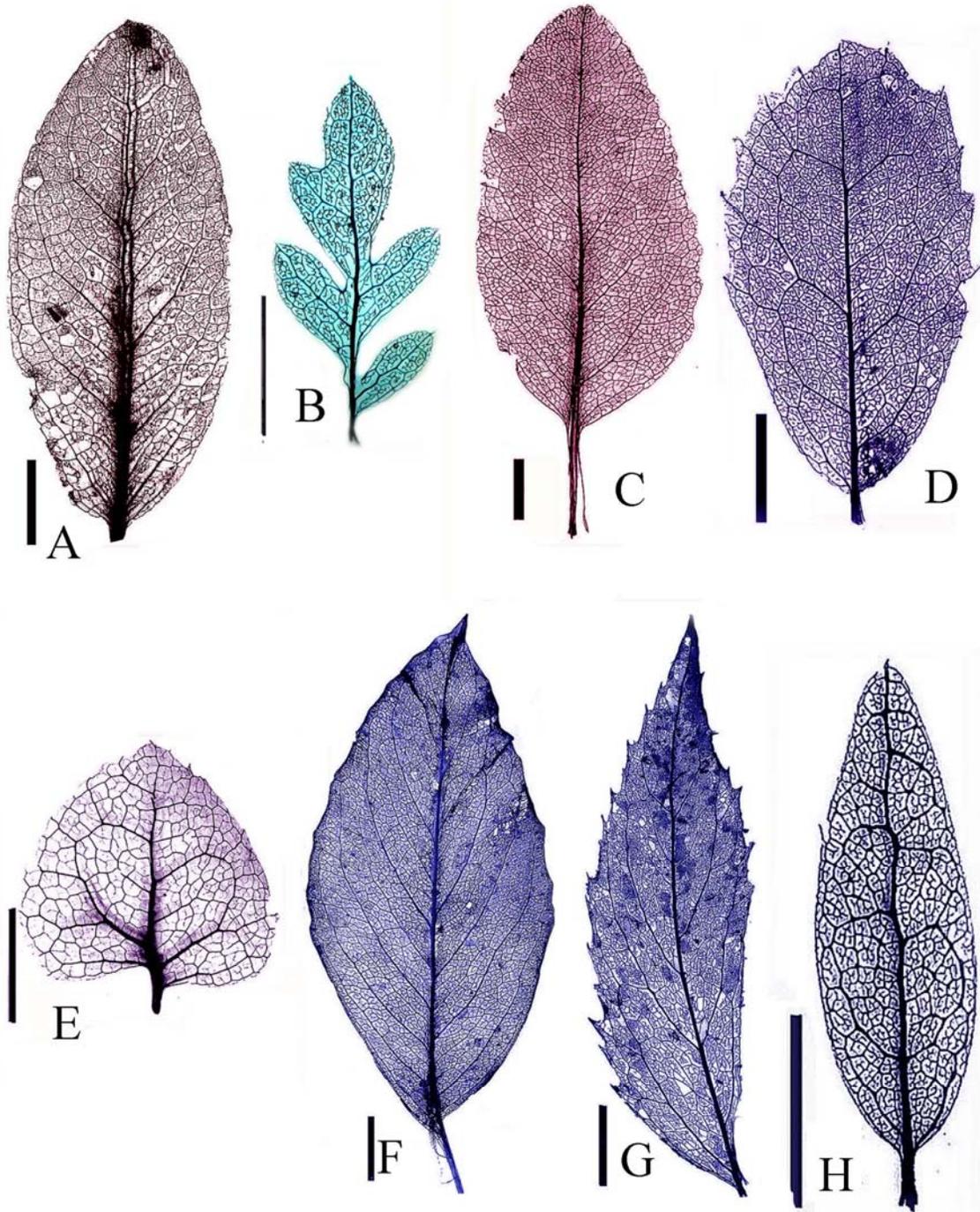
*Roupala myrtoidea* Poepp. y Endl.

**Distribución:** Provincia de Neuquén, Argentina. Sur de Chile.

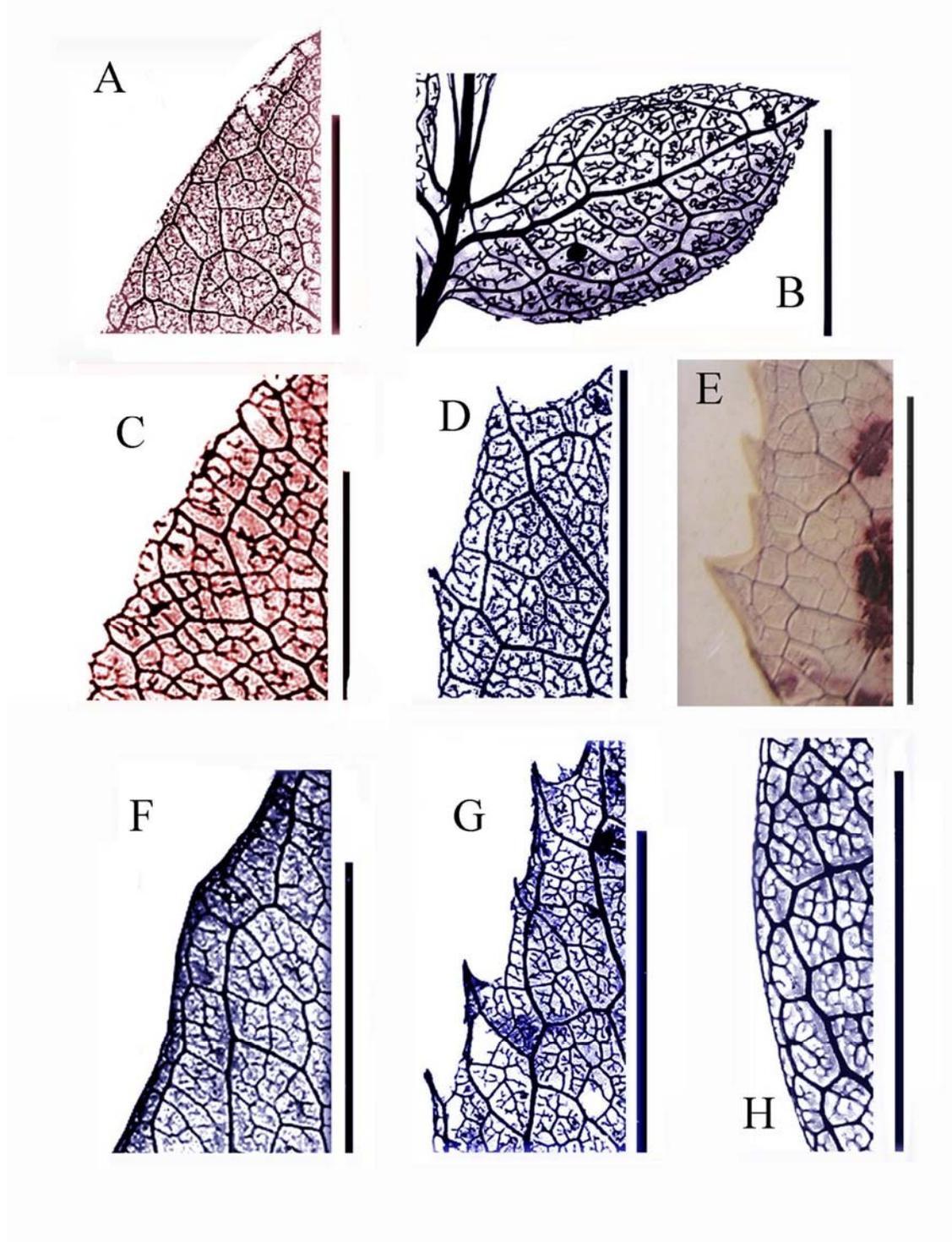
**Descripción:** Hojas simétricas, simples, de forma oblonga-elíptica, elíptica u oblonga lanceolada, nanófilas a micrófilas; ápice mucronado y base obtusa redondeada; 1.6–3.8 cm de largo y 0.5–1 cm de

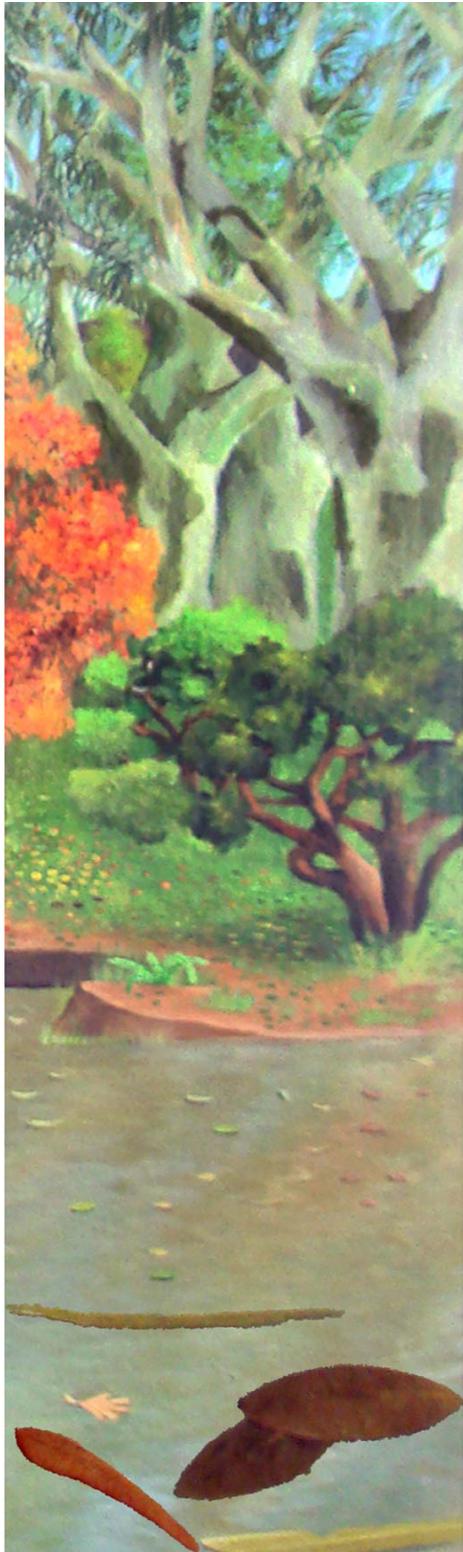
ancho. Textura coriácea. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 2–3 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría simple, pinnada y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría broquidódroma, 8 pares de venas secundarias, emergen irregularmente en ángulo agudo recto; uniformemente curvadas, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias. Venas de tercera categoría reticuladas al azar, de curso sinuoso, emergen en ángulo agudo de manera inconsistente. Venas de cuarta categoría reticuladas al azar. Venas de quinta categoría dicotomizadas. Areolas bien desarrolladas, orientadas al azar, alargadas, triangulares a cuadrangulares. Vénulas ramificadas 2 o mas veces. Venación última marginal ojalada completa.

**Figura A4.1:** Hojas de las Proteaceae actuales de Argentina. Escala  $\frac{1}{4}$  1 cm. **A**, *Embothrium coccineum* Forst y Forst; Mavrek 2975 (UNPSJB-TW). **B**, *Lomatia ferruginea* (Cav.) Brown; Pérez Moreau 59046 (BA). **C**, *Lomatia hirsuta* (Lam.)Diels; Mavrek 252 (UNPSJB-TW). **D**, *Lomatia dentata* (Ruiz et Pav.)Brown; Castellanos 21589 (BA). **E**, *Gevuina avellana* Molina; Mavrek 2721 (UNPSJB-TW). **F**, *Roupala brasiliensis* Klotzsch; Rojas 4420 (BAB). **G**, *Roupala meisneri* Sleumer; Correa 4651 (BAB). **H**, *Orites myrtoidea* (Poepp. y Endl.) Benth y Hook; Correa 9893 (BAB).



**Figura A4.2:** Detalles de la arquitectura de las hojas y de los dientes de las Proteaceae actuales de Argentina. Escala  $\frac{1}{4}$  1 cm. **A**, *Embothrium coccineum* Forst y Forst; Mavrek 2975 (UNPSJB-TW). **B**, *Lomatia ferruginea* (Cav.) Brown; Pérez Moreau 59046 (BA). **C**, *Lomatia hirsuta* (Lam.)Diels; Mavrek 252 (UNPSJB-TW). **D**, *Lomatia dentata* (Ruiz et Pav.)Brown; Castellanos 21589 (BA). **E**, *Gevuina avellana* Molina; Mavrek 2721 (UNPSJB-TW). **F**, *Roupala brasiliensis* Klotzsch; Rojas 4420 (BAB). **G**, *Roupala meisneri* Sleumer; Correa 4651 (BAB). **H**, *Orites myrtoidea* (Poepp. y Endl.) Benth y Hook; Correa 9893 (BAB)





CAPÍTULO 5

FAMILIA MYRTACEAE

## CAPITULO 5

### MYRTACEAE

#### **5.1. Introducción**

La familia Myrtaceae es una de las familias más grandes del mundo; comprende unos 140 géneros (Cronquist, 1981:142) y más de 3000 especies que se distribuyen en ambos hemisferios, aunque es mucho más diversa en el Hemisferio Sur (Hora 1978; Johnson y Briggs, 1979, 1981, Figura 5.1). En América se desarrollan naturalmente 35 géneros; de los cuales 23 géneros y 72 especies se hallan en Argentina, siendo 4 endémicas (Rotman, 2000, 2001, 2003). Aunque la mayoría de las especies se encuentran en zonas subtropicales-tropicales, 7 están restringidas a zonas templadas frías de Patagonia (Figura 5.2)

La familia comprende sufrútices, arbustos o árboles, con glándulas subepidérmicas en todos sus órganos, las hojas que son persistentes, presentan una filotaxis opuesta o raramente alterna, son simples y de margen entero, tienen una morfología muy característica que permite diferenciarlas fácilmente de otras familias. Las hojas se caracterizan por la presencia de una vena intramarginal prominente, venas de segunda categoría que corren paralelas entre ellas, venas de tercera categoría casi perpendiculares a la vena media, y finalmente por tener bases decurrentes con un pecíolo fuerte. Estos caracteres son considerados sinapomorfías para el grupo (Figura 5.3). Producen dos tipos de frutos: bayas (carnosas) y cápsulas (secas) con número variable de semillas (Boelcke, 1992; Cronquist, 1981; Makinson, 1990; Rotman, 1976 a y b, 1984, 2000, 2001 y 2003).

#### **5.2. El registro fósil**

La familia Myrtaceae tiene un rico registro fósil (Bande *et al*, 1986; Berry, 1925, 1938; Carpenter y Pole, 1995; Christophel y Lys, 1986; Christophel *et al*, 1987, 1992; Gandolfo *et al*, 1998; Hill, 1988; Hill y Macphail, 1983; Hill y Merrifield, 1993; Pole, 1989, 1992 y 1993; Poole *et al*, 2001 y 2003; Rozefelds, 1996) que incluye polen, hojas (en algunos casos con cutículas preservadas), frutos, semillas y maderas petrificadas. El registro proviene completamente del Hemisferio Sur (América del Sur, Antártida, Australia, Tasmania, y Nueva Zelanda).

El registro de hojas más antiguo para la familia en Patagonia corresponde al Cretácico de Santa Cruz, con *Myrtoidea patagonica* Passalía *et al*. 2001; taxón descrito en base a materiales colectados en Bajo de los Corrales, Grupo Baqueró, Formación Punta del Barco, cuya edad es Aptiana (Archangelsky, 1967; Cladera, 1998; Cladera *et al*, 1999, 2002; Llorensz, 2005). La familia también está registrada en el Eoceno de Patagonia mediante fósiles asignados a los géneros *Eucalyptus*, *Eugenia*, *Psidium*, *Myrcia* y *Myrcianthes* (Tabla 5.1).

**Tabla 5.1:** REGISTRO DE LA FAMILIA MYRTACEAE EN EL PALEOCENO Y NEÓGENO DEL SUR DE AMÉRICA DEL SUR Y ANTÁRTIDA (\* ESPECIES DE POSICIÓN INCIERTA). TIPO DE FÓSIL: H=HOJA, S= SEMILLA, F=FRUTO Y M=MADERA PERMINERALIZADA.

Localidad	Formación	Edad	Tipo	Especie	Autor
<b>ARGENTINA</b>					
Cerro Baguales, Santa Cruz	no indicada	Cretácico Superior	L	<i>Myrcia santacruzensis</i>	Berry, 1937
Pampa María Santísima, Sarmiento, Chubut.	Salamanca	Paleoceno inferior	L	<i>Myrtaceae</i>	Martínez, 1988
Laguna del Hunco, Chubut	Tufolitas de Laguna del Hunco	Eoceno inferior (Wilf <i>et al.</i> , 2003)	L	<i>Myrcia chubutensis</i>	Berry, 1925
			L	<i>Myrcia reticulato-venosa</i> <i>Myrcia deltoidea f. ovata</i>	Traverso, 1951
			F	<i>Carpolithus chubutensis</i> ( <i>Myrtaceae?</i> )	D de Cabrera y F. Romero, 1990
Río Pichileufú, Río Negro	Ventana	Eoceno medio (Wilf <i>et al.</i> , 2005)	L	<i>Myrcia reticulato-venosa</i> <i>Myrcia chubutensis</i> <i>Myrcia deltoidea</i> <i>Myrcia deltoidea f. ovata</i> <i>Myrcia deltoidea f. inequilateralis</i> <i>Myrcia obovata</i> <i>Psidium araciforme</i> <i>Myrcogenia tertiaria</i>	Berry, 1938
Río Turbio, Santa Cruz	Río turbio	Eoceno (Hünicken 1955,1966)	L	<i>Myrcia reticulato-venosa</i> <i>Myrcia chubutensis</i> <i>Myrcia</i> sp <i>Psidium licciardoi</i> <i>Eugenia rioturbiensis</i>	Hünicken, 1966
S. Bernal, SE Bariloche, Río Negro	Ñirihuau	Olig. superior a Mioceno inferior (Malumián, 1999)	L	<i>Myrcia nitens</i>	Berry, 1928
Ñirihuau, Río Negro	Ñirihuau	Olig. superior a Mioceno inferior (Malumián, 1999)	L	<i>Myrcia patagonica</i> <i>Myrcia</i> cfr. <i>nitens</i>	Fiori, 1938
Chenqueñiyeu, Cerro Runge y Cerro Bernal, Río Negro	Ñirihuau	Oligoceno superior a Mioceno inferior (Malumián, 1999)	L	<i>Myrcia nitens</i> <i>Myrcia andina</i> <i>Myrciaria acuminata</i> <i>Eugenia comparabilis</i> <i>Sytrax? feruglioi</i>	Fiori, 1940
Mina Jorge Newbery, Neuquén.	Ñirihuau	Olig. superior a Mioceno inferior (Malumián, 1999)	F	<i>Eucalyptus patagonicus</i>	Frenquelli, 1953a
Yacimiento 1, Bariloche, Río Negro	Ñirihuau	Olig. superior a Mioceno inferior (Malumián, 1999)	L	<i>Myrcia deltoidea</i>	Romero y Arguijo, 1981
Región Baguales, T. del Fuego	no indicada	Mioceno	L	<i>Myrcia nitens</i> <i>Myrtiphyllum bagualense</i>	Dusen, 1908
Alto Río Chalfá, Río Negro	no indicada	no indicada	F	<i>Myrcia acutifolia</i> <i>Myrcia santacruzensis</i>	Frenquelli, 1953b

Tucumán	San José	Mioceno	L	<i>Myrciophyllum tucumanensis</i>	Anzótegui, 2002
<b>CHILE</b>					
Lota y Coronel	Curanilahue (Miembro Lota) (Pineda 1983, Gayó et al. 2005)	Eoceno inferior (Biró-Bagóczy, 1982; Frutos et al. 1982; Tanai, 1986)	L	<i>Myrcia reticulato-venosa</i> <i>Myrcia deltoidea</i> <i>Myrcia nitens</i> <i>Myrcia costatoides</i> <i>Myrciaria acuminata</i> <i>Myrciophyllum ambiguaeoides</i> <i>Psidium membranaceum</i>	Engenhardt, 1891
Concepción-Arauco	Curanilahue (Miembro Lota) (Pineda 1983, Gayó et al. 2005)	Eoceno inferior (Biró-Bagóczy, 1982; Frutos et al. 1982, Tanai, 1986)	L	<i>Myrcia reticulato-venosa</i>	Berry, 1922 a
Mocha Island, Chile Central. Isla de Quiriquina, Concepción	Curanilahue (Miembro Lota) (Pineda 1983, Gayó et al. 2005)	Eoceno inferior (Biró-Bagóczy, 1982; Frutos et al. 1982, Tanai, 1986)	M	<i>Myrcengenelloxylon pseudoapiculatum</i> <i>Myrcengenelloxylon maytenoides</i>	Nishida, 1984 ab; Nishida <i>et al.</i> , 1988; Poole <i>et al.</i> , 2001
Matanzas (Boca Pupuya y Goterones)	Navidad	Mioceno	L	Aff. <i>Agonis</i> sp Aff. <i>Callistemon</i> sp <i>Amomyrtus</i> sp <i>Aulomyrcia</i> sps (8 spp) <i>Myrcogenia</i> sps (4 spp.) Cf. <i>Myrcia</i>	Troncoso, 1991
<b>ANTÁRTIDA</b>					
Isla Marambio	Lopez de Bertodano y Sobral	Cretácico Superior y Terciario inferior	M	<i>Myrcengenelloxylon antarcticus</i>	Poole <i>et al.</i> , 2003
Península Fildes (Isla Rey Jorge).	Fossil Hill Formation	Eoceno (Shen 199 Smellie <i>et al.</i> , 1984, Fensterseifer <i>et al.</i> , 1988, Soliani <i>et al.</i> , 1988	M	<i>Myrcengenelloxylon antarcticus</i>	Poole <i>et al.</i> , 2001
Isla Marambio (Seymour Island group)	La Meseta	Eoceno Superior a Oligoceno Inferior (Elliot y Trautman 1982)	L	Hojas de myrtaceae	Gandolfo <i>et al.</i> , 1998

### **5.3. Taxonomía**

Cronquist (1981, 1988) incluye a la familia en el orden Myrtales (Tabla 5.2) junto a las familias Sonneratiaceae, Lythraceae, Penaeaceae, Crypteroniaceae, Thymeleaceae, Trapaceae, Punicaceae, Onagraceae, Oliniaceae, Melastomataceae, y Combretaceae, mientras que Thorne (1992) la ubica solo junto a Lythraceae, Onagraceae, Melastomataceae y Combretaceae. Para el

APG II (Angiosperm Phylogeny Group, 2003) Myrtaceae se encuentra incluida en el orden Myrtales, con las familias Alzateaceae, Combretaceae, Crypteroniaceae, Heteropyxidaceae, Lythraceae, Melastomataceae (+ Memecylaceae), Oliniaceae, Onagraceae, Penaeaceae, Psiloxylaceae, Rhynchocalycaceae y Vochysiaceae.

**Tabla 5.2:** POSICIÓN TAXONÓMICA DE LA FAMILIA MYRTACEAE SEGÚN DIFERENTES ESQUEMAS DE CLASIFICACIÓN.

Jerarquía	Cronquist, 1981, 1988	Thorne, 1992	APG, 2003
División	Magnoliophita	Angiospermas	Angiospermas
Clase	Magnoliopsida	Dicotiledóneas	Eudicotiledóneas
Subclase	Rosidae	Rutanae	Eudicotiledóneas Centrales Rosideas
Orden	Myrtales	Myrtales	Myrtales
Familia	Myrtaceae	Myrtaceae	Myrtaceae

A nivel intrafamiliar, De Candolle en 1828, basado en el tipo de fruto y su pericarpio, dividió a la familia en dos subfamilias Leptospermoideae y Myrtoideae. La primera se caracterizaba por desarrollar cápsulas dehiscentes y pericarpio seco, mientras que en la segunda los frutos son bayas indehiscentes con pericarpio succulento.

Recientemente, Wilson *et al* (2005) realizaron un estudio sobre la familia Myrtaceae combinando datos morfológicos y moleculares de secuencias *matK* y propusieron una nueva clasificación taxonómica. Estos autores reconocen dos subfamilias, Psiloxylloideae y Myrtoideae, y dividen a esta última en 17 tribus (Backhousieae, Chameulacae, Eucalypteae, Heteropyxideae, Kanieae, Leptospermeae, Lindsayomyrteae, Lophostemoneae, Melaleuceae, Metrosidereae, Myrteae, Osbornieae, Psiloxyleae, Syncarpieae, Syzygieae, Tristanieae, Xanthostemoneae).

En Argentina solo habitan las tribus Metrosidereae y Myrteae. La primera está representada por una especie, *Tepualia stipularis*, que es endémica de las provincias de Chubut, Río Negro y Tierra del Fuego, mientras que la tribu Myrteae está presente con 21 géneros, *Myrrhinium*, *Amonyrtella*, *Psidium*, *Blepharocalyx*, *Campomanesia*, *Hexachlamys*, *Plinia*, *Guapurium*, *Siphoneugena*, *Myrciaria*, *Paramyrciaria*, *Calycorectes*, *Eugenia*, *Gomidesia*, *Calyptanthus*, *Myrcia*, *Amonyrtus*, *Ugni*, *Myrteola*, *Myrcogenia* y *Luma*, de los cuales solo los últimos 5 se encuentran en Patagonia.

#### **5.4- Descripciones sistemáticas**

**Familia Myrtaceae** Juss 1763

**Subfamilia Myrtoideae** Sweet 1827

**Tribu Eucalypteae (Benth.) Wilson 2005**

**Género *Eucalyptus* L'Héritier 1788**

***Eucalyptus patagonicus* Frenguelli 1953**

**(Figura 5.4, A)**

**Holotipo:** La Plata LPPb-10998 (Tipo 72).

**Localidad:** Cerca de “mina de carbón Jorge Newbery”, Provincia de Neuquén, Argentina.

**Edad y Estratigrafía:** Mioceno, Formación Ñirihuau.

**Descripción:** Umbelastro formado por 3 frutos maduros pedicelados. Los frutos son cápsulas globosas, leñosas, de 6.5 mm de ancho y 6 mm de alto con pedúnculos cortos que varían entre 2 y 4.5 mm de largo, y se unen en un eje central (Figura 5.4 A). El receptáculo es semiesférico, se observa el anillo estaminal y restos de valvas. Las valvas aparentemente son excertas.

**Género *Eucalyptus* L'Héritier 1788**

**Subgénero *Symphyomyrtus***

***Eucalyptus* sp 1**

**(Figura 5.4, B: derecha, C: izquierda; Figura 5.5, A-J)**

**Holotipo:** Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina MPEF-Pb-981 A y B.

**Localidad:** Localidad Laguna del Hunco, Sierra de Huancache, Provincia del Chubut, Argentina.

**Edad y Estratigrafía:** Eoceno temprano, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Material adicional:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina. Material flotante: MPEF-Pb-2371, 2379.

Localidad 6: MPEF-PB-2372, 2374, 2375 A y B, 2378. Localidad 13: MPEF-Pb-2373.

Localidad 15: MPEF-Pb-2376, 2377.

**Descripción:** Umbelas pedunculadas formadas por al menos tres umbelastros; los pedúnculos varían entre 5-39 mm de largo y 1-2.5 mm de ancho; cada umbelastro está compuesto por tres-cinco-siete cápsulas maduras, leñosas y pediceladas. Las cápsulas son campanuladas y pediceladas, de 4.0- 5.5 mm de alto y 3.5- 6.0 mm de ancho (Figura 5.5 A, D, E, F, G y H). En cada cápsula se distinguen el receptáculo, el disco, la cicatriz caliptral y el anillo estaminal (Figura 5.4 B y C). El receptáculo (hipanto) es semiesférico (Figura 5.4 C derecha; Figura 5.5 B y J), hacia la parte superior del mismo puede observarse claramente la cicatriz caliptral dejada por la caliptra/opérculo al caer, el anillo estaminal (que es de 1.0- 2.0 mm de ancho) que es el remanente del androceo, y el disco que es la zona entre el anillo estaminal y las valvas. Las valvas son 5-6 e inclusas. Los pedicelos tienen 1-3.5 mm de largo y 0.5-1 mm de ancho. En el

pedúnculo de la infructecencia se pueden observar cicatrices triangulares probablemente dejadas por los pedicelos de los frutos al caer.

**Comentarios:** El género *Eucalyptus* comprende aproximadamente unas 700 especies actuales, las cuales crecen exclusivamente en Australia e islas circundantes (Maiden, 1903-1931; Blakely, 1934; Mangieri y Dimitri, 1961, Prior y Johnson, 1971; Brussa, 1994). Este género se caracteriza por poseer flores solitarias, o en panículas o umbelas simples o compuestas las cuales pueden ser axilares o terminales (Rotman, 2000; Johnson y Briggs, 1979). Las unidades florísticas básicas de estas inflorescencias se denominan umbelastros (umbellaster en Inglés) término utilizado sólo en la literatura para describir a las unidades florísticas del género *Eucalyptus*. Los frutos de *Eucalyptus* son cápsulas dehiscentes y junto con los caracteres de la corteza constituyen los elementos específicos frecuentemente utilizados en todos los tratamientos taxonómicos. Los frutos son muy variados en cuanto a la forma (campanulada, hemisférica, globosa, urceolada, cilíndrica, claviforme, ovoide, piriforme, etc. ), la superficie del hipantio (lisa, angulosa, verrugosa, con costillas, etc.), el número de valvas (3 a 6), el tipo de valvas (excertas, a nivel del disco o inclusas), el tipo de disco (excerto, a nivel o incluso), el grosor de la cicatriz opercular (también llamada cicatriz caliptral) y del anillo estaminal, como así también las características de los pedicelos que los sostienen (como tamaño y forma cilíndricos, angulosos o achatados). Las diferentes morfologías de las cápsulas se debe al desarrollo del ovario, que durante el proceso de maduración supera en volumen al hipantio originando tres formas básicas, (1- emergiendo parcialmente sobre el borde del hipantio; 2- se puede mantener al mismo nivel y 3- no se desarrolla completamente y queda de manera inclusiva; Brussa, 1994; Figura 5.6). Las cápsulas presentan dehiscencia valvar, observándose entre 3-6 valvas siempre apicales (Mangieri y Dimitri, 1961; Rotman, 2000). El género también se caracteriza por su gran variabilidad en los caracteres de arquitectura foliar (tamaño y simetría de la hoja, tipo de ápice y base, número de venas secundarias y sus ángulos de emergencia y regularidad, presencia de venas intersecundarias, venación de tercera, cuarta y quinta categorías), los cuales en combinación con la presencia de glándulas oleosas son usados en claves taxonómicas.

Frenguelli (1953, pág. 209) describe a la especie fósil *Eucalyptus patagonicus* basado en un único ejemplar colectado por el Dr. Licciardo, diciendo que el fósil consiste en “una ramita fructífera,...., desde primera vista revela corresponder al género *Eucalyptus*”. *E. patagonicus* consiste en un único umbelastro (infrutescencia) compuesto por tres frutos. El fósil no se encuentra bien preservado, por lo cual no se puede asegurar el número de frutos que eran

parte del umbelastro. Independientemente de este hecho, es claro que el fósil puede ser ubicado taxonómicamente como perteneciente a *Eucalyptus* debido a que se puede observar el receptáculo, la cicatriz caliptral y el anillo estaminal. Aunque no muy bien preservadas se pueden observar un par de valvas que parecen ser excertas. Al estudiar el fósil, Frenguelli lo compara (Figura 5.3 A, izquierda y derecha) con tres especies de *Eucalyptus*, *E. viminalis*, *E. tereticornis* y *E. camaldulensis*. Revisando el ejemplar descrito por Frenguelli, se llegó a la conclusión de que, si bien el fósil puede ser ubicado en el mencionado género, el establecimiento de comparaciones confiables es imposible debido al pobre estado de conservación del fósil. Desafortunadamente, esta especie fósil está basada en un único ejemplar, y no se han localizado otros ejemplares provenientes de la misma localidad/formación, por lo que no sería apropiado enmendar la diagnosis de Frenguelli para incluir los materiales de Laguna del Hunco.

La nueva especie fósil de Patagonia, *Eucalyptus* sp 1, comprende infrutescencias dispuestas en umbelas compuestas pedunculadas formadas por al menos de tres umbelastros pedicelados. Debido a que no se encuentran en conexión orgánica con hojas es imposible verificar si son terminales o axilares. Cada umbelastro está compuesto por tres o cinco cápsulas leñosas, aunque es posible determinar que el número de cápsulas que realmente formaron el umbelastro fue 7. Esto se debe que se pueden observar las cicatrices dejadas por los pedicelos al caer las dos cápsulas restantes. El número de flores/frutos en el género *Eucalyptus* es siempre impar, variando en las especies que producen flores solitarias (1 flor por pedicelo) hasta aquellas que producen 11 flores por umbelastro (Maiden, 1903-1931; Mangieri y Dimitri, 1961; Prior y Johnson, 1971; Brussa, 1994). La presencia de 3, 5 o 7 cápsulas en los umbelastros de los fósiles está dentro del patrón para el género.

Los géneros de Myrtaceae que producen cápsulas con pericarpio seco pertenecen a las tribus Eucalyptae, Backhousieae, Chamelaucieae, Kanieae, Leptospermeae, Lophostemoneae, Melaleuceae, Metrosidereae, Syncarpieae y Tristanieae, todas dentro de la subfamilia Myrtoideae y en la tribu Heteropyxideae dentro de la subfamilia Heteropyxideae (Wilson *et al.*, 2005). Heteropyxideae, Backhousieae, Leptospermeae, Melaleuceae y Syncarpieae (*Syncarpia*) desarrollan frutos sésiles, solitarios, dispuestos en espigas o agrupados en cabezuelas, y en algunos géneros el hipanto de los frutos se fusionan entre sí; mientras que los de la tribu Chamelaucieae producen frutos solitarios o dispuestos en corimbos. Los frutos producidos por los miembros de las tribus Lophostemoneae, Kanieae y Tristanieae son cápsulas con 3 valvas excertas. Los géneros de la tribu Metrosidereae presentan frutos con

costillas longitudinales. Los frutos asignados a *Eucalyptus sp. 1*. son completamente diferentes a los producidos por los miembros de las tribus mencionadas.

Los frutos en *Eucalyptus sp. 1* se encuentran siempre dispuestos en umbelastros, son cápsulas pediceladas con hipantios que nunca se fusionan entre sí y presentan un hipanto liso.

El grupo “*Eucalyptus?*” sensu lato está formado por todos los 7 géneros de la Tribu Eucalypteae (*Allosyncarpia*, *Angophora*, *Arillastrum*, *Corymbia*, *Eucalyptopsis*, *Eucalyptus* y *Stockwellia*). Estos géneros muestran una gran variabilidad de formas en los caracteres analizados. *Angophora* presenta frutos con costillas longitudinales por lo cual se descarto la posibilidad de que los fósiles pertenezcan a dicho género. *Allosyncarpia*, *Arillastrum*, *Eucalyptopsis* y *Stockwellia* producen infrutescencias semejantes a cabezuelas formadas por 1-4 cápsulas sésiles. A su vez, en los géneros *Arillastrum* y *Stockwellia*, el hipanto de los cápsulas se fusionan, a diferencia del fósil. De los siete géneros mencionados, solo *Corymbia* y *Eucalyptus* poseen el brote floral cubierto con una caliptra (u opérculo) formada por perianto que se fusiona. En general, este carácter rara vez se preserva en los fósiles (Rozefelds, 1996). Los fósiles hallados en Patagonia no preservaron sus respectivos opérculos, aunque la presencia de los mismos se infiere debido a que en todas las cápsulas es posible observar la cicatriz caliptral dejada por el opérculo al caer. Todas las especies de *Corymbia* poseen frutos urceolados, al igual que algunas especies de *Eucalyptus*, pero esta forma cápsular no se observó en los fósiles. Las cápsulas de la especie fósil siempre son campanuladas. Generalmente, al madurar las flores de las especies actuales de *Eucalyptus* pierden el opérculo dejando expuesto el androceo. En el lugar de dehiscencia del opérculo queda la cicatriz caliptral. Cuando los estambres han liberado el polen, y el ovario comienza ya a desarrollarse en fruto, caen dejando una banda entre la cicatriz caliptral y el disco, esta banda se conoce como el anillo estaminal. Al madurar completamente, se pueden observar las 3-6 valvas ya formadas. Todos estos caracteres son observados en los fósiles asignados aquí como *Eucalyptus sp. 1*. En cada cápsula fósil se observa la cicatriz caliptral indicativa de la presencia de un opérculo (probablemente se haya caído previamente al proceso de fosilización), el anillo estaminal se observa entre la cicatriz caliptral y las valvas y el número de valvas se encuentra dentro del rango registrado para el género moderno.

De las especies actuales de *Eucalyptus* cerca del 70% poseen inflorescencias de apariencia umbeliforme, con más de tres flores por pedúnculo, y con pedúnculos cilíndricos. De las 91 especies actuales analizadas de los subgéneros *Corymbia* (6 spp.), *Idiogenes* (1 sp), *Monocalyptus* (26 spp) y *Symphomyrtus* (58 spp), se observó que solo 34 especies son comparables al fósil porque poseen disco y valvas inclusas; pero considerando los caracteres combinados de tipo

de infrutescencia, con más de tres flores por pedúnculo, pedúnculos cilíndricos, tipo de fruto, forma, tipo de disco, tipo de valvas y número de valvas, se observó que solo dos especies pertenecientes a la tribu *Symphyomyrtus*, *E. acmenoides* y *E. sideroxylon*, son semejantes al fósil porque comparten todos los caracteres nombrados anteriormente. *E. acmenoides* difiere del fósil *Eucalyptus sp 1* en que la inflorescencia es de 7-15 frutos dispuestos de forma simple a lo largo de una rama, semejando una panoja, y no una umbela de umbelas como se observa en el fósil. *E. sideroxylon* sería la especie actual más afín al taxón fósil *Eucalyptus sp 1* debido a que produce umbelastros de 3-7 frutos campanulados, pedunculados y leñosos, pedúnculos cilíndricos, disco incluso, con 4 o 5 valvas inclusas. Esto nos permite incluir a la especie fósil en el subgénero *Symphyomyrtus*.

Entre los géneros americanos, solo *Tepualia* produce frutos capsulares dehiscentes, con pericarpio seco. Se caracterizan por ser triloculares, tener estilo persistente luego de la maduración y por poseer 4-5 costillas longitudinales en correspondencia con los sépalos que también son persistentes (Movia y Rotman, 1988), caracteres no observados en los fósiles.

***Eucalyptus chubutensis* (Berry) comb. nov.**

**(Figura 5.7 A-K)**

**Sinónimos:** *Myrcia chubutensis* Berry 1925

**Sintipos:** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USNM 219117 A y B, USNM 219118 A y B.

**Localidad de los Sintipos:** Río Pichileufú, Provincia de Río Negro, Argentina.

**Edad y estratigrafía de los Sintipos:** Eoceno medio, Formación Ventana.

**Material adicional estudiado:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina. Localidad 1: MPEF-Pb-2288; Localidad 2: MPEF-Pb-1044, 1045, 2257, 2267, 2271, 2275, 2316, 2360, 2362; Localidad 3: MPEF-Pb-2361; Localidad 4: MPEF-Pb-2261, 2264, 2265, 2272, 2280, 2286, 2297, 2315, 2329, 2334, 2335; Localidad 5: MPEF-Pb-2325; Localidad 6: MPEF-Pb-2258, 2259, 2260, 2262, 2263, 2266, 2268- 2270, 2273, 2274, 2276- 2279, 2281- 2285, 2287, 2289, 2290-2296, 2298- 2302, 2324, 2326- 2328, 2330- 2332, 2333, 2387; Localidad 13: MPEF-Pb-2215- 2256, 2303- 2307, 2309-, 2314, 2318- 2320, 2322, 2323, 2336- 2364; Localidad 16: MPEF-Pb-2317; Localidad 22: MPEF-Pb-2308, 2321; Localidad 23: MPEF-Pb-2365.

**Edad y Estratigrafía del material adicional:** Eoceno temprano, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Descripción:** Micrófilos a notófilos simples, con glándulas laminares (Figura 5.7 J), de más 4-10.5 cm de largo y 0.4-1.9 cm de ancho (relación largo/ancho 4.5 -10); lámina probablemente coriácea, simétrica, elíptica- lanceoladas a linear-lanceoladas, algo falcadas (Figura 5.7 A-H, K); base aguda y cuneada, y ápice agudo cuneado, atenuado o acuminado. Margen entero. Pecíolo fuerte, alado y marginal de 2.1 cm de largo y 1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, prominente, simple y de recorrido derecho; sin venas agróficas. 15-30 pares de venas secundarias, venación de segunda categoría camptódroma, broquidódroma, con una vena paramarginal formada por la unión de venas secundarias (Figura 5.7 I), y una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercer orden; las venas secundarias emergen en ángulo agudo de manera irregular (40°- 45° en la base de la hoja y, 70°-75° en el ápice); tienen recorrido derecho o levemente curvado y están espaciadas regularmente y son paralelas unas de otras. Presenta ninguna o una vena intersecundaria compuesta por cada área intercostal, que emerge de la vena media. Las venaciones de tercera y cuarta categoría presentan un modelo reticulado al azar, las venas terciarias presentan inserción recta u obtusa. Presenta una areolación bien desarrollada, con areolas de 3, 4 o 5 lados. Venación última marginal ojalada completa (Figura 5.7 I).

**Comentarios:** Comparando los fósiles a las especies nativas actuales de Argentina, se observó que difieren en la presencia o ausencia de la vena paramarginal, de la vena intramarginal y el número de venas intramarginales. Los fósiles se caracterizan por la presencia de una vena paramarginal y una única vena intramarginal y 15-30 pares de venas de segunda categoría. Estos caracteres nos permiten distinguir a los fósiles de numerosas especies, ya que muy pocas presentan esta combinación. Considerando a los géneros de Myrtaceae, los géneros *Myrcia* (Figura A5.7 B, C, F, H, J), *Luma* (Figura A5.5 J), *Myrcianthes* (Figura A5.8), *Myrceugenia* (Figura A5.6), *Gomidesia* (Figura A5.5 B), *Calyptanthus* (Figura A5.1 M), *Siphoneugena* (Figura A5.11 B) y *Psidium* (Figura A5.10) presentan una vena paramarginal y una única vena intramarginal, pero ninguno posee numerosas venas secundarias.

Se observó que las especies de los géneros *Myrteola*, *Tepualia*, *Paramyrciaria*, *Hexaclamys* y *Campomanesia* no presentan vena paramarginal (Figuras A5.9 A-C, A5.1 A-C, A5.9 D-E, A5.2 y A5.5 D-H). Mientras que las especies de *Calycorectes* (Figura A5.1 L), *Plinia trunciflora* (Figura H), *Eucalyptus cinerea* (Figura A5.12 G), *Myrcia selloi* (Figura A5.7 K), *Eugenia lilloana*, *E. hyemalis*, *E. pitanga*, *E. repanda*, *E. moraviana* y *E. burkartiana*, (Figura A5.3 y A.4) muestran una vena paramarginal y dos venas intramarginales.

Los fósiles descritos por Berry (1925, 1938) como *Myrcia chubutensis* no corresponden al

género *Myrria*. Este género se caracteriza por poseer hojas elípticas, sin glándulas laminares, con una vena paramarginal y una o dos venas intramarginales. En contraste, los fósiles se caracterizan por la combinación de los siguientes caracteres: forma de la hoja elíptica-lanceoladas a linear-lanceolada algo falcadas, presencia de glándulas laminares, una vena paramarginal que corre paralela al margen de la hoja, y una única vena intramarginal.

Al estudiar la arquitectura foliar de las especies actuales de Myrtaceae argentinas, se comprobó que ninguna comparte la combinación de los caracteres observada en los fósiles de la Laguna del Hunco. Sin embargo, se observó que esta combinación de caracteres se encuentra en algunas especies actuales de *Eucalyptus*. Es interesante el hecho de que algunas hojas que presentan la combinación mencionada se encontraron en las mismas localidades y en las mismas piezas con los umbelastros, aunque no en conexión orgánica. Se analizaron algunas especies de los géneros actuales de Australia, tales como *Corymbia*, *Lophostemon* y *Eucalyptus*. Se observó que *Corymbia* se diferencia de los fósiles en que no presenta vena paramarginal, y exhibe hojas elípticas a oblongas con base obtusa redondeada, algo cordada (Figura A5.11 E, G) con 11 a 16 pares de venas secundarias. *Lophostemon* difiere de los fósiles de Patagonia en que muestra hojas ovadas a elípticas, con base obtusa redondeada (a veces cuneada, Figura A5.11 I, K) y con 13 a 14 pares de venas secundarias. Se observó que la mayoría de las especies de *Eucalyptus* se caracterizan por poseer un pecíolo fuerte y prominente (Figura A5.12 D, E, J, K, N, O, Q, R; Figura A5.13 A, D, E, H), margen entero, hojas de forma variada pero la mayoría presenta hojas linear-lanceoladas y falcadas, con glándulas laminares, con una vena paramarginal y una vena intramarginal (en casos excepcionales pueden presentar dos venas intramarginales, como en *E. cinerea*, Figura A5.12 H), venación de primera categoría pinnada, con una vena media fuerte, venación de segunda categoría camptódroma-broquidódroma, venación de tercera categoría reticulada al azar, venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. De acuerdo a Pole (1993), la combinación de los siguientes caracteres: forma de la hoja falcada, presencia de glándulas laminares, una vena paramarginal que corre paralela al margen de la hoja, y una única vena intramarginal se manifiesta únicamente en el género *Eucalyptus*, por lo que se consideró acertada la ubicación de los fósiles hallados en Laguna del Hunco dentro de este género.

*Syzygioides americana* (Lesquereux) Manchester et al. (1998), un taxón del Eoceno medio de la región de las Montañas Rocallosas de Colorado, USA, fue anteriormente clasificada como *Eucalyptus americana* por Lesquereux 1872. Esta especie fósil se caracteriza por las hojas elípticas- linear lanceoladas, margen entero con sinuosidades, sin glándulas laminares, pecíolo prominente, venación de primera categoría pinnada, eucamptódroma, vena media fuerte-

curvada, con una vena paramarginal muy conspicua, pero sin vena intramarginal; la venación de tercera categoría muestra un patrón percurrente, algo sinuoso. Debido a que no presenta la combinación de caracteres de *Eucaplytus* es que Manchester et al (1998) erigen un nuevo género fósil para acomodar taxonomicamente a los materiales estadounidenses. Los materiales de Patagonia difieren ampliamente de los materiales del Hemisferio Norte, por lo cual no se establecen comparaciones formales.

**Tribu Myrteae** DC. in Schltld. 1827

**Género *Psidium*** Linné 1753

***Psidium araciforme*** Berry 1938

**(Figura 5.5 L-M)**

**Holotipo:** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USNM 40489.

**Localidad:** Río Pichileufú (no se conoce la localidad precisa), Provincia de Río Negro, Argentina.

**Edad y estratigrafía:** Eoceno medio, Formación Ventana.

**Descripción:** Hojas simples, de 7cm de largo y 4.5 cm de ancho, lamina coriácea, simétricas, notófilos elípticos; con base obtusa y redondeada (Figura 5.5 L). Ápice no preservado. Margen entero. Pecíolo no preservado. Venación de primera categoría pinnada, simple, fuerte y recta; sin venas agróficas. Cerca de 8–9 pares de venas secundarias, cladódromas, hacia el margen las venas secundarias se bifurcan (Figura 5.5 M). Con vena paramarginal en el ápice de la hoja. Las venas de segunda categoría emergen en ángulo agudo (en la base 60°, y en el ápice 50°), curvadas y separadas de manera uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con o sin venas intersecundarias. En la base y centro de la hoja las venas de tercera categoría son percurrentes opuestas y alternas, pero en la parte superior de la hoja la venación es reticulada al azar, las venas son de curso sinuoso y emergen en ángulo obtuso o recto. Venación de cuarta categoría no preservada

**Comentarios:** Analizando la arquitectura foliar de esta especie fósil y comparándola con las especies actuales de la Argentina, se descartó la ubicación de estos fósiles dentro de las especies de los géneros *Myrteola*, *Tepualia*, *Paramyrciaria*, *Hexaclamys* y *Campomanesia* debido que éstas no presentan vena paramarginal. Como los géneros *Myrciaria*, *Myrcia*, *Luma*, *Myrcianthes*, *Myrcogenia*, *Gomidesia*, *Calypttranthes*, *Siphoneugena*, *Myrrhinium* (Guantay, 2004a), *Blepharocalyx* (Guantay, 2004b; Romero y Dibbern, 1982), *Amomyrtus*, *Ugni*, *Eugenia*, *Calycorectes* y *Plinia* presentan una vena paramarginal a lo largo de toda la lámina, mientras que el fósil muestra una

vena paramarginal solo en el ápice de la hoja. La presencia de una vena paramarginal apical se observa sólo algunas de las especies del género actual *Psidium* (*P. guajava* y *P. guineense*, Figura A5.10 D, E). Se constató que los principales atributos del género *Psidium* se basan en la combinación de caracteres, incluyendo la presencia de una vena paramarginal, en algunos casos no muy conspicua, o solo observable en el ápice de las hojas, venas de segunda categoría bifurcadas cerca del margen, mientras que la venación de tercera categoría combina dos patrones dentro de la misma hoja: en partes basales percurrente opuesta y alterna y, en partes apicales, reticulada al azar. Es posible que la ubicación taxonómica del fósil descrito por Berry (1938) dentro del género *Psidium* (Figura 5.5 L) sea correcta, sin embargo mas especímenes son necesarios para confirmar esta asignación. Los caracteres preservados en el fósil concuerdan con los observables en *P. guajava* (Figura A5.10 D).

Existen registros para el género *Psidium* en el Paleoceno superior de Dakota del Norte (Crane *et al.*, 1990), USA y otro del Eoceno medio del sur de British Columbia (Pigg *et al.*, 1992), Canadá, pero estos registros no son comparables a los fósiles de Patagonia ya que corresponden a frutos con semillas anatómicamente preservados.

Hüniken (1966), basado en especímenes colectados en sedimentos de la Sección inferior de los estratos de Río Turbio, Santa Cruz, Argentina, aflorantes en las márgenes del arroyo Santa Flavia, describió un taxón fósil al que denominó *Psidium licciardoi*. Este fósil se basa en un único espécimen que es un resto parcial de una hoja. Para confirmar esta asignación se requieren nuevos y mas completos ejemplares de Río Turbio.

#### **Género *Myrcia* DC. ex Guillemín 1827**

##### ***Myrcia deltoidea* Engelhardt 1891**

##### **(Figura 5.6 A-Q)**

**Sinónimos:** *Myrcia reticulato-venosa* Engelhardt 1891 (USNM40484)

*Myrcia deltoidea* forma *ovata* Berry 1938 (USNM-40482)

**Holotipo:** National Museum of Natural History Smithsonian Institution, USNM 40480a, b, c.

**Localidad:** Río Pichileufú (no se conoce la localidad precisa), Provincia de Río Negro, Argentina.

**Edad y estratigrafía:** Eoceno medio, Formación Ventana.

**Material adicional estudiado:** Laguna del Hunco, cerca de Sierra de Huancache, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina. Localidad 2: 2390, 2393, 2401, 2400; Localidad 4: 2399; Localidad 6: 2388, 2389, 2394, 2392, 2395, 2398; Localidad 13: 2391, 2396, 2402; Localidad 15: 2397; Localidad 22: 976 (ty41).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, 4-9.8 cm de largo y 0.9-2.8 cm de ancho; simétricas (a veces algo asimétricas, Figura 5.6 E, O, Q), lámina coriácea, micrófilos elípticos (Figura 5.6 A-K, M-O); base aguda y cuneada; ápice agudo y acuminado o atenuado. Margen entero. Pecíolo fuerte (Figura 5.6 A, D, E, H, I, J, K, M, N, O, Q), simple y marginal de 4 mm de largo por 1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta (Figura 5.6 M). Sin venas agróficas. Con vena paramarginal formada por venas de segunda categoría, y con vena intramarginal formada por venas de tercera categoría (Figura 5.6 L, P). 14-15 pares de venas de segunda categoría, camptódroma, broquidódroma, las venas emergen en ángulo agudo (65°-75°) aumentando levemente hacia la base; recorrido recto con leve curvatura; espaciadas irregularmente. Presenta una o dos venas intersecundarias compuestas o simples en cada área intercostal. La venación de tercera categoría forma un reticulado al azar, de recorrido sinuoso y con ángulos obtusos (con respecto a la vena primaria), inconsistentemente variables. La venación de cuarta categoría forma un reticulado al azar. Presenta areolación bien desarrollada, con aréolas de 4 lados. Venación última marginal ojalada completa (Figura 5.6 P).

**Comentarios:** Analizando el fósil se observó que presenta una vena paramarginal y una única vena intramarginal. Los géneros que poseen esta combinación son *Myrcia* (Figura A5.7 B), *Luma* (Figura A5.5 J), *Myrcianthes* (Figura A5.8), *Myrcogenia* (Figura A5.6), *Gomidesia* (Figura A5.5 B), *Calyptranthes* (Figura A5.1 M), *Siphoneugena* (Figura A5.11 B) y *Psidium* (Figura A5.10). La venación de segunda categoría, en las especies de los géneros *Luma*, *Myrcianthes*, *Myrcogenia*, *Gomidesia*, *Calyptranthes*, *Siphoneugena* y *Psidium* emergen en ángulos de 30° a 65° (Figura A5.1 F, H, I, N; Figura A5.3 A, D, E, H, I, L, M, P, Q, R; Figura A5.5 A, I; Figura A5.6 A, D, E, F, I, J, M, N, Q; A.8 A, B, E, F, I, J, M, P; A.10 A, D, E, H, I, L, M, P, R, Figura A5.11 A, D). Las especies de *Myrcia* lo hacen en ángulos que varían entre 65° y 85°, dato coincidente con los fósiles de Patagonia. Debido a ello se consideró acertada la ubicación de los fósiles dentro de este género. La combinación única de caracteres para el género *Myrcia* consta de los siguientes atributos: hojas elípticas sin glándulas laminares, con una vena paramarginal y una o dos venas intramarginales, la venación de segunda categoría emerge en ángulos entre 65° y 85°.

Las especies del género *Myrcia* actuales de Argentina (Figura A5.7) se caracterizan por poseer hojas simétricas (a veces con base levemente asimétrica), micrófilos (aunque algunos pueden ser nanófilos o notófilos) elípticos, con 10 a 20 pares de venas secundarias que emergen en ángulo agudo de manera bastante regular (65°-85°); las venas secundarias se unen en arcos y forman una vena intramarginal (Figura A5.7 B, C, F, H, J). Todas las especies actuales estudiadas muestran una única vena intramarginal, excepto en *Myrcia selloi* donde se

observan 2 venas intramarginales: una externa formada por los ojales de venas de cuarta categoría y otra interna formada por la unión de los ojales de venas de tercera categoría (Figura A5.7 K); las venas de tercera y cuarta categoría muestran un patrón reticulado al azar; las venas de quinta categoría forman un retículo o se dicotomizan y, por último, la venación de mayor orden es sexta o séptima.

Las especies actuales de *Myrcia* se diferencian por la simetría de las hojas, la forma de la base, la presencia de una o dos venas intramarginales, la cantidad de venas de segunda categoría y la venación de mayor orden observada. *M. leptoclada* posee hojas con base levemente asimétrica (Figura A5.7 E), mientras que las otras especies poseen hojas simétricas. El fósil muestra hojas simétricas, aunque en algunos casos se observa una leve asimetría (Figura 5.6 E, O, Q).

*M. bombycina*, *M. larruoetana* y el taxón fósil exhiben hojas con base aguda cuneada o atenuada y ápice agudo atenuado o acuminado (Figura A5.7 D, G; Figura 5.6 A-F, H-K, M-O, Q), el resto de las especies poseen hojas con base obtusa redondeada o cordada y ápice obtuso redondeado o agudo-acuminado (Figura A5.7 A, E, I, L).

Engelhardt (1891) cita a los especímenes fósiles como *Myrcia deltoidea* en la flora de Lota y Coronel en Chile, junto a *M. reticulato-venosa*. En 1922, Berry cita nuevamente a *M. deltoidea* en la flora de Concepción Arauco, Chile. Años más tarde, el mismo autor cita esta especie (Berry, 1938) para la paleoflora del Río Pichileufú, junto a *Myrcia reticulato-venosa*, *M. chubutensis*, *M. deltoidea forma ovata*, *M. deltoidea forma inequilateralis*, *M. obovata*, *Psidium araciforme* y *Myrceogenia tertiaria*. Hüniken (1966) describe fósiles asignables a *M. deltoidea* para los estratos del Río Turbio, provincia de Santa Cruz. De acuerdo a las observaciones realizadas en este trabajo, se considera acertada la ubicación del fósil dentro del género actual *Myrcia*, debido a la coincidencia de varios caracteres: la forma de las hojas elípticas, 10 a 20 pares de venas de segunda categoría que emergen en ángulos agudos (65°-85°), el tipo de venación de tercera y cuarta categoría (reticulado al azar.), y la presencia de una vena paramarginal prominente y una o dos intramarginales. Cabe mencionar el parecido entre el fósil *M. deltoidea* con la especie actual *M. multiflora* (Figura 5.6 A-Q; Figura A5.7 I respectivamente), observando 18 caracteres coincidentes.

Debido a que varios caracteres se solapan entre las especies fósiles descritas por Berry (1938), se realizó una revisión cuidadosa de los materiales estudiados por Berry, y se concluyó que las especies descritas como *Myrcia reticulato-venosa* y *M. deltoidea forma ovata* pertenecen a la misma entidad, por lo tanto se propone sinonimizarlas dentro de *M. deltoidea* Berry (Tabla 5.5).

El taxón asignado por Berry a *Myrcia deltoidea* forma *inequilateralis* no es una Myrtaceae. De acuerdo a su arquitectura foliar y a la forma de su base, probablemente se trate de una Fabaceae, por lo que se descartó de dicha asignación.

**Tabla 5.5:** COMPARACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE *MYRCIA DELTOIDEA*, *M. RETICULATO- VENOSA*, *M. DELTOIDEA* FORMA *OVATA*.

Caracteres	<i>Myrcia deltoidea</i>	<i>Myrcia reticulato- venosa</i>	<i>Myrcia deltoidea</i> forma <i>ovata</i>
<b>Forma</b>	Elíptica	Elíptica	Elíptica
<b>Largo</b>	4 a 9,8 cm	3,25 a 8 cm	3,5-4,6
<b>Ancho</b>	0,9-2,8 cm	1 a 1,75 cm	1,5-1,6
<b>Relación L/A</b>	3:1 a 4:1	4:1 a 5:1	3:1
<b>Margen</b>	Entero	Entero	Entero
<b>Base</b>	Aguda atenuada	Aguda atenuada	Obtusa Redondeada
<b>Ápice</b>	Acuminado	Acuminado	Acuminado
<b>Pecíolo</b>	Fuerte, curvo de 0,5 a 0,8 cm largo	Fuerte, curvo de 1 cm largo	Fuerte, recto
<b>Vena primaria</b>	Fuerte, prominente, particularmente en la base	Fuerte y prominente (más delgada que en <i>M deltoidea</i> forma <i>ovata</i> )	Fuerte, prominente, particularmente en la base
<b>Venas secundarias</b>	Numerosas, paralelas, divergen a 65°-75°, fuertes 14-15 pares.	Numerosas, fuertes, paralelas, divergen a 60°-70°. 12-13 pares.	Numerosas, paralelas, divergen a 55-60°, fuertes 13-14 pares.
<b>Venas terciarias</b>	Reticulado al azar.	Reticulado al azar.	Reticulado al azar.

**Género *Eugenia* Linné 1753**  
***Eugenia* sp.**

**(Figura 5.7 A-C)**

**Holotipo:** MPEF-Pb-2385

**Localidad:** Localidad Laguna del Hunco, cerca de Sierra de Huancache, Provincia del Chubut, Argentina.

**Edad y Estratigrafía:** Eoceno temprano, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Material adicional estudiado:** Laguna del Hunco, cerca de Sierra de Huancache, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina. Localidad 2: MPEF-Pb-2380, 2382, 2383, 2384; Localidad 4: MPEF-Pb-2381.

**Descripción:** Hojas simples, 7.5- 12 cm largo y 1.7- 3.9 cm de ancho, lamina coriácea, simétrica, notófilos, ovadas, base aguda convexa y, ápice agudo cuneado algo redondeado (Figura 5.7 A). Margen entero. Pecíolo no conservado. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 15 pares de venas secundarias, camptódroma, broquidódroma. Con una vena paramarginal prominente formada por venas de segunda categoría (ubicada a 3-4 mm del margen hacia adentro), y dos venas intramarginales: una externa formada por ojales de venas de cuarta categoría, y una interna formada por la unión de

venas de tercera categoría, esta última ubicada a 2,5 mm del margen (Figura 5.6 B, C). Las venas de segunda categoría emergen en ángulo agudo (el par basal emerge a 45°, el resto de las venas emergen a 70°), se hallan levemente curvadas y espaciadas irregularmente. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venas de tercera categoría reticuladas al azar, a veces percurrentes alterno y opuesto, de curso sinuoso, emergen inconsistentemente en ángulo obtuso. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Areolas bien desarrolladas, orientadas al azar. Venación última marginal ojalada completa (Figura 5.6 C).

**Comentarios:** Como la especie fósil presenta una vena paramarginal y dos intramarginales, se descartan los géneros y especies que no poseen esos dos atributos. Los géneros *Myrciaria*, *Calycorectes*, y las especies *Plinia trunciflora*, *Myrcia selloi*, *Eugenia burkartiana*, *E. lilloana*, *E. hyemalis*, *E. moraviana*, *E. pitanga* y *E. repanda* poseen dos venas intramarginales al igual que el taxón fósil (Figuras A.8 N; A.1 L; A.9 H; A.7 K; A.3 D, J, F, N, O; A.4 F).

En la base de la hoja, el fósil muestra venas de segunda categoría que emergen en ángulos agudos de 45° y en el ápice de 70°, lo que indica la presencia de ángulos agudos angostos en la base y ángulos agudos anchos hacia el ápice. Debido a esto se descartaron todas las especies que no presentan este tipo de modelo de ángulos de emergencia. También se descartaron los taxones que contenían ángulos muy diferentes al fósil, como puede verse en *Myrcia selloi*, las venas de segunda categoría emergen en ángulos de 70°-75° en la base de la hoja y en ángulos de 85°-90° en el ápice de la misma (Figura A5.7 L).

Si bien no todas las especies de *Eugenia* contienen los mismos caracteres que el fósil, se asignó el fósil a este género debido al parecido con algunas especies del género. Por ejemplo *Eugenia burkartiana*, *E. lilloana* y *E. pitanga* comparten varios caracteres con el fósil, como por ejemplo la simetría, la misma venación de 1°, 2°, 3° y 4° categorías y los ángulos de emergencia de las venas de segunda categoría similares, (Figura A5.3 A, I, Q, R).

Este género se caracteriza por contener vena paramarginal y una o dos venas intramarginales. En el caso de poseer una única vena intramarginal la misma está formada por los ojales de venas terciarias y, cuando poseen dos venas intramarginales, la externa (la más cercana al margen) está formada por la unión de venas de cuarta categoría y la interna por venas de tercera categoría. *Eugenia burkartiana* muestra una vena paramarginal ubicada a 3-4 mm del margen hacia adentro (Figura A5.3 D, este carácter fue observado en el fósil, sobre todo en la mitad inferior, y en algunos especímenes fósiles fue más notorio que en otros (Figura 5.7 B y C).

Otro carácter observado fue que las especies *E. parodiana*, *E. pitanga*, *E. puniceifolia* y *E. pyriformis* poseen menos de 9 pares de venas secundarias (Figura A5.3 P-R; y Figura A5.4 A, D), las especies restantes al igual que el taxón fósil contienen entre 9 y 17 pares de venas secundarias.

La inclusión del taxón fósil dentro del género *Eugenia* se debió a que compartían una serie de caracteres de manera única, como hojas simples, simétricas (algunas con leve asimetría en la base de la hoja), 8-17 pares de venas secundarias que emergen en ángulos menores en la base y mayores en el ápice (base de 30°-45°, y centro-ápice 55°-85°), con una vena paramarginal y dos venas intramarginales, con venación de tercera categoría reticulada al azar o percurrente alterna y opuesta, venas de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar, aréolas bien desarrolladas y vénulas ramificadas una, dos o más veces (Figuras A.3 y A.4).

Existen dos registros fósiles para el género, *Eugenia comparabilis* Berry del Mioceno Medio en 3 localidades del Valle Magdalena en Colombia, (Berry 1936) y *Eugenia* sp. del Mioceno Superior de Paraje Solo en México (Graham 1987). Estos dos registros evidentemente son dudosos porque los restos son muy fragmentarios y su estado de preservación no es bueno, por lo que para confirmarlos se necesitan nuevos especímenes. *Eugenia arenaceaeformis* MacGinitie 1969, del Eoceno Superior de la Flora de Florissant en Colorado, USA, luego de un detallado estudio realizado por *Manchester et al.* (1998) se ubicó en el género fósil *Syzygioides*.

En 1940, Fiori describió tres hojas asignándolas al taxón fósil *Eugenia comparabilis* provenientes del arroyo Chenque Ñiyeu, Formación Ñirihuau, provincia de Río Negro, Argentina, de edad Oligocena-Miocen. Las mismas fueron descritas como de mediano tamaño, de 3.6-4.1 cm de largo y 2.4-2.8 cm de ancho, elípticas u ovado-elípticas, base redondeada, cuneiforme; ápice algo agudo, margen entero, venación de primera categoría rectilínea y robusta; venas de segunda categoría camptódromas, numerosas, paralelas, dispuestas regularmente, curvadas bruscamente en su parte distal, con pseudo-nervadura marginal; las venas emergen en ángulo agudo (74°-82°); sin venas intersecundarias. Pero los tres especímenes se hallan rotos, ninguno conserva el ápice ni la base completa, tampoco el pecíolo, no se sabe como es la venación de tercera y cuarta categorías. Por lo que se considera que la asignación como Myrtaceae es dudosa.

Hünicken (1966) describió de los estratos eocenos del Río Turbio, en el Arroyo Santa Flavia, Santa Cruz, Argentina, una impronta foliar de tamaño mediano, con las siguientes características: contorno oval-lanceolado, ápice no preservado, base cuneiforme, ligeramente decurrente; margen entero; pecíolo fuerte, el largo es desconocido, venación de primera categoría recta y fuerte; venas de segunda categoría finas, 10-11 pares, alternas, emergen en

ángulo agudo ( $70^\circ$ ), son rectas hasta la proximidad del borde; presenta una vena paramarginal; venas de tercera categoría forman una red irregular de nervios, muy finas y sinuosas. Este material, como se trata de un solo ejemplar y además no está completo, no es suficiente como para sustentar este taxón como perteneciente a *Eugenia*.

Por lo expuesto anteriormente, se observa que no existen registros fósiles contundentes de este género, por lo que el material de esta tesis asignado a *Eugenia* sería el primer registro concluyente del mismo.

### Género *Myrcianthes* O. Berg

#### *Myrcianthes* sp.

#### (Figura 5.7 D-F)

**Holotipo:** MPEF-Pb-2366.

**Localidad:** Localidad Laguna del Hunco, cerca de Sierra de Huancache, Provincia del Chubut, Argentina.

**Edad y Estratigrafía:** Eoceno temprano, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Material adicional estudiado:** Laguna del Hunco, cerca de Sierra de Huancache, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina. Localidad 13: MPEF-Pb-1046, 1047.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, 5 cm de largo y 0.9-1.1 cm de ancho, lámina coriácea, simétrica, micrófilas, elípticas a linear lanceoladas (Figura 5.7 F); con base aguda cuneada (Figura 5.7 E) y ápice agudo. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 5 mm de largo y 1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 12-13 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría, muestran una vena intramarginal simple, formada por los ojales de venas de tercer orden intramarginal; las venas secundarias emergen regularmente en ángulo agudo ( $40^\circ$ - $45^\circ$ ); curvadas y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias compuestas, emergen de la vena paramarginal y se ramifican 2 o más veces (Figura 5.7 D). Venación de tercera categoría ramificada, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría ramificadas.

**Comentarios:** El fósil tiene preservado una vena paramarginal prominente y una vena intramarginal no muy conspicua. Nuevamente se descartan los géneros y taxones que se alejan del fósil por no poseer estos dos caracteres.

Los especímenes fósiles presentan venas intersecundarias que emergen de la vena paramarginal y luego se ramifican 2 o más veces hacia el interior de la hoja, carácter observable únicamente en el género *Myrcianthes*. Los restantes géneros de la Argentina muestran venas intersecundarias que emergen de la vena media, y no de la vena paramarginal como en *Myrcianthes*, debido a ello se desecharon como probables géneros asignables al fósil.

Comparando las especies de *Myrcianthes* con el fósil observamos que el éste último posee hojas pecioladas al igual que todos los taxones actuales, excepto *M. gigantea* que muestra hojas subsésiles (Figura A5.8 E). En cuanto a la forma general, todas las especies actuales y fósiles presentan hojas con forma elíptica, pero *M. cisplatensis* es la única que tiene forma semejante al fósil, debido a que las hojas son elípticas algo linear lanceoladas (Figura A5.8 B y Figura 5.7 D). El tamaño de las hojas es muy variable, sobre todo el ancho, por ejemplo las hojas de *M. minimifolia* poseen los anchos menores (0.2-0.4 cm), *M. cisplatensis* y la especie fósil muestran rangos intermedios (0.9-1.6 cm), y *M. gigantea*, *M. mato* y *M. pseudo-mato*, *M. pungens* y *M. callicoma* muestran los anchos mas grandes (1.7-4.0 cm).

Por lo expuesto anteriormente, el fósil se ubicó dentro del género *Myrcianthes* debido a la presencia de los elementos que lo caracterizan: hojas simétricas, con vena paramarginal prominente, y una vena intramarginal no muy conspicua formada por los ojales de venas de tercera categoría, entre 8 y 14 pares de venas secundarias, en general venas de tercera, cuarta y quinta categorías ramificadas o reticuladas al azar; las venas intersecundarias siempre emergen de la vena intramarginal, y se ramifican dos o más veces.

### ***INCERTAE SEDIS***

#### **★ *Género indeterminado***

#### **(Figura 5.7 G-K)**

**Holotipo:** MPEF-Pb-Cz-2369 (TY 21).

**Localidad del Holotipo:** Laguna del Hunco, cerca de Sierra de Huancache, Provincia de Chubut, Argentina. Localidad 2.

**Edad y Estratigrafía:** Eoceno temprano, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Material adicional estudiado:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina. Material sin dato de nivel fosilífero MPEF-Pb-2367; Localidad 2: 2368, 2369, 2370.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, sin glándulas laminares, de más 9 cm de largo y 1.1-1.7 cm de ancho, lámina coriácea, simétricos, notófilos linear-lanceolados (Figura 5.7 H, J, K); base aguda y cuneada y ápice agudo (Figura 5.7 I). Margen entero. Pecíolo fuerte (Figura 5.7

H), simple y marginal de 5 mm de largo por 1.5 mm. Venación de primera categoría pinnada, simple y de recorrido derecho, vena media muy prominente (Figura 5.7 I). Sin venas agróficas. 20 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría, y con una única vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría (Figura 5.7 G). Las venas de segunda categoría emergen en ángulo agudo de manera bastante regular (en la base 75° y, en el ápice 75-85°); recorrido derecho y, espaciado irregular. Presenta una o ninguna vena intersecundaria compuesta por cada área intercostal. La venación de tercera categoría muestra un modelo percurrente, de recorrido simple y recto, las venas emergen en ángulo recto u obtusos de manera inconsistente. La venación de cuarta categoría forma un reticulado al azar. Presenta una areolación bien desarrollada, con areolas de 3, 4 o 5 caras. Venación última marginal ojalada completa (Figura 5.7 G)

**Comentarios:** Luego de analizar 26 géneros y 98 especies nativas actuales de la Argentina y Australianas, se observó que ninguna posee la combinación de caracteres característico de este espécimen fósil. Se observó que los géneros *Myrteola*, *Tepualia*, *Paramyrciaria*, *Hexaclamys* y *Campomanesia* no presentan vena paramarginal; *Calycorectes*, *Plinia trunciflora*, *Eucalyptus cinerea*, *Myrcia selloi* y algunas especies de *Eugenia* (*E. hyemalis*, *E. lilloana*, *E. pitanga*, *E. repanda*, *E. moraviana* y *E. burkartiana*) muestran dos venas intramarginales, en contraposición al fósil que posee una única vena intramarginal. Los restantes géneros y taxones muestran una única vena intramarginal (*Luma*, *Myrcianthes*, *Myrcogenia*, *Gomidesia*, *Calyptanthus*, *Siphonogena*, *Eucalyptus*, *Psidium*, *Myrrhinium*, *Blepharocalyx* (Romero y Dibbern 1982, Lam. 1: 2), *Ugni*, *Amomyrtus*, *Plinia rivularis*, algunas especies de *Eugenia* (*Eugenia pyriformis*, *E. puniceifolia*, *E. parodiana*, *E. uruguayensis*, *E. masoni*, *E. involucrata*, *E. uniflora*). La razón por la que se sugiere un nuevo género es porque de todas las especies estudiadas, solo las especies *Psidium luridum* (Figura A5.10 L; Romero y Dibbern 1982 Lam. 1: 4-5; Lam. 2: 9), *Paramyrciaria delicatula* (Figura A5.9 D) y los *Eucalyptus* (a excepción de *E. cinerea*, *E. robusta* y *E. polyanthemos*, Figura A5.12 G, Q, O), presentan hojas de forma linear lanceolada como los fósiles asignados a este género; pero, las dos primeras especies (*Psidium luridum* y *Paramyrciaria delicatula*) poseen hojas sésiles, sub-sésiles o brevemente pecioladas; en cambio el fósil tiene un peciolo fuerte y prominente, al igual que su vena media, carácter observado en *Eucalyptus* (a excepción de *E. viminalis* y *E. cinerea* que son subsésiles o brevemente peciolados, Figura A5.13 K y A.12 G). Por último, todas las especies de *Eucalyptus* poseen glándulas laminares, y el taxón fósil asignado a un género nuevo no posee glándulas.

Los caracteres de estos especímenes fósiles no coinciden completamente con ninguno de los géneros actuales analizados en este trabajo. Sería interesante continuar analizando otros géneros de Australia o de la América tropical para intentar encontrar algún género actual que contenga la combinación de caracteres observada en los fósiles.

### **5.5. Especies fósiles de posición incierta**

**?Myrcia obovata:** Berry (1938) describió este taxón basado en especímenes colectados en Río Pichileufú, Río Negro, Argentina (depositados en el National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, bajo el número USNM 40483). Hojas simples, 2,5 cm de largo y 1,3 cm de ancho, lamina coriácea, simétricas, nanófilas, elípticas; con base aguda atenuada y ápice obtuso y redondeado. Margen entero. Pecíolo de 3 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 12-14 pares de venas secundarias, con vena intramarginal, emergen irregularmente en ángulo agudo o recto (en la base es 65° y, en el ápice es 85°-90°); separadas de manera no uniforme, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples. Venas de tercer orden reticulado al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venas de cuarto orden reticulado al azar. Para confirmar esta asignación se requieren nuevos especímenes con mejor preservación.

**?Myrceugenia tertiaria:** Berry (1938) describió este taxón basado en especímenes colectado en Río Pichileufú, Río Negro, Argentina. Los fósiles son hojas simples, de 1.3 - 2.3 cm de largo y 0.9 - 1.7 cm de ancho, lamina coriácea, simétrica, nanófilas a micrófilas, elípticas a redondeadas; con base obtusa redondeada y ápice obtuso. Margen entero. Pecíolo corto y fuerte, de 1-2 mm de largo y mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 4 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, emergen regularmente en ángulo agudo (40°-45°); rectas, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas. Venas de tercer orden no se conservan. Para confirmar esta asignación se requieren nuevos especímenes con mejor preservación.

**?Carpolithus chubutensis (Figura 5.7 G-J):** Durango de Cabrera y Figueroa Romero (1990) describieron este organogénero basado en una infrutescencia colectada en la Localidad Laguna del Hunco. El holotipo se encuentra en la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina LIL-

Pb-5941 A y B. **Descripción:** En un eje de ramificación monopódica (con la parte apical pobremente conservada) se distribuyen unos 20 frutos maduros (Figura 5.8 G). Raquis de 9 cm de largo y 1-2 mm de ancho, liso, con cicatrices foliares conspicuas. Los frutos se disponen en verticilos, cada verticilo contiene 6 frutos (Figura 5.7 H). Distancia entre verticilos 0.75-1.05 cm. Frutos ovados de 3.8 mm de largo y 3.5 mm de ancho. Varios frutos muestran en la parte apical una prominencia central de contorno circular que correspondería a restos del estilo. Se observó un fruto partido longitudinalmente (Figura 5.7 I) con una pared de 1 mm de ancho, que rodea una cavidad globosa de 2.8 mm de largo y 2.5 mm ancho, cuyo fondo está recorrido por una línea longitudinal que correspondería a la unión de los carpelos. Estos frutos provienen de un ovario bicarpelar, uniloculado y uniseminado. Pedúnculos cilíndricos, erectos de 1.5-2 mm de largo y 1 mm de ancho. Epicarpio tuberculado-pustulado (Figura 5.7 I, J).

**Comentarios:** Durango de Cabrera (1990; lámina 1, Fig. 1-4), describió el espécimen como “impronta y contaimpronta de frutos maduros en número de veinte ordenados sobre un eje de ramificación monopódica con la porción terminal mal conservada...”, luego comparó los frutos con algunos ejemplares de las familias Verbenaceae (*Citharexylon*), Myricaceae (*Myrica*), Fagaceae (*Lithocarpus*, *Quercus*) y Myrtaceae (*Eugenia*, *Plinia*) y designó al fósil como el morfogénero *Carpolithus chubutensis*. En ese mismo trabajo señala que se trataría probablemente de una Myrtaceae, encontrando la máxima afinidad con los géneros *Eugenia* y *Plinia* con las que comparte similitudes en el epicarpio y la presencia de la protuberancia apical, carácter común entre las Myrtaceae.

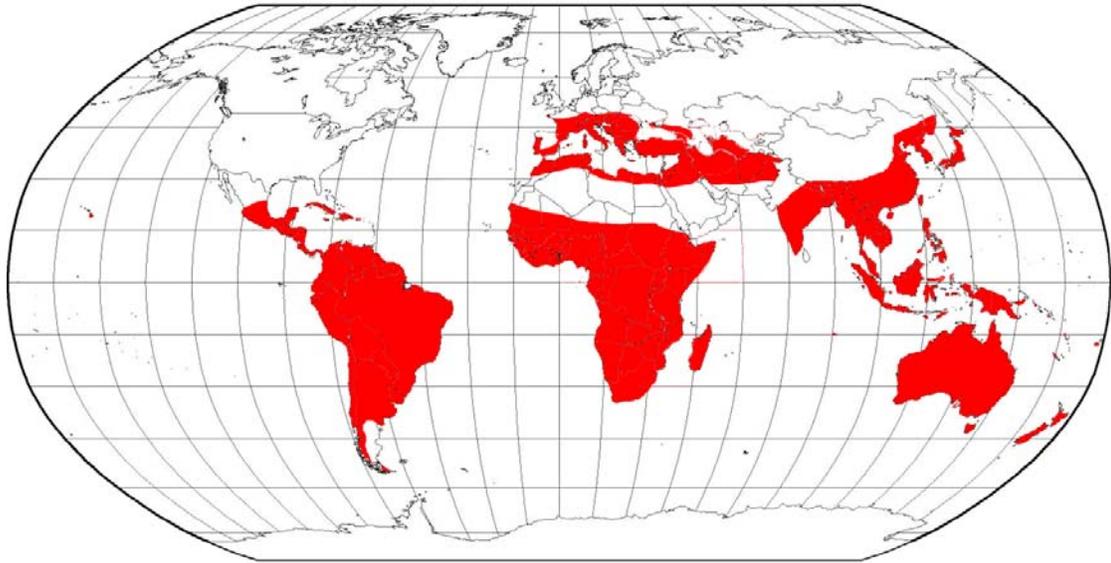
*Carpolithus chubutensis* posee un ovario bicarpelar, unilocular y uniseminado. De acuerdo a Rotman (2000, 2001 y 2003) ninguna de las especies actuales de Myrtaceae de la Argentina muestra los caracteres del fósil, debido a que las especies de los géneros *Blepharocayx*, *Calycorectes*, *Eugenia*, *Guapurium*, *Myrcia*, *Myrcianthes*, *Myrciaria*, *Myrrbinium*, *Plinia* y *Siphoneugenia* presentan un ovario bilocular; luego *Amomyrtella*, *Amomyrtus*, *Calyptanthus*, *Gomidesia*, *Hexaclamys*, *Myrteola* y *Paramyrciaria* tienen ovario con 2-3 lóculos; *Tepualia*, *Luma* y *Myrceugenia* poseen un ovario con 2-4 lóculos; *Psidium* 2-5 lóculos; *Ugni* un ovario con 3-4 lóculos; y por último *Campomanesia* contiene un ovario con 6-12 lóculos.

Por ello, se buscó en la flora actual de Australia y se analizaron 29 géneros de los 70 que existen en la actualidad; se observó que hay tres géneros que poseen frutos suculentos, uniseminados, y que poseen en el ápice del fruto restos de un anillo, circular o cilíndrico, de hipanto, los mismos son *Syzygium*, *Watherhousea* y *Acmena*. Cabe mencionar que dentro del género *Syzygium* se observaron algunas especies, como por ejemplo *Syzygium corynanthum* y

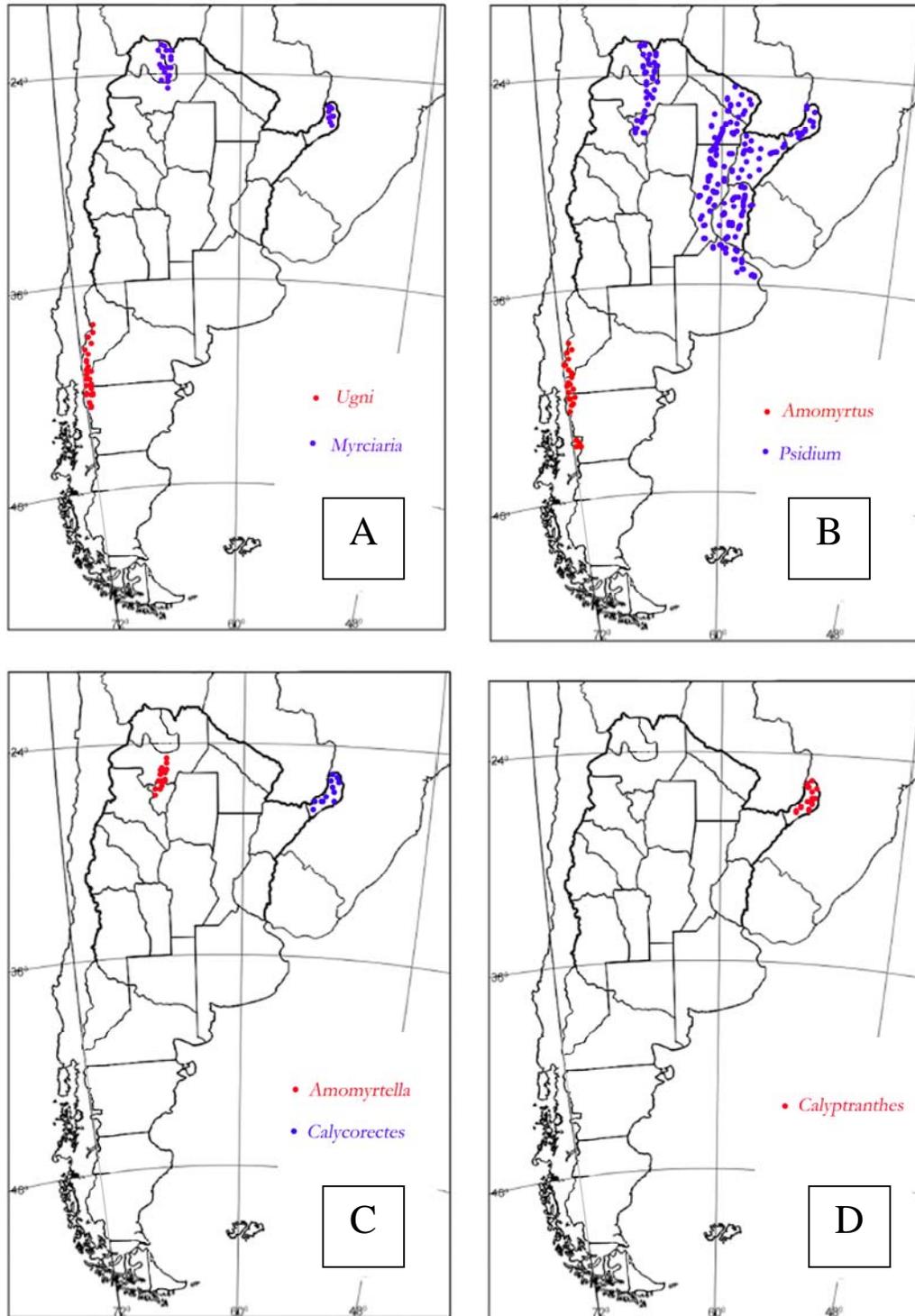
*Syzygium luehmannii* (Figura 5.8 A y B), con los frutos dispuestos es un eje de manera verticilada, o con umbelastros dispuestos verticiladamente. En cuanto a la forma de los frutos es destacable el parecido entre *Syzygium nesa* (Figura 5.8 C) y el fósil hallado en Laguna del Hunco. Pero éstos 3 géneros poseen ovarios con 2 o 3 lóculos, por lo que se descartaron y se continuó investigando en otros géneros. Se encontró que los géneros *Angophora*, *Archibodomyrtus*, *Austromyrtus*, *Backhousia*, *Baeckea*, *Callistemon*, *Choricarpia*, *Decaspermum*, *Eucalyptus*, *Kunzea*, *Leptospermum* *Lophostemon*, *Melaleuca*, *Ochrosperma*, *Pilidiostigma*, *Syncarpia*, *Tristania*, *Tristaniopsis* y *Uromyrtus* poseen un ovario con 2 a 12 lóculos. Posteriormente se observó que *Darwinia*, *Claytrix*, *Homoranthus*, *Micromyrtus*, *Rhodamia*, *Thryptomene* y *Rhodomyrtus* poseen un ovario con un lóculo, pero cabe mencionar que este último género puede llegar a tener de 1-4 lóculos; *Rhodamia* y *Rhodomyrtus* tienen frutos succulentos al igual que el fósil, pero difieren en que poseen más de una semilla por fruto. Todos los otros géneros difieren del fósil por poseer frutos secos. Con ello se advierte que *Carpolithus chubutensis* no pertenece a ninguna de las 17 tribus propuestas por Wilson *et al*, (2005). O bien pertenece a una tribu extinta o a otra familia. Debido a ello se continuó investigando en otras familias actuales.

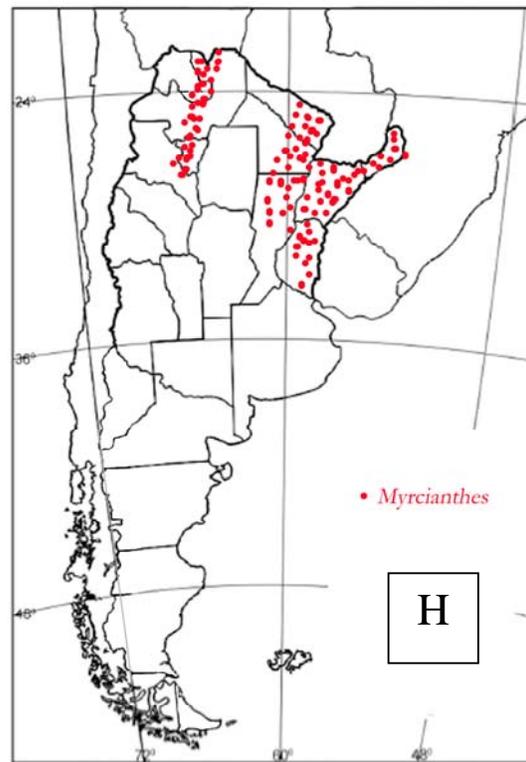
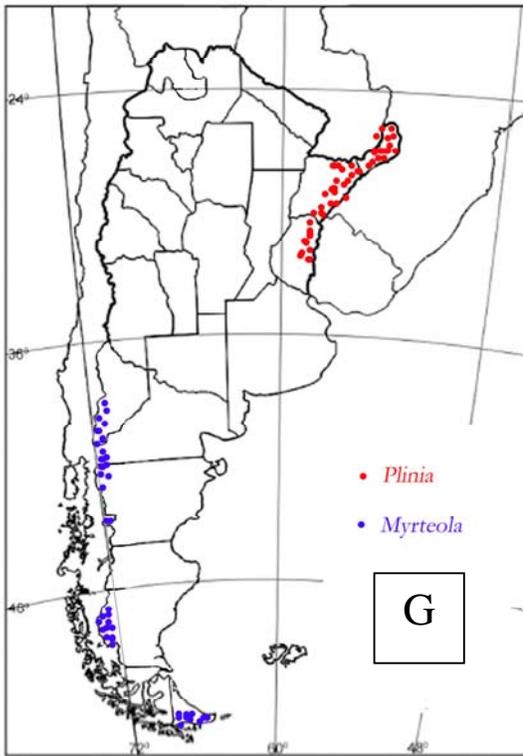
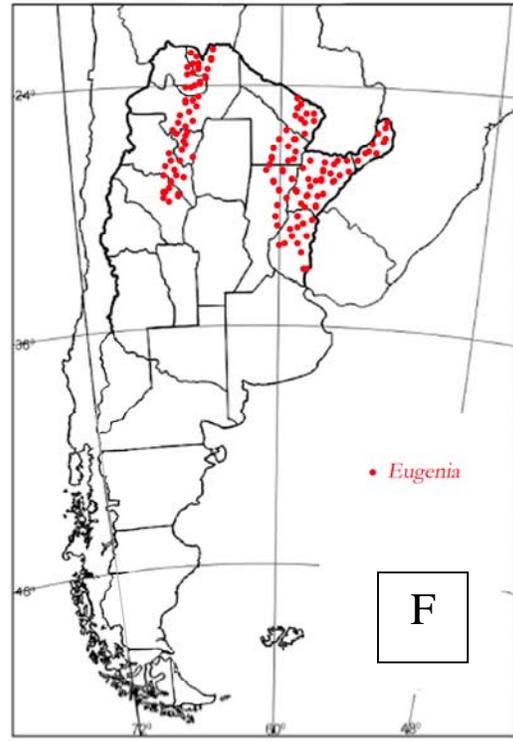
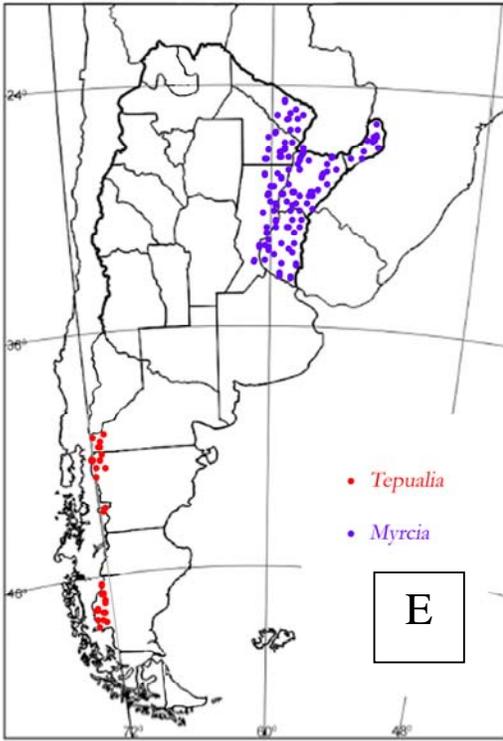
Se halló que la familia Rubiaceae comparte muchos caracteres con el fósil, como por ejemplo en *Coffea arabica* (Figura 5.8 D) se observan frutos succulentos, ovario bicarpelar, unilocular, frutos uniseminados, además poseen en el ápice del fruto restos de un anillo circular de hipanto, y en general sus hojas-flores-frutos se disponen de manera verticilada. Como conclusión *Carpolithus chubutensis* no pertenece a la familia Myrtaceae, y probablemente se trataría de una Rubiaceae, pero para su inclusión dentro de esta familia se necesitan nuevos ejemplares y realizar una detallada revisión de los caracteres reproductivos de dicha familia.

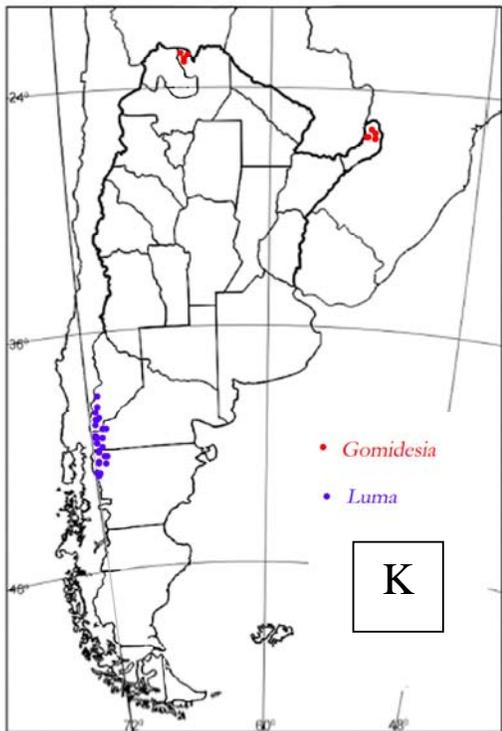
**Figura 5.1:** Distribución de la familia Myrtaceae en el mundo. Tomado de Hora, 1978.

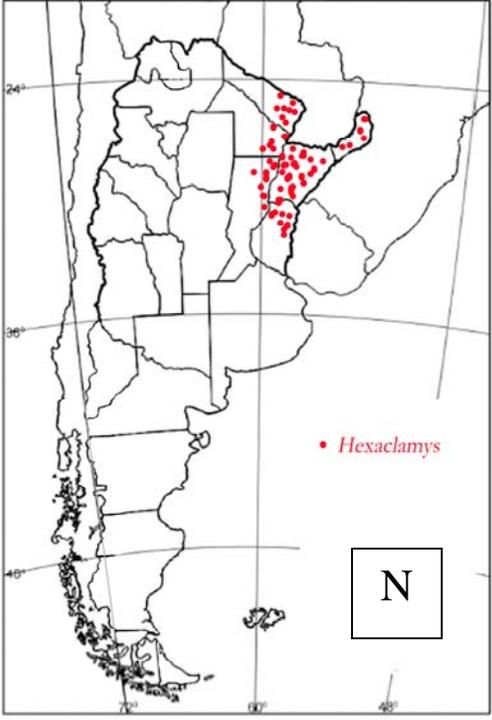
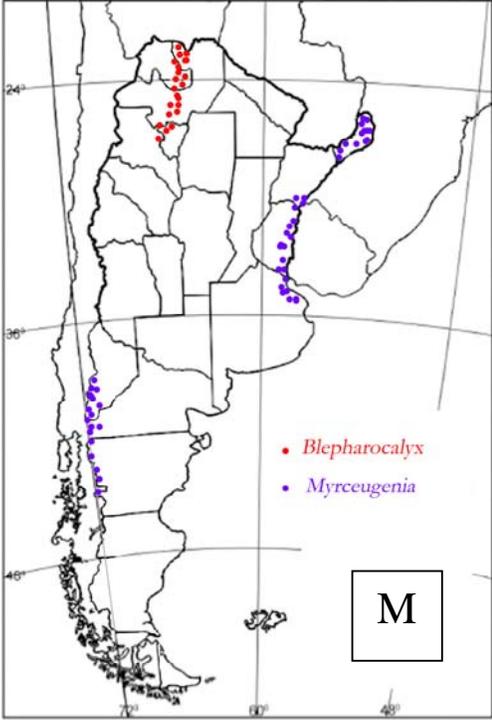


**Figura 5.2:** Distribución de los géneros nativos en la Argentina. **A,** *Ugni* y *Myrciaria*. **B,** *Amomyrtus* y *Psidium*. **C,** *Amomyrtella* y *Calycorectes*. **D,** *Calypttranthes*. **E,** *Tepualia* y *Myrcia*. **F,** *Eugenia*. **G,** *Plinia* y *Myrteola*. **H,** *Myrcianthes*. **I,** *Myrrhinium*. **J,** *Paramyrciaria*. **K,** *Gomidesia* y *Luma*. **L,** *Guapurium*. **M,** *Blepharocalyx* y *Myrceugenia*. **N,** *Hexaclamys*.

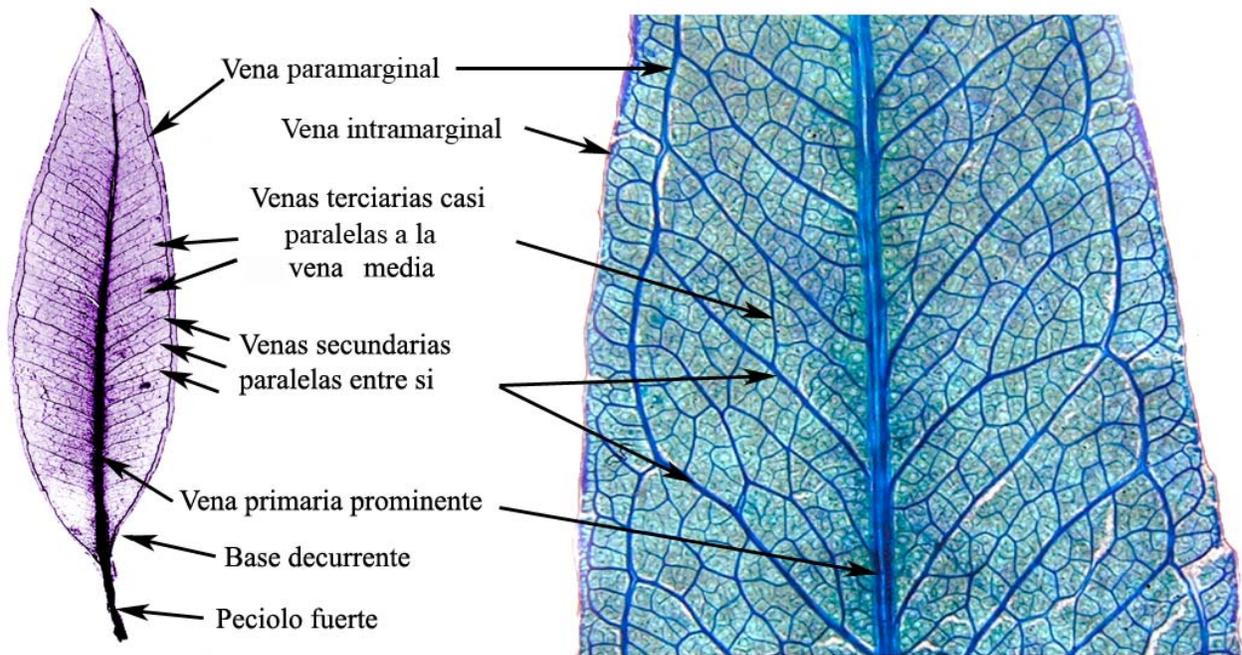




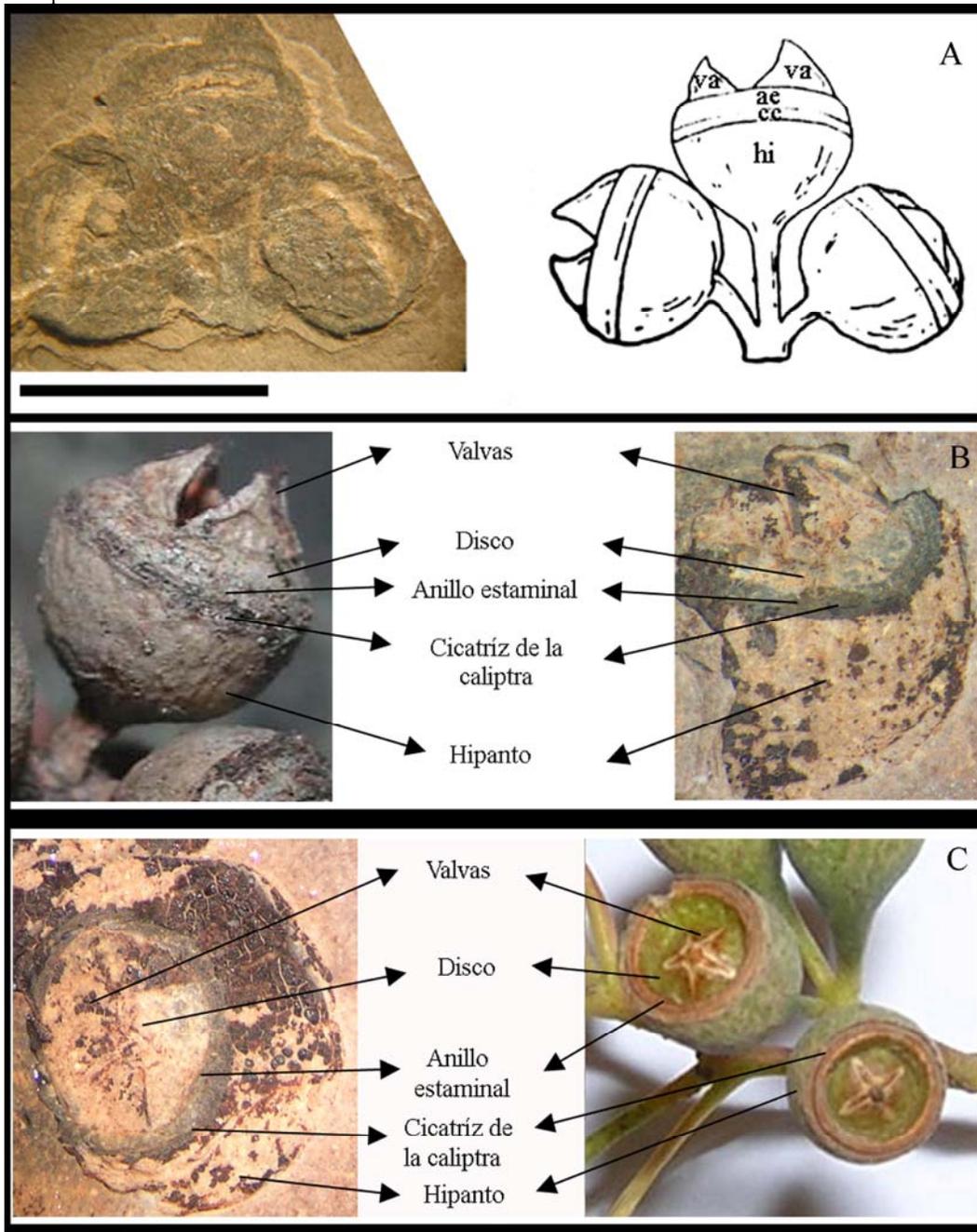




**Figura 5.3:** Hoja diafanizada mostrando los principales caracteres de la familia.



**Figura 5.4: A, *Eucalyptus patagonicus*.** Izquierda: LPPb-10998, vista general de los tres frutos en conexión orgánica descrito por Frenguelli en 1953. Escala 1cm. Derecha: esquema del fósil, tomado de Frenguelli (1953); hi=hipanto; cc=cicatriz de la caliptra; ae=anillo estaminal; va=valva. **B, Comparación entre un fruto en vista lateral de *Eucalyptus* actual y *Eucalyptus* sp 1.** Izquierda: Vista lateral de un fruto de un *Eucalyptus* actual. Derecha: vista lateral de un fruto fósil de *Eucalyptus* sp 1, MPEF-Pb-2375, pueden observarse las valvas, disco, anillo estaminal, cicatriz de la caliptra y el hipanto. **C, Comparación entre un fruto en vista apical de *Eucalyptus* actual y *Eucalyptus* sp 1.** Izquierda: Vista apical de un fruto fósil de *Eucalyptus* sp 1, MPEF-Pb-2374. Derecha: Vista apical de un fruto actual de *Eucalyptus*; pueden observarse las valvas, el disco, el anillo estaminal, la cicatriz de la caliptra y el hipanto.



**Figura 5.5: *Eucalyptus* sp 1.** **A**, MPEF-Pb-981; umbela con cinco frutos maduros que han perdido la caliptra. **B**, MPEF-Pb-981; detalle de fruto. **C**, MPEF-Pb-2379; detalle de pedúnculo en forma acorazonada. **D**, MPEF-Pb-2371, Umbela compuesta. **E**, MPEF-Pb-2374, vista general. **F**, MPEF-Pb-2373, vista general. **G**, MPEF-Pb-2379, vista general. **H**, MPEF-Pb-2372, vista general de una umbela con frutos inmaduros. **I**, MPEF-Pb-2379, detalle de los frutos y su inserción al pedúnculo de forma acorazonada. **J**, MPEF-Pb-2375, Pedúnculo con tres frutos en conexión, pueden observarse las cicatrices de los frutos que se han caído. Escalas **A, D-J** 1 cm.; **B** 0.5 cm.; **C** 0.2 cm.

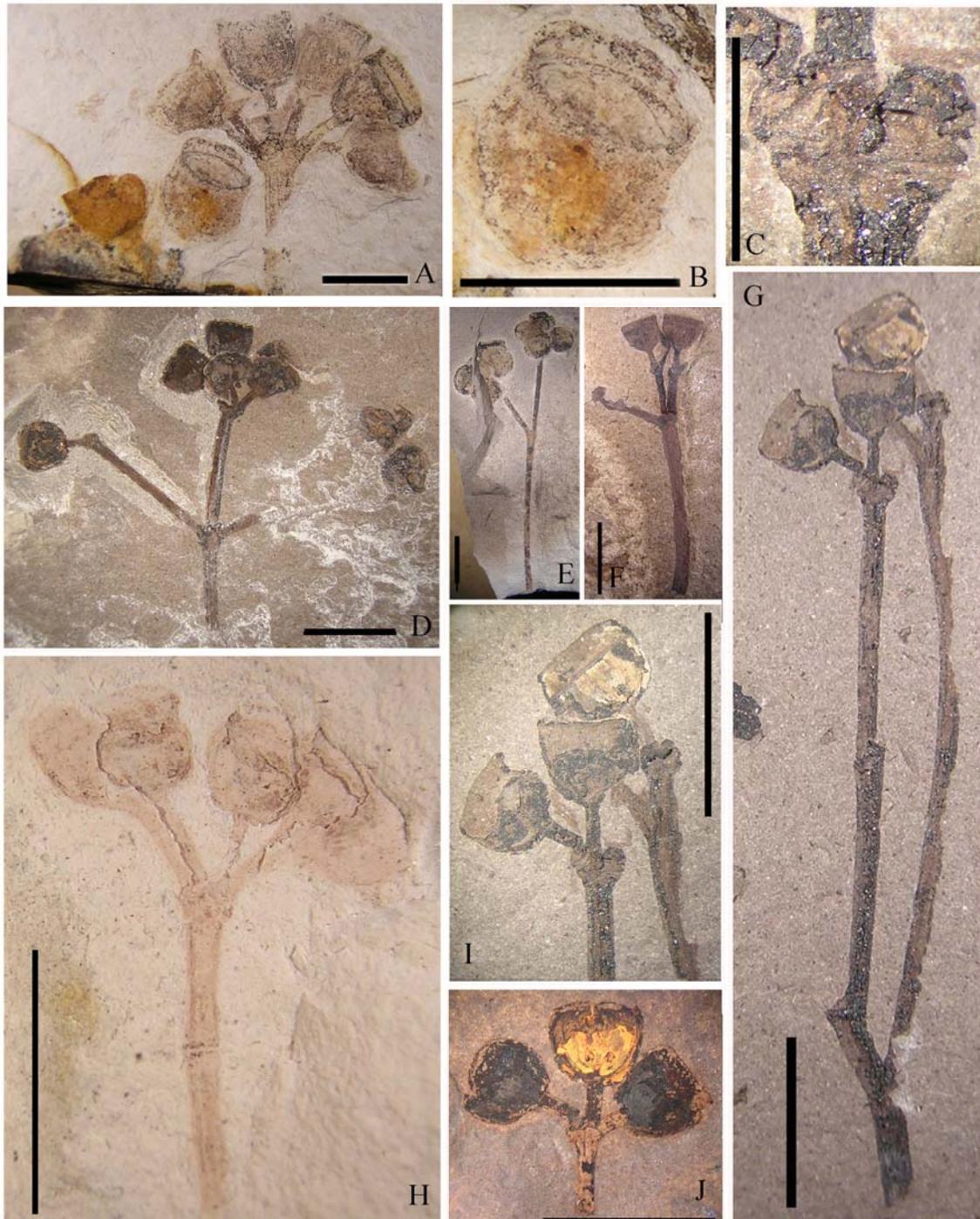
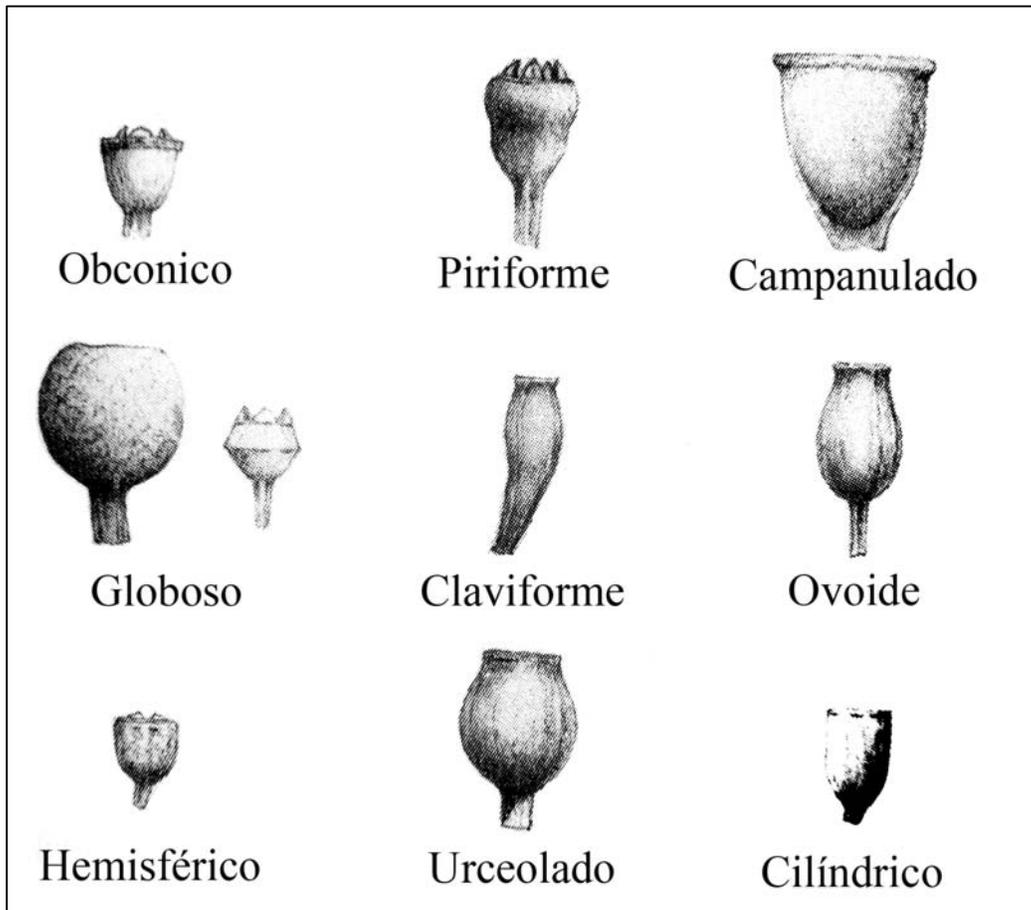
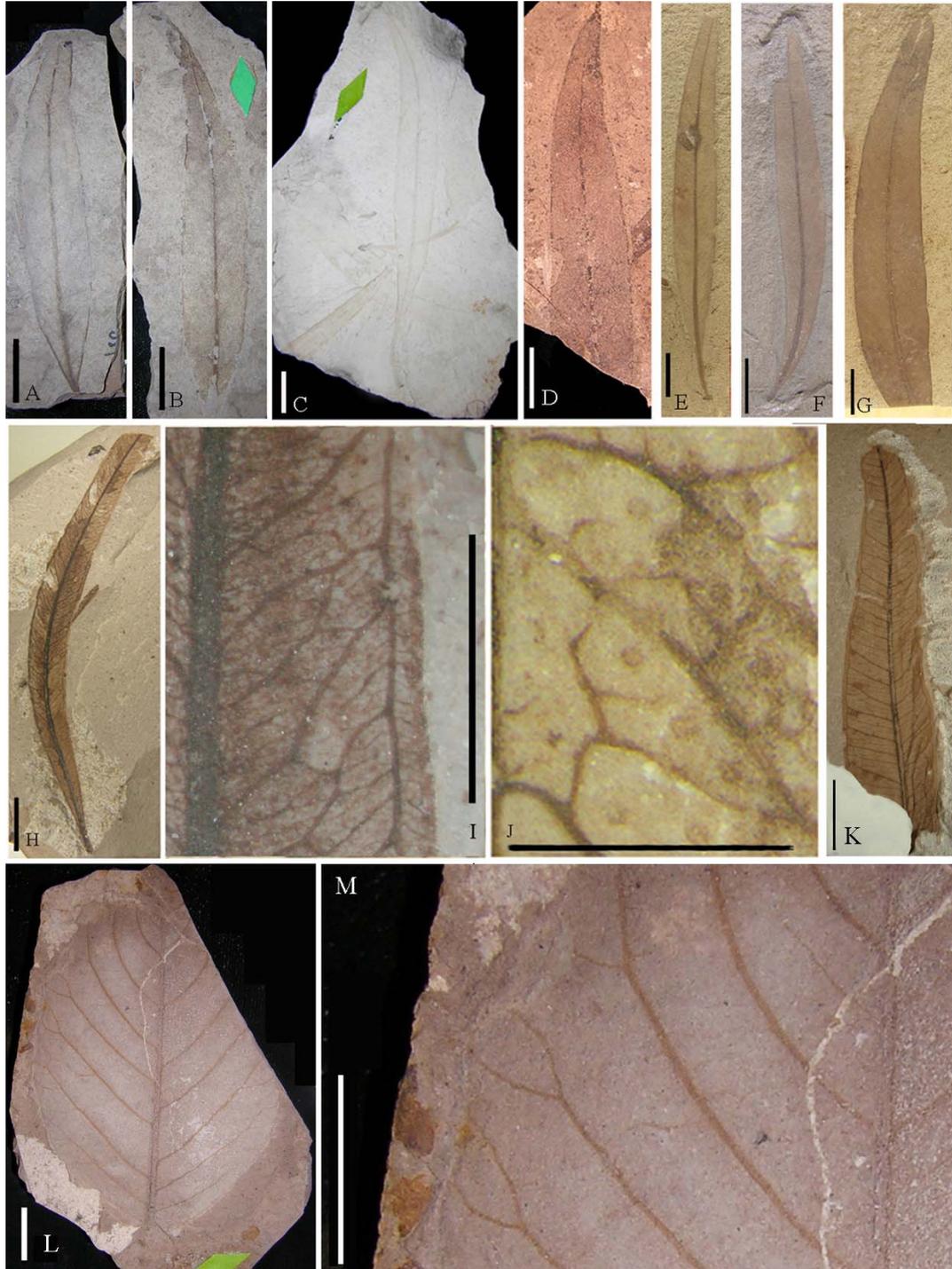


Figura 5.6: Morfología de frutos. Tomado de Brussa 1994.



**Figura 5.7: A-K, *Eucalyptus sp 2*.** **A**, USNM 219118 a, sintipo, vista general de impronta foliar. USNM 219118 b, sintipo. **C**, USNM 219116, sintipo **D**, USNM 219117, sintipo. **E**, MPEF-Pb-2218. **F**, MPEF-Pb-2344, **G**, MPEF-Pb-2358. **H-J**, MPEF-Pb-2329. **H**, Vista general de impronta foliar. **I**, detalle de venación de alto grado, puede observarse la vena paramarginal y la intramarginal. **J**, Detalle de glándulas laminares. **K**, MPEF-Pb-2257. **L-M, *Psidium araciforme*.** **L**, USNM-40489, holotipo, Vista general de impronta foliar. **M**, USNM-40489, holotipo, Detalle de venación de alto orden, notar la bifurcación de las venas secundarias cerca del margen. **Escala: A-H, K-M 1 cm.; I 0,5 cm.; J 0,2 cm.**



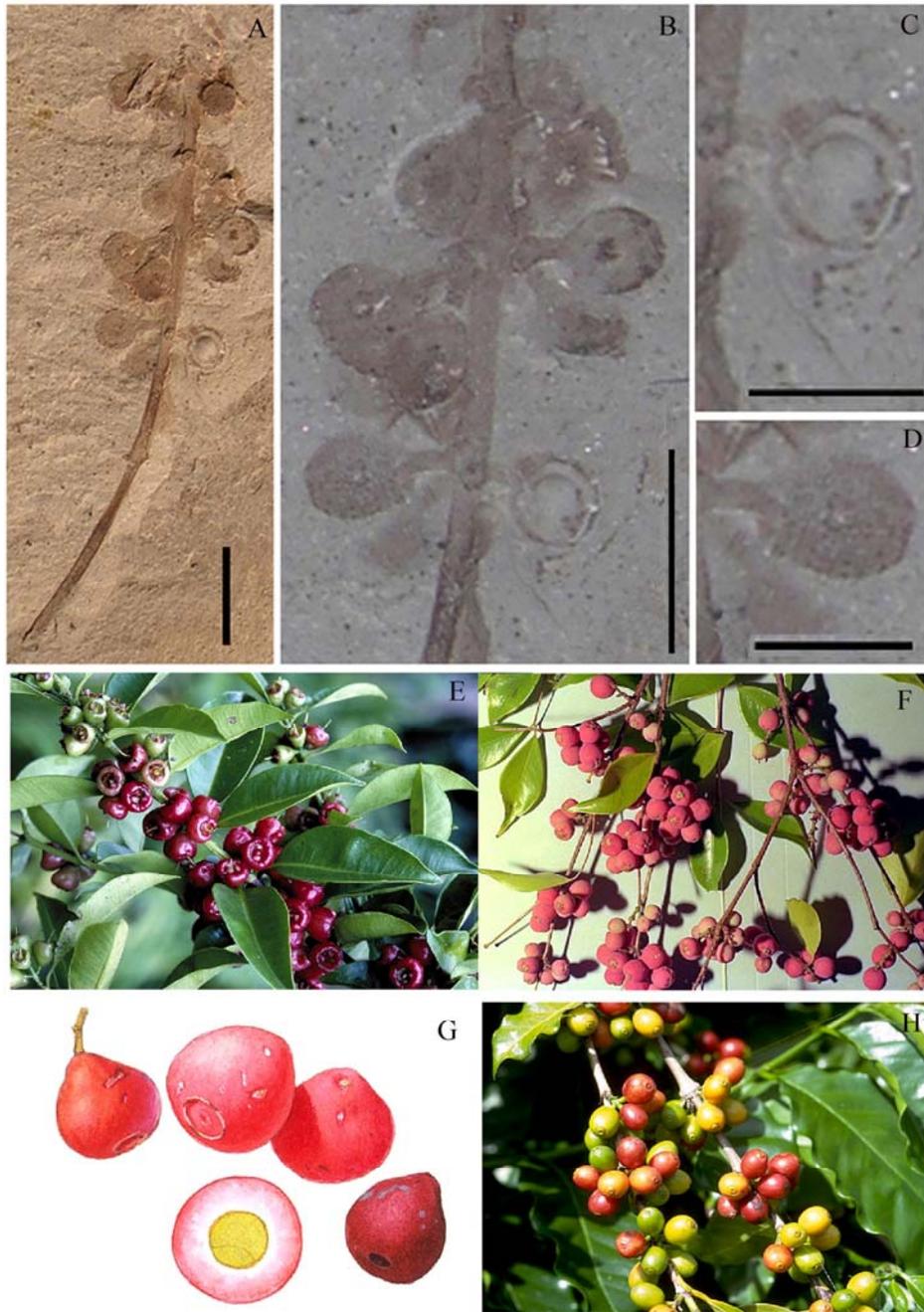
**Figura 5.8: *Myrcia deltoidea*,** improntas foliares fosiles. **A-C** USNM 40480 a-c, sintipos. **D-G**, USNM 40484 a-d, sintipos, Berry clasificó estas improntas como *Myrcia reticulato-venosa*. **H**, USNM 40482, holotipo de *Myrcia deltoidea ovata*. **I**, MPEF-Pb-2398. **J**, MPEF-Pb-2388. **K**, MPEF-Pb-2391. **L-M**, MPEF-Pb-2401. **L**, Detalle de venación. **M**, Vista general de impronta foliar. **N**, MPEF-Pb-2392. **O-Q**, MPEF-Pb-976 (TY41). **O**, Vista general de impronta foliar. **P**, Detalle de venación de alto orden. **Q**, Detalle de base aguda cuneada. **Escalas: A-O** 1 cm; **P-Q** 0,5 cm



**Figura 5.9: A-C, *Eugenia* sp. A**, MPEF-Pb-2385, vista general de impronta foliar. **B**, MPEF-Pb-2385, detalle de base y venación de alto orden. **C**, 2382, detalle de base, puede observarse la venación última marginal ojalada completa. **D-F, *Myrcianthes* sp. D**, MPEF-Pb-2366, Vista general de impronta foliar. **E**, MPEF-Pb-2366, Detalle de venación. **F**, MPEF-Pb-2366, detalle de la base de la hoja. **G-K, Género indeterminado. G**, MPEF-Pb-2369, detalle de venación de alto orden. **H**, MPEF-Pb-2369, vista general de impronta foliar. **I**, MPEF-Pb-2369, Base aguda cuneada. **J**, MPEF-Pb-2367, vista general de hoja. **K**, MPEF-Pb-2370, impronta foliar. **Escala: A-D, G-K 1 cm; E, F 0,5 cm.**



**Figura 5.10: A-D, *Carpolithus chubutensis*, LIL-Pb-5941. A, Vista general. B, Detalle de inserción de los frutos al eje, obsérvese la disposición en verticilo. C, Detalle del epicarpio postulado-tuberculado del fruto inferior izquierdo. D, Detalle de fruto con pedúnculo cilíndrico. E, *Syzygium corynanthum* (F. Muell.) Johnson 1962; puede observarse el pericarpio succulento, presenta una única semilla por fruto, y la disposición verticilada de los frutos sobre la rama. F, *Syzygium luehmannii* (F. Muell.) Johnson 1962, notar la disposición de los frutos en verticilos de umbelastros. G, *Syzygium wesa* Hyland 1983; notar los frutos con pericarpio succulento, uniseminados, y el ápice del fruto con ese anillo terminal no muy conspicuo. H, *Coffea arabica* Linnaeus 1753, RUBIACEAE, observar los frutos en verticilo a lo largo de un eje y ese anillo apical que es similar al fósil. Escalas: A, B 1 cm; C, D 0.5 cm.**



**ANEXO CAPITULO 5 (A5)**  
**ARQUITECTURA FOLIAR DE LAS ESPECIES ACTUALES DE MYRTACEAE**  
**NATIVAS Y ALGUNAS EXÓTICAS DE LA ARGENTINA**

**1. ESPECIES NATIVAS**

**Familia Myrtaceae Juss 1763**

**Subfamilia Myrtoideae Sweet 1827**

**Tribu Metrosidereae (Benth) Wilson 2005**

**Género *Tepualia* Griseb 1854**

***Tepualia stipularis* (Hook. et Arn.) Griseb. 1854**

**(Figura A5.1 A-C)**

**Sinónimos:** *Myrtus stipularis* Hook. et Arn. 1833  
*Metrosideros stipularis* (Hook et Arn.) Hook. 1844.  
*Tepualia philippiana* 1854  
*Tepualia patagonica* 1893  
*Tepualia stipularis* var. *patagonica* 1897  
*Tepualia stipularis* var. *philippiana* 1902.

**Distribución:** Provincias de Chubut, Río Negro y Tierra del Fuego, entre los 500 y 1000 msm. También en Chile.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Neuquén**, Parque Nacional Nahuel Huapi, Sendero Los Cántaros, O. Boelcke y M. N. Correa 5290 (BAB). **Río Negro**, Parque Nacional Nahuel Huapi (Lago), Puerto Blest, R. A. Spegazzini, BAB 56154. **Chubut**, sur del Lago Menéndez, Parque Nacional Los Alerces, Dimitri y Correa Luna, BAB 7211. **Chile:** **Magallanes:** Isla Rennel Norte, Canal Smyth, O. Dollenz, D. M. Moore, E. Pisano y A. A. Saen, T.B.P.A. 1172; Departamento Última Esperanza, Isla Drummond Hay Puerto Molyneux, F. Roig y E. Méndez, T.B.P.A.- FIT 2646; Departamento Última Esperanza, Península Roca (Seno Resi), E. Pisano, T.B.P.A. 2805.

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 5-10 mm de largo y 3-5 mm de ancho, lámina coriácea, leptófilas a nanófilas, simétricas, orbiculares, ovadas a elípticas; base y ápice subagudos y cuneados. Margen entero. Pecíolo de 1-2 mm de largo y 0.5 mm de ancho, glabro. Venación de primera categoría acródroma suprabasal perfecta, con venas agróficas compuestas. Venación de segunda categoría cladódroma, 2-3 pares de venas, no forman vena paramarginal ni intramarginal, las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (45°-50°), corren en ángulos convergentes hacia el ápice de la hoja. Áreas intercostales bien desarrolladas con una débil vena intersecundaria. Venación de tercera categoría ramificada, de

curso recto, emergen uniformemente en ángulo agudo (40°). Venación de cuarta categoría dicotomizadas. No presentan aréolas. Vénulas con 2 o más ramificaciones. La venación de mayor orden la quinta. Venación última marginal ojalada incompleta.

**Subfamilia Myrtoideae Sweet**

**Tribu Myrteae DC. in Schldl. 1827**

**Género *Amomyrtella* Kausel 1956**

***Amomyrtella güilli* (Speg.) Kausel**

**(Figura A5.1 D-E)**

**Sinónimos:** *Eugenia güilli* Speg., *Myrtus güilli* (Speg.) D. Legrand

*Pseudocaryophyllus güilli* (Speg.) Burret

**Distribución:** Provincias de Salta y Tucumán entre los 500 y 2500 msm. También en Bolivia.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** F. Vervoorst 6835, L-963112\_622, CWU-2978 (Plate 110, fig. 1, Klucking 1988); **Tucumán:** M Paso de Mato, M. Lillo, SI-17730.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 10-12.5 cm de largo y 7.2 cm de ancho, lámina coriácea, asimétricas, mesófilas, ovadas a elípticas; con base obtusa levemente asimétrica y, ápice agudo y acuminado. Margen entero. Pecíolo de 5 mm de largo y 3 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría broquidódroma, 9 pares de venas, con una vena intramarginal simple formada por la unión de los ojales de venas terciarias; las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (45°-55° en la base y 70°-75° en el medio y ápice); uniformemente curvadas, separadas de manera irregular, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias simples, a veces compuestas. Venación de tercera categoría reticuladas al azar o formando un modelo percurrente alterno y opuesto, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

**Género *Amomyrtus* (Burret) Legrand y Kausel 1947**

***Amomyrtus luma* (Molina) Legrand et Kausel 1947**

**(Figura A5.1 F-G)**

**Sinónimos:** *Myrtus luma* Molina 1782

*Eugenia darwinii* Hook. 1844

*Pseudocaryophyllus darwinii* (Hook f.) Burret 1941

**Distribución:** Provincias de Chubut, Neuquén y Río Negro, hasta los 1500 msm. También en Chile (desde Maule hasta Aisén).

**Especímenes estudiados:** **Chile:** Palena, M.J. Dimitri, BAB 9343; **Cautín:** Huerquehue, cerca del volcán Llaima, C. Donoso y L. R. Landrum 934; **Aisén:** Puerto San Andrés, lado norte, T. D. Goodal 64 (BAB); Península Taitao, cuello estrecho largo de tierra, suelo arcilloso, T. D. Goodal 68 (BAB).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 1.2-3.4 cm de largo y 0.6-1.6 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, nanófilas a micrófilas, ovadas a elípticas; con base aguda u obtusa y ápice agudo y acuminado. Margen entero. Pecíolo de 2-5 mm de largo y 0.8-1mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría broquidódroma, 13-15 pares de venas, con vena paramarginal formada por los arcos de venas secundarias y con una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercer orden; las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (40°-45° hacia la base y de 60° hacia el centro y ápice); curvadas y espaciadas de manera no uniforme, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con una vena intersecundaria simple o compuesta. Venas de tercera categoría reticuladas al azar, de curso sinuoso, emergen en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venas de quinta categoría dicotomizadas. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

### Género *Blepharocalyx* Berg

#### *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) Berg

(Figura A5.1 H-J)

**Sinónimos:** *Blepharocalyx gigantea* Lillo  
*Blepharocalyx gigantea* Lillo var. *montana* Lillo  
*Blepharocalyx tweediei* (Hook. y Arn.) O. Berg  
*Eugenia salicifolia* (Kunth) DC.  
*Eugenia tweediei* Hook. y Arn.  
*Myrtus salicifolia* Kunth

**Distribución:** Provincias de Buenos Aires, Catamarca, Córdoba, Entre Ríos, Jujuy, Misiones, Salta y Tucumán; es abundante en bosques y montes en galería, entre 0 y 1500 msm. También en Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Tucumán: Díaz 19902 SI (CG-595); Buenos Aires: Dibbern s.n. SI Cult. (CG498); Misiones: Candelaria, F.M. Rodríguez 337, 07/05/1910, Det. Rotman, MACN-28135 (CG-535). Reserva Ribera Norte, San Isidro, col y Det. Gustavo Aparicio, 26/03/2003, PBP-1009 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 1.5–7 cm de largo y 0.4–2.5 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, aunque algunas son ligeramente asimétricas, nanófilas a micrófilas elípticas, linear-lanceoladas, ovadas u obovadas; con base aguda acuminada o cuneada, a veces redondeada y ápice agudo a acuminado, a veces redondeado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 3-5 mm de largo y 0.8-1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma a broquidódroma 13–24 pares de venas, con una vena paramarginal formada por los arcos de venas secundarias, y con una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercer orden; las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (45°-50° en la base y 80° en el ápice); curvadas de manera no uniforme, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1-2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticuladas al azar, de curso recto - sinuoso, emergen en ángulo recto-obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría dicotomizadas. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada incompleta.

### Género *Calycorectes* Berg 1856

#### *Calycorectes psidiiflorus* (Berg.) Sobral

(Figura A5.1 K-L)

**Sinónimos:** *Calycorectes legrandii* Mattos  
*Calycorectes riedelianus* O. Berg  
*Eugenia psidiiflora* O. Berg  
*Stenocalyx rufescens* Kausel

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Misiones: San Ignacio, 14/10/1977, Cabrera et al 28792 SI (CG-550) y Perez Moreau 93 MACN-21162 (CG-534). Legrand 972, (BH) Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.1–6 cm de largo y 1.8–2.4 cm de ancho, lámina papirácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base obtusa algo redondeada y ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 3-5 mm de largo y 1 mm de ancho.

Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría broquidódroma, 10–18 pares de venas, con una vena paramarginal formada por venas de segunda categoría ubicada a 3 mm del margen hacia el interior de la lámina y con venación intramarginal doble: una externa formada por los ojales de venas de cuarta categoría y otra interna formada por la unión de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría se unen a la secundaria superadyacente en ángulo agudo, emergen irregularmente en ángulo agudo (40°-55°), curvadas y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar, a veces la venación de quinta categoría es ramificada. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa, los ojales emergen a partir de la vena intramarginal externa.

**Género *Calyptranthes* Sw. 1788**

***Calyptranthes concinna* DC.**

**(Figura A5.1 M-N)**

**Sinónimos:** *Calyptranthes concinna* DC. var. *glomerata* (Cambess.) D. Legrand  
*Calyptranthes concinna* DC. var. *paulistana* D. Legrand, nom. illeg.  
*Calyptranthes glomerata* Cambess.  
*Calyptranthes variabilis* O. Berg var. *oblongata* O. Berg  
*Calyptranthes variabilis* O. Berg var. *pulchella* O. Berg  
*Calyptranthes variabilis* O. Berg var. *riparia* O. Berg  
*Calyptranthes variabilis* O. Berg var. *stricta* O. Berg

**Distribución:** Provincia de Misiones; crece en zonas de vegetación densa, en montes cercanos a arroyos y ríos, hasta los 500 msm. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Misiones: San Ignacio, Hicken 22/02/1900, SI-181 (CG:543), Det. C. M. D. E. Legrand 1941. **Brasil:** Río Grande do Sul, SI-25149.

**Descripción:** Hojas simples, pecíolo breve, de 3.9-5 cm de largo y 1.5-2.3 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base aguda y cuneada y ápice agudo. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 3 mm de largo y 2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta, sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 20 pares de venas, con una vena paramarginal prominente formada por la unión de venas secundarias y con una vena intramarginal formada por los

ojales de venas terciarias; la venas emergen regularmente en ángulo agudo (55°-60°), separadas uniformemente, curvadas solo en la parte basal de la hoja, la curvatura es en el punto de inserción a la vena media, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con una vena intersecundaria simple, a veces es compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar; a veces la venación de quinta categoría suele encontrarse dicotomizada. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

### ***Calyptranthes tricon* D. Legrand**

**Sinónimos:** *Calyptranthes iraiensis* Mattos

**Distribución:** Provincia de Misiones; crece especialmente en los márgenes de la selva entre los 200 y 300 msm. También en el sur de Brasil.

**Especímenes estudiados:** **Brasil: Rio Grande do Sul**, P.R. Reitz y R.M. Klein 7565, 23/11/1958, UC-1325578, CWU-2560 (Plate 14, fig. 3 Klucking 1988).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 6.6 cm de largo y 3 cm de ancho, coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas; base aguda y cuneada y ápice agudo y acuminado o atenuado. Margen entero. Venación de primera categoría pinnada, vena primaria de recorrido derecho; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 16-20 pares de venas; con venas paramarginal e intramarginal, la última formada por venas secundarias que se unen a la vena superadyacente en ángulo agudo; venas secundarias presentan un recorrido derecho con leve curvatura y emergen de la vena media en ángulo agudo (60°-65°), espaciadas irregularmente. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 o 2 venas intersecundarias compuestas o simples. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de recorrido sinuoso y con ángulos obtusos o rectos, la variabilidad de los mismos es de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría ramificada. Areolación bien desarrollada. Vénulas ramificadas 2 o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa (los ojales están formados por venas de tercer orden).

### **Género *Campomanesia* Ruiz et Pav. 1794**

#### ***Campomanesia aurea* Berg**

**(Figura A5.2 A)**

**Sinónimos:** *Campomanesia cyanea* O. Berg

**Distribución:** En la Provincia de Misiones, entre 0 y 500 msm. Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Uruguay:** WG Herter 1657 UC-771016, CWU-2568 (Plate 17, fig 5, Klucking 1988); Leg. A. Sehmen, SI-1618 (Det. A. Rotman).

**Descripción:** Hojas simples, sésiles o subsésiles, de 2.4-8 cm de largo y 1.9-3.2 cm de ancho, lámina cartácea, simétricas, micrófilas, elípticas a obovadas; con base obtusa redondeada y ápice agudo atenuado. Margen entero. Pecíolo muy breve y marginal, de 0.5 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 5-8 pares de venas, sin vena paramarginal ni vena intramarginal. Venas secundarias emergiendo regularmente en ángulo agudo (70°) e irregularmente espaciadas, se unen a la vena superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna o 1 vena intersecundaria compuesta. Venación de tercera categoría reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría ramificada. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

### ***Campomanesia guaviroba* (DC) Kiaersk**

**(Figura A5.2 B, C)**

**Sinónimos:** *Campomanesia guaviroba* (DC.) Kiaersk. var. *insulae* D. Legrand

*Campomanesia guaviroba* (DC.) Kiaersk. var. *itatiaiae* D. Legrand

*Psidium guaviroba* DC.

**Distribución:** En la Provincia de Misiones, entre 0 y 500 msm. También en Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina: Misiones:** Depto. Guaraní, Col. O. Morrone, N.B. Deginani y A.M. Cialdella, 13/01/1996, Det. A.D. Rotman en 1997, SI-756.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.7 cm de largo y 2.2 cm de ancho; lámina membranácea (cuando las hojas son jóvenes) o cartácea (cuando las hojas son maduras); simétricas, micrófilas, elípticas a oblongas; base obtusa cuneada y ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 6 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 7-9 pares de venas, sin venas paramarginal e intramarginal; las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (35°-45°) curvadas y separadas de manera irregular, unidas a las venas superadyacentes en ángulos agudos. Áreas intercostales bien desarrolladas, sin venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente opuesta y alterna, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso, de manera

irregular. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta y sexta categoría reticulada al azar. Venación de séptima categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, con 4–5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o 2 veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Campomanesia guazumifolia* (Cambess.) Berg**

(Figura A5.2 D-F)

**Sinónimos:** *Britoa guazumaefolia* (Cambess.) D. Legrand

*Britoa sellowiana* O. Berg,

*Psidium guazumaefolium* Cambess.

**Distribución:** Provincias de Córdoba y Misiones, entre 0 y 500 msm. Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Misiones: Montes 19, MACN-53978 (CG-536).

**Corrientes:** A. Rotman 188 SI (CG-557). Bailey y Bailey 261, (BH) Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 3.9 – 8.6 cm de largo y 1.4 – 4.5 cm de ancho, lámina cartácea o membranácea, simétricas, micrófilas a notófilas, oblongas a elípticas; base obtusa u aguda, truncada o compleja y ápice agudo u obtuso. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 4-5 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 11–16 pares de venas, sin venas paramarginal e intramarginal; las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (60°-70° en la base y 75° en el ápice); uniformemente curvadas o no (en la base curvadas en forma convexa, en el medio rectas y en la parte superior curvadas de manera cóncava), unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo muy agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 o ninguna vena intersecundaria compuesta. Venación de tercera categoría percurrente alterna, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso, de manera regular. Venación de cuarta categoría percurrente opuesto y alterno. Venación de quinta categoría reticulada al azar. Venación de sexta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, con 4–5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 vez. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Campomanesia xanthocarpa* Berg**

(Figura A5.2 G, H)

**Sinónimos:** *Campomanesia crenata* O. Berg

*Campomanesia dusenii* Kausel

*Campomanesia malifolia* O. Berg,

*Campomanesia xanthocarpa* O. Berg var. *malifolia* (O. Berg) D. Legrand

**Distribución:** Provincias de Córdoba y Misiones, entre 0 y 500 msm. Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Misiones: Porta 146 SI (CG-558); San Javier, A.L. Cabrera et al, 12/10/1977, Det. L.R. Landrum 1983, 28665 SI (CG-368). Minas grandes, Lus Mex 5150, (BH) L.H. Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 2.4–9.7 cm de largo y 1.2–4.1 cm de ancho; lámina membranácea (jóvenes) o cartácea (maduras), asimétricas en la base, nanófilas a notófilas, elípticas a oblongas, con base aguda o convexa y ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 7-14 mm de largo y 1-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 5–10 pares de venas, sin venas paramarginal e intramarginal, las venas secundarias emergen regularmente en ángulo agudo (45°-50°), irregularmente espaciadas y unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, sin o con 1 vena intersecundaria compuesta. Venación de tercera categoría percurrente alterna, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso, de manera moderadamente regular. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o 2 veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada, completa.

### Género *Eugenia* Linné 1753

#### *Eugenia burkartiana* (D. Legrand) D. Legrand

(Figura A5.3 A-D)

**Sinónimos:** *Pseudocaryophyllus burkartianus* D. Legrand

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones, habita en montes y selvas en galerías hasta 500 msm. También en Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Klein 154 SI (CG-556). Museo Botánico Municipal, Det. Legrand 973, (BH s/n) L.H. Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 7.5 cm de largo y 2.5 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base aguda y cuneada y ápice agudo y acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, glabro, de 5 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 11–14 pares de venas, con una vena paramarginal ubicada a 3-4 mm del margen hacia adentro, formada por venas de segunda categoría; y con una vena intramarginal doble: una interna formada por los ojalos de venas de

tercera categoría y otra externa formada por la unión de venas de cuarta categoría que se unen en ángulo agudo o recto. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (40° en la base, 70° en el medio y 85° en el ápice), curvadas y separadas irregularmente. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, a veces puede ser percurrente alterna y opuesta, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo obtuso o recto, de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría ramificada. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o 2 veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa, los ojales emergen a partir de la vena intramarginal externa.

***Eugenia hyemalis* Cambess. var. *marginata* O. Berg**

(Figura A5.3 E-F)

**Sinónimos:** *Eugenia polycarpa* O. Berg var. *marginata* O. Berg

**Distribución:** Provincias de corrientes, Formosa, Jujuy, Misiones y Salta; habita en selvas en galería hasta los 1000 msm. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Misiones:** Sesmero 17 SI (CG-604); Cabrera 72 SI (CG-605); General Manuel Belgrano (Bernardo de Irigoyen), 15/10/996, O. Morrone, N.B. Deginani, M.M. Ponce y D. Giraldo-Cañas SI-1424.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 3.5–6.4 cm de largo y 1.3–1.9 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas a linear lanceoladas; con base y ápice agudos y cuneados. Margen entero. Pecíolo marginal, glabro, de 2-5 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 11–12 pares de venas emergiendo irregularmente en ángulo agudo (65°-75°), pero el ángulo disminuye hacia la base; separadas y curvadas de manera irregular; con una vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría, y una vena intramarginal doble: una interna formada por los ojales de venas de tercera categoría y otra externa formada por la unión de venas de cuarta categoría que se unen en ángulo agudo o recto. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Venación de sexta categoría ramificada. Aréolas bien desarrolladas y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada formando una vena fimbrial que corre a lo largo de toda la lámina.

*Eugenia involucrata* DC.

(Figura A5.3 G-H)

**Sinónimos:** *Phyllocalyx involucratus* (DC.) O. Berg  
*Stenocalyx involucratus* (DC.) Kausel

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones; habita en montes marginales y selvas en galería hasta los 500 msm. También en Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Corrientes:** A. Schinini y R. Carnevali 10663 SI (CG-603). **Misiones:** Dpto. Leandro N. Alem, M.E. Múlgura de Romero, F. Biganzoli, P. Peralta y M.A. Romero, 24/09/2000, SI-2310.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 3.6-7.4 cm de largo y 1.5-1.7 cm de ancho, lámina coriácea o papirácea, simétricas, micrófilas, linear lanceoladas a elípticas; con base y ápice agudos y acuminados. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 5 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 15–17 pares de venas, con una vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría y una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (55°-60°), curvadas y espaciadas irregularmente, unidas a las venas secundarias superadyacentes en ángulos agudos. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna o 1 vena intersecundaria simple, a veces puede ser compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. La venación de quinta categoría puede ser reticulada o ramificada. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

*Eugenia lilloana* D. Legrand

(Figura A5.3 I-J)

**Distribución:** Provincia de Misiones, en bosques y lomadas rocosas hasta los 500 msm.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Misiones:** San Ignacio, M.E. Múlgura de Romero, F. Biganzoli, H. Ilbarraga y A.S. Vega, 08/12/1997, SI-1619.

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 2.2–2.5 cm de largo y 0.5-0.7 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, nanófilas, oblongas, linear-lanceoladas; con base aguda cuneada y ápice obtuso y redondeado. Margen entero. Pecíolo de 1-2 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda

categoría camptódroma- broquidódroma, 9-11 pares de venas emergiendo irregularmente en ángulo agudo (60° en la base y 70° en el medio y ápice), curvadas y separadas irregularmente, unidas a las venas secundarias superadyacentes en ángulos agudos; con una vena paramarginal ubicada a 2-3 mm del margen hacia adentro formada por venas de segunda categoría y con vena intramarginal doble: una interna formada por los ojales de venas de tercera categoría y otra externa formada por los ojales de venas de cuarta categoría. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias simples. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto, las venas emergen inconsistentemente en ángulo recto u obtuso. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas con 4-5 lados, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o 2 veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Eugenia masoni* O. Berg**

**(Figura A5.3 K-L)**

**Distribución:** Provincias de Corrientes, Entre Ríos y Misiones; habita en montes marginales y selvas en galería hasta los 500 msm. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Corrientes:** Ibarrola 3128 SI (CG-602); Dpto. Paso del los Libres, A. Krapovickas y C. Cristóbal, 19/02/1972, 21654 SI (CG-601). **Entre Ríos:** E. Zanin 3-SI.

**Descripción:** Hojas simples, brevemente pecioladas, de 2.7-5.2 cm de largo y 1.2–2.5 cm de ancho, lámina membranácea a coriácea, simétricas, nanófilas a micrófilas, elípticas a obovadas; con base aguda y cuneada y ápice agudo acuminado o convexo. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 3–5 de mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma-broquidódroma, 10–12 pares de venas que emergen de manera alterna en ángulo agudo (55°-65°), curvadas y separadas irregularmente y unidas a las venas secundarias superadyacentes en ángulos agudos; con una vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría y una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Áreas intercostales bien desarrolladas, sin venas intersecundarias o con una simple o compuesta. Venación de tercera, cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Las venas de tercera categoría emergen en ángulo recto u obtuso de manera no uniforme. Venación de sexta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, con 4 o 5 lados, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa formando una vena fimbrial (las venas de tercera y cuarta categoría forman la vena fimbrial).

*Eugenia moraviana* O. Berg

(Figura A5.3 M-N)

**Sinónimos:** *Eugenia paracatuana* O. Berg

**Distribución:** Provincias de Chaco, Corrientes, Formosa, Jujuy y Salta; habita en el interior de bosques y selvas en galería hasta 1500 msm. También en Bolivia, Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina: Chaco:** A. Martínez et al SI (CG-606). **Jujuy:** Cabrera 30973 SI (CG-607); Camino a los cafetales SI-30973.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 3.8–6.1 cm de largo y 2.0–3.1 cm de ancho, lámina membranácea a cartácea, simétricas, micrófilas, elípticas, con base obtusa o aguda cóncava y ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, laxamente piloso, 4–8 de mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 10–13 pares de venas que emergen en ángulo agudo (55°- 60°), curvadas y espaciadas irregularmente; con una vena paramarginal y vena intramarginal doble: una interna que esta formada por venas de tercera categoría que se unen formando arcos y otra externa que esta formada por venas de cuarta categoría. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera, cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Las venas de tercera categoría de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de sexta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 vez. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

*Eugenia parodiana* Moroni

(Figura A5.3 O-P)

**Distribución:** Provincia de Formosa; en montes y terrenos arenosos hasta los 500 msm. También en Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina: Formosa:** Jörgensen, P. Col. 1917, SI-2105.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 2.7-3.0 cm de largo y 0.9-1.1 cm de ancho, lámina membranácea o papirácea, simétricas, nanófilas, elípticas, oblongas, o linear lanceoladas; con base y ápice agudos y cuneados. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, glabro, de 2-4 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 6-8 pares de venas, con una vena paramarginal formada por venas de segunda categoría y una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen

irregularmente en ángulo agudo (55°-60° en la base y 65°-70° en el ápice), espaciadas y curvadas de manera irregular, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, una o dos venas intersecundarias simples, a veces puede ser compuesta. Venación de de tercera categoría reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden octavo. Venación última marginal ojalada completa.

***Eugenia pitanga* (O. Berg) Kiaersk**

**(Figura A5.3 Q-T)**

**Sinónimos:** *Stenocalyx pitanga* O. Berg

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones; habita en terrenos arenosos o en afloramientos rocosos hasta los 500 msm. También en Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Misiones:** Montes 2112 SI (CG-600) y A. Cabrera 28551 SI (CG-599). Museo Botánico Municipal, Legrand 273, L.H. Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, sésiles o subsésiles, de 3.2-4.6 cm de largo y 1.3–1.7 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, a veces levemente asimétricas en la base, micrófilas, elípticas a oblongas; con base aguda-cuneada a obtusa algo cordada y, ápice obtuso y redondeado. Margen entero. Pecíolo breve y marginal, de 1–2 mm de largo y 1-1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta, no llega al ápice de la hoja; sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma- broquidódroma, 8-9 pares de venas, con una vena paramarginal formada por venas de segunda categoría y ubicada a 2-3 mm del margen hacia adentro y una vena intramarginal doble: una interna formada por los ojales de venas de tercera categoría y otra externa formada por la unión de venas de cuarta categoría que se unen en ángulo agudo. Las venas de segunda categoría emergen ángulo agudo (30° en la base y 50°-60° en el centro y ápice) de manera alterna e irregular, curvadas y separadas irregularmente. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venas de tercera categoría reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría y quinta categoría con un patrón reticulado al azar. Venación de sexta categoría reticulada al azar o ramificada. Aréolas bien desarrolladas, con 4 o 5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden séptimo-octavo. Venación última marginal ojalada completa formando una vena fimbrial.

***Eugenia puniceifolia* (Kunth) DC.**

(Figura A5.4 A-B)

**Sinónimos:** *Eugenia chacoensis* (D. Legrand) Kausel  
*Eugenia kunthiana* DC.  
*Eugenia ovalifolia* Cambess.  
*Eugenia ovalifolia* Cambess. var. *chacoensis* D. Legrand  
*Myrtus puniceifolia* Kunth

**Distribución:** Provincias de chaco, Corrientes y Formosa; habita montes marginales y selvas en galería hasta los 500 msm. También en Bolivia, Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Formosa:** Jorgensen 3075 SI, CG-611. L.H. Bailey Hortorium 15175, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.8 cm de largo y 2.9 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base obtusa y convexa y, ápice agudo y acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, con pubescencia rojiza, de 3 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 8 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas. Con una vena paramarginal formada por venas de segunda categoría, y con una vena intramarginal formada por venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen regularmente en ángulo agudo (60°), uniformemente curvadas y separadas. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna o 1 vena intersecundaria simple o compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categoría reticuladas al azar. Venación de sexta categoría ramificada. Aréolas bien desarrolladas, con 4 o 5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Eugenia pyriformis* Cambess.**

(Figura A5.4 C-D)

**Sinónimos:** *Eugenia turbinata* O. Berg  
*Pseudomyrcianthes pyriformis* (Cambess.) Kausel  
*Eugenia pyriformis* Cambess. f. *ponhi* D. Legrand  
*Eugenia uvalha* Cambess.

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones; habita en montes y selvas marginales hasta los 500 msm. También en Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados: Argentina: Misiones:** Dpto. Guaraní, CTES-5114 (UNAM), IBONE, S 26° 54'59'' y W 54° 12'18''.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 2.5 cm de largo y 1.3 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas a obovadas; con base aguda cuneada y, ápice obtuso y emarginado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, pubescente, de 7 mm de largo y 1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 6-7 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría que se unen en ángulo agudo; y con vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (60-65°), curvadas y separadas no uniformemente. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna o 1 vena intersecundaria simple o compuesta. Venas de tercera categoría muestran un patrón reticulado al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Aréolas moderadamente desarrolladas, orientadas al azar. Venación de quinta categoría ramificada. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Eugenia repanda* O. Berg**

**(Figura A5.4 E-F)**

**Distribución:** Provincias de Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Misiones y Salta; habita en lomadas arenosas, selvas marginales e interior de bosques hasta los 1500 msn. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados: Argentina: Entre Ríos:** Burkart 21307 SI (CG-547); La Paz, SI-21308.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.6–8.5 cm de largo y 1.8–3 cm de ancho, lámina membranácea o cartácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base aguda atenuada y, ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, pubérulo, piloso o glabrescente, de 4–5 mm de largo y 1–1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 10–12 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal ubicada a 1-2 mm del margen formada por venas de segunda categoría; y con doble vena intramarginal: una interna formada por los ojales de venas de tercera categoría y, otra externa formada por la unión de venas de cuarta categoría que se unen en ángulo agudo. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (el ángulo en la base y centro de la hoja 45°, en el ápice 65°), curvadas y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna o 1 vena intersecundaria simple

o compuesta. Venas de tercera categoría reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categoría reticulada al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4 o 5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

***Eugenia uniflora* L.**

**(Figura A5.4 G-H)**

**Sinónimos:** *Eugenia micheli* Lam.  
*Stenocalyx micheli* (Lam.) O. Berg  
*Stenocalyx nbampiri* Barb. Rodr.

**Distribución:** Provincias de Catamarca, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta, Santa Fe y Tucumán; habita en montes marginales, bosquecillos ralos y selvas en galería hasta 1500 msm. También en Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Corrientes:** Zuloaga et al 616 SI (CG-610). **Chaco:** Martínez BAA-9495 (CG-362). **Misiones:** Dpto. Apóstoles, Cabrera et al, 10/1977, SI- 28509 (CG-609). **Buenos Aires:** Tigre, Col. y Det. Gustavo Aparicio, 26/03/2003, PBP-1008 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 3.2–4.9 cm de largo y 1.4–1.7 cm de ancho, lámina membranácea, a la madurez cartácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base aguda atenuada y, ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, glabro, de 3–7 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 9-12 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría y, con simple vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (45°-55°), curvadas y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna o una vena intersecundaria simple o compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categoría reticuladas al azar. Venación de sexta categoría ramificada. Aréolas bien desarrolladas, con 4 o 5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Eugenia uruguayensis* Cambess.**

**(Figura A5.4 I-J)**

**Sinónimos:** *Eugenia opaca* O. Berg

*Eugenia opaca* O. Berg var. *brasiliensis* O. Berg

*Eugenia opaca* O. Berg var. *montevidensis* O. Berg

*Eugenia uruguayensis* Cambess. var. *opaca* (O. Berg) D. Legrand

**Distribución:** Buenos Aires, Corrientes, Entre Ríos y Misiones; habita en montes y selvas marginales hasta los 500 msm. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Buenos Aires: Bacigalupo y Crespo 25992 SI (CG:565); Delta del Paraná SI-8918 (CG:564). **Brasil:** Río Grande do Sul, Ahumada y Eskuche 01489 SI (CH:363); Federación, Salto Grande SI-26319.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 5-7 cm de largo y 1.8-3 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilos elípticos; con base aguda cuneada y ápice agudo y atenuado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, glabro, 5-7 mm de largo y 1-1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 10-14 pares de venas secundarias, camptodroma, broquidodroma, con vena paramarginal formada por los arcos de venas de segunda categoría; y con simple vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (45°-60°), irregularmente curvadas (en la base de la hoja son decurrentes y, en el centro y ápice de la hoja son sinuosas o rectas), espaciadas de manera uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 vena intersecundaria simple o compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso sinuoso, las venas emergen en ángulo recto-obtuso, de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

### Género *Gomidesia* O. Berg 1855

#### *Gomidesia barituensis* Legname

**Distribución:** Provincia de Salta; crece entre los 1000 y 1500 msm. También en Bolivia.

**Descripción tomada de Rotman 1986 b:** Hojas simples, pecioladas, de 4.8- 13 cm de largo y 2-5.2 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, nanófilos a notófilos, ovado-oblongas. Con base aguda y cuneada; el ápice agudo y brevemente acuminado. Margen entero. Pecíolo de hasta 10 mm largo.

#### *Gomidesia palustris* (DC) Kausel

(Figura A5.5 A-B)

**Sinónimos:** *Gomidesia bergiana* D. Legrand, nom. nud.

*Gomidesia garopabensis* (Cambess.) D. Legrand  
*Gomidesia palustris* (DC.) D. Legrand, comb. illeg.  
*Myrcia hartwegiana* auct. non (O. Berg) Kiaersk.  
*Myrcia palustris* DC.  
*Myrcia palustris* DC. var. *angustifolia* O. Berg  
*Myrcia palustris* DC. var. *bracteata* O. Berg  
*Myrcia palustris* DC. var. *stictophylla* O. Berg

**Distribución:** Provincia de Misiones; crece en montes y campos bajos, secos, hasta los 500 msm. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Paraguay:** Paraguari, Schinini SI-4231.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 2.7-3.2 cm de largo y 1.4-1.6 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas. Con base aguda y cuneada; el ápice agudo y cuneado. Margen entero, revoluto. Pecíolo de 2-4mm de largo y 1-1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, vena primaria de recorrido derecho; sin venas agróficas. 8-10 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas; con vena paramarginal formada por la unión de venas secundarias; y con vena intramarginal formada por venas terciarias que se unen a la vena superadyacente en ángulo agudo. La venación de segunda categoría muestra un recorrido derecho, a veces una leve curvatura, emerge regularmente de la vena media en ángulo agudo (55°-60°). El espaciado entre las venas secundarias es irregular. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 vena intersecundaria compuesta. La venación de tercera categoría forma un reticulado al azar, de recorrido sinuoso y con ángulos obtusos o rectos, la variabilidad de los mismos es de manera inconsistente. La venación de cuarta categoría forma un reticulado al azar. Venación de quinta categoría ramificada. Presenta una areolación bien desarrollada, aréolas con 4-5 lados, dispuestas al azar. Vénulas ramificadas 2 o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

### **Género *Guapurium* Juss. 1789**

#### ***Guapurium peruvianum* Poir**

**(Figura A5.5 C)**

**Sinónimos:** *Eugenia guapurium* DC.

*Myrciaria cauliflora* auct. non (DC.) O. Berg

*Myrciaria guapurium* (DC.) O. Berg

**Distribución:** Provincias de Chaco, Corrientes, Formosa y Misiones; habita en selvas marginales y montes ribereños hasta los 500 msm. También en Bolivia y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** Col. M.R. Sheechams (BH) L.H. Bailey Hortorium, Cornell

University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 1.8-3.9 cm de largo y 0.8-1.2 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, nanófilas a micrófilas elípticas; con base aguda cuneada y ápice agudo, cuneado o acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 3-4 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 10-14 pares de venas secundarias, camptodroma, broquidodroma, con vena paramarginal formada por venas de segunda categoría; y con una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (base 45°-50°, y en el ápice 65°-70°), no curvadas, espaciadas no uniformemente. Áreas intercostales bien desarrolladas.

### Género *Hexachlamys* Berg

#### *Hexachlamys edulis* (O. Berg) Kausel y Legrand

(Figura A5.5 D-F)

**Sinónimos:** *Eugenia edulis* Benth. y Hook. ex Griseb.

*Eugenia myrcianthes* Nied.

*Myrcianthes edulis* O. Berg

**Distribución:** Provincias de Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Misiones y Santa Fe; habita en selvas marginales, montes ralos y terrenos arenosos hasta los 500 msm. También en Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Corrientes:** Guaglianone et al 207 SI (UBA-549).

**Misiones:** Apóstoles SI-1116. **Buenos Aires:** Jardín Darwinion UBA-283 y UBA-285.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.6-8.4 cm de largo y 2.3-3.9 cm de ancho, lámina coriácea, asimétricas en la base, micrófilas a notófilas, elípticas; con base obtusa y redondeada, a veces cordada y, ápice agudo y cuneado o acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 7 mm de largo y 1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 9-14 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, sin vena paramarginal ni vena intramarginal. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (40°-50°), curvadas y separadas de manera no uniforme, unidas a la vena secundaria superadyacente en una serie de arcos en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1, 2 o 3 venas intersecundarias simples, a veces compuestas. Venación de tercera categoría forman un patrón percurrente alterno o reticulado al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso, de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría percurrente alterno y opuesto. Venación de quinta categoría reticulada al azar. Venación de sexta categoría muestran un patrón

dicotomizado. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 caras y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden séptima. Venación última marginal ojalada completa.

***Hexachlamys humilis* Berg**

**(Figura A5.5 G-H)**

**Sinónimos:** *Eugenia anomala* D. Legrand

*Eugenia humilis* (O. Berg) Benth. ex Niederl., hom. illeg.

*Eugenia myrcianthes* Nied. var. *nana* D. Legrand

*Hexachlamys anomala* (D. Legrand) D. Legrand

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones; crece en terrenos bajos y arenosos hasta los 500 msm. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Corrientes: Arbo et al 1127 SI (UBA-551).

**Misiones:** Apóstoles SI-14369.

**Descripción:** Hojas simples, sésiles o subsésiles, de 4.7-9.0 cm de largo y 1.5-1.8 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, oblongas, obovadas a linear-lanceoladas; con base obtusa truncada o redondeada y, ápice obtuso. Margen entero. Pecíolo breve de 1 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 5 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, sin vena paramarginal ni vena intramarginal. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (base 50°, ápice 65°), curvadas y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias. Venación de tercera y cuarta categoría percurrente alterno y opuesto. Las venas de tercera categoría muestran un curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venaciones de quinta categoría forman un patrón reticulado al azar y las de sexta categoría uno dicotomizado. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

**Género *Luma* A. Gray**

***Luma apiculata* (DC.) Burret 1941**

**(Figura A5.5 I-J)**

**Sinónimos:** *Eugenia apiculata* DC.1828

*Eugenia proba* O. Berg 1858

*Myrcogenia apiculata* (DC.) Nied. 1893

*Myrcogenella apiculata* (DC.) Kausel 1942

*Myrceugenella apiculata* var. *nahuelhuapensis* Kausel 1942

**Distribución:** Provincias de Chubut, Nuquén y Río Negro. También en Chile.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Neuquén:** Departamento Los Lagos, Ruta Nacional 234,6 km al norte de Villa la Angostura desde San Martín de los Andes, R. H. Fortunato, A. Martínez y G. Roitman, Fortunato 5229; Departamento Lácar, San Martín de los Andes, V.A. Milano, BAB 73244; Lago Lacar, Pucará, I. Dawson y H. Schwabe 2739 (BAB 67957). **Río Negro:** Departamento Bariloche, cerca del Lago Steffen, R. Gomez, R. Juliano y R. Rossow, Rossow 2143; Lago Nahuel Huapi, Perez Moreau s/n, MACN-35307 (CG-532). **Chubut:** Departamento Cushamen, Parque Nacional Lago Puelo, pendiente del lago al Este del muelle, Cusato y R. Rossow, BAB 4087; Departamento Futalaufquen, Parque Nacional Los Alerces, Lago verde, F.A. Roig, F.A. Roig Juñent, E. Martínez Carretero y S.A. Roig, F.A. Roig 13866. **Chile:** Kausel 1883, Herb. Mus. Hist. Nat. (CG-581).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 1.0-3.4 cm largo y 0.8-1.8 cm de ancho, simétricas, lámina coriácea, nanófilas a micrófilas, orbiculares, elípticas a ovadas, de tamaño variable en la misma planta, base aguda y cuneada y, ápice agudo y muy apiculado. Margen entero. Pecíolo de 1-4 mm de largo y 1 mm de ancho, glabro, deltoide. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 6-7 pares de venas secundarias, con vena intramarginal formada por venas de segunda categoría que se unen en ángulo agudo; y con una vena intramarginal formada por los ojalos de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen en ángulo agudo (40-55°), uniformemente curvadas y separadas de manera irregular. Áreas intercostales bien desarrolladas con una o dos venas intersecundarias compuestas. Venación de tercera y cuarta categoría reticulada al azar. Las venas de tercera categoría muestran un curso sinuoso y emergen inconsistentemente en ángulo obtuso. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

### **Género *Myrceugenia* O. Berg 1856**

#### ***Myrceugenia chrysoarpa* (O. Berg) Kausel 1940**

**(Figura A5.6 A-B)**

**Sinónimos:** *Eugenia chrysoarpa* O. Berg 1856

*Eugenia patagonica* Phil 1864

*Luma chrysoarpa* (O. Berg) Burret 1941

**Distribución:** Provincias de Chubut, Río Negro y Neuquén, habita a orilla de lagos entre los 500 y 1000 msm. También en Chile.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Río Negro:** Lag. Frías, ruta a Puerto Alegre, BAB 313; Parque Nacional Nahuel Huapi, entre Puerto Blest y Lag. Frías, Dimitri y Correa Luna 6746 y 7226; Parque Nacional Los Alerces, rama sur del Lago Menéndez, Dimitri y Correa Luna 6262; Puerto Blest, Lago Nahuel Huapi, Muñiz y Rothkugel, BAB 210. Boelcke 5834, SI (CG-370).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, 1.3-3.6 cm de largo y 0.6-1.3 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, nanófilas a micrófilas, elípticas a ovadas, base obtusa o aguda-cuneada y, ápice agudo y acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 3-5 mm de largo y 1-1.2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 8-10 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría; y con una vena intramarginal formada por la unión de venas de tercera categoría. La venación de segunda categoría emerge irregularmente en ángulo agudo (base 40°-45°, en el ápice 75°-80°), dichas venas secundarias se hallan uniformemente curvadas y espaciadas. Áreas intersecundarias bien desarrolladas con una vena intersecundaria simple o compuesta. Venación de tercera categoría reticulada, de curso recto, emerge inconsistentemente en ángulo obtuso. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

***Myrceugenia euosma* (O. Berg) D. Legrand**

**(Figura A5.6 C-E)**

**Sinónimos:** *Eugenia euosma* O. Berg

**Distribución:** Provincia de Misiones, entre los 0 y 500 msm. Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Kummrow 355 SI (CG-371). **Uruguay:** Rosengurt B-4801 SI (CG-560).

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 2.0–3.9 cm de largo y 0.8–1 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, nanófilas a micrófilas, elípticas a linear-lanceoladas; con base aguda y cuneada y, ápice agudo y atenuado. Margen entero. Pecíolo breve y marginal, de 1.5-2 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 11–15 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal e intramarginal, a veces las venas secundarias se bifurcan (ello hace que las áreas intercostales se dividan en dos), emergen regularmente en ángulo agudo (45°-50°), no curvadas a veces las venas basales emergen de manera decurrente y, separadas no uniformemente, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien

desarrolladas, con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

***Myrceugenia exsucca* (DC.) O. Berg 1861**

**(Figura A5.6 F-H)**

**Sinónimos:** *Eugenia exsucca* DC. 1828

*Eugenia multiflora* Hook. and Arn. Nom. Illeg. 1833

*Myrceugenia multiflora* (Hook and Arn) Kausel 1942

*Luma exsucca* (DC.) 1941

**Distribución:** Provincias del Chubut, Río Negro y Neuquén; habita a orilla de lagos, formando densos bosquecillos que suelen permanecer inundados durante una parte del año, entre los 500 y 1000 msm. También en Chile.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Neuquén:** Puesto La Elvira, Lago Nontué, Parque Nacional Lanin, R. Dawson y H. Schwabe 2304 (BAB 67960); Departamento Los Lagos, Península Quetrihué, J. Diem 740. **Río Negro:** Departamento Bariloche, Lago Moreno, Llao llao, J. Diem 525; Departamento Bariloche, Península Llao llao, Puerto Pañuelo, Bahía V. López, Mazzucconi 1383; Maldonado SI-21. **Chubut:** Epuyén, R. Martínez Crovetto 3224. **Chile:** Hollermayer Plantae Chilensis 1199 (CG-569).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, 1.6-4.7 cm de largo y 1-2.8 cm de ancho, textura coriácea, simétricas, nanófilas a micrófilas, elípticas u ovada-oblongas; base obtusa o cuneada, y ápice obtuso, a veces emarginado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, pubescente, 2-4 mm de largo y 1-1.2 mm de ancho. Venación primaria pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 8-9 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal e intramarginal; la vena paramarginal formada por la unión de venas segunda categoría y la vena intramarginal formada por venas de tercera categoría. Las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (base 55°-65°, ápice 70°-80°), uniformemente curvadas y separadas de manera irregular. Áreas intercostales bien desarrolladas con una o dos venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso variable, emerge inconsistentemente en ángulo obtuso. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptima. Venación última marginal ojalada completa.

***Myrceugenia glaucescens* (Cambess.) D. Legrand y Kausel**

(Figura A5.6 I-K)

**Sinónimos:** *Eugenia glaucescens* Cambess.

*Eugenia pallida* O. Berg

*Myrceugenia glaucescens* (Camb.)Legrand-Kausel f. *pallida* (Berg) Legrand

*Myrceugenia glaucescens* (Camb.)Legrand-Kausel var. *pallida* (Berg) Kausel

*Myrceugenia pallida* (O. Berg) D. Legrand y Kausel

**Distribución:** Provincias de Buenos Aires, Corrientes, Entre Ríos y Misiones; habita en terrenos descubiertos o quebrados entre los 0 y 500 msm. SE de Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Entre Ríos:** Cozzo s.p. BA-54387 (CG 531); Krapovickas 16802 MACN-66914 (CG-77); Burkart 3675 SI (CG-562); **Buenos Aires:** N. Correa 25593 SI (CG-561); A. Rotman et al 68 SI (CG-563); Reserva Ribera Norte, San Isidro, 26/03/2003, Col. y Det. G. Aparicio, PBP-1007 (Parque Botánico Patagonia). **Corrientes:** Krapovickas 16802 MACN-66914 (CG-66).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, 4.2–6.1 cm de largo y 1.1–1.6 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilos oblongos, elípticos u obovados; con base aguda cuneada y, ápice agudo, atenuado o acuminado. Margen entero, a veces ligeramente ondulado. Pecíolo normal, marginal, de 4-5 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Presentan una vena paramarginal y una vena intramarginal, 9-15 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (base 45°-50°, ápice 60°-70°), irregularmente curvadas (en la base curvadas de manera decurrente, y en la parte superior no curvadas) y separadas de manera no uniforme; unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo formando una vena paramarginal. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas; las venas intersecundarias se originan a partir de la vena intramarginal, en general son muy ramificadas admedialmente. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto, las venas emergen en ángulo recto-obtuso, de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas y orientadas al azar. No forman aréolas. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden quinto. Venación última marginal ojalada.

***Myrceugenia myrtoïdes* O. Berg**

(Figura A5.6 L-M)

**Distribución:** Probablemente habite en el NE de Argentina. También en Brasil y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Río Grande do Sul, Herbarium Anchieta Porto Alegre SI-35321 (Det. D. Legrand, Legit. E. Henz 1946).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 2.4-3.6 cm de largo y 0.9-1.1 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, nanófilas a micrófilas elípticas; con base aguda cuneada y, ápice agudo, atenuado o acuminado. Margen entero, revoluto, con sinuosidades. Pecíolo normal, marginal, de 3-5 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y sinuosa; sin venas agróficas. Muestran una vena paramarginal formada por venas de segunda categoría que se unen en ángulo agudo; y una vena intramarginal formada por venas de tercera categoría. 14-15 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, las venas emergen irregularmente en ángulo agudo (base y centro 65°-75°, ápice 55°), en la base las venas secundarias se curvan de manera decurrente, y en la parte superior emergen sin curvatura, separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 venas intersecundarias compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto, emerge en ángulo recto-obtuso, de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada y orientada al azar.

***Myrceugenia ovata* var. *nannophylla* (Burret) Landrum 1980**

**(Figura A5.6 N-O)**

**Sinónimos:** *Luma nannophylla* 1941

*Myrceugenia Montana* Kausel 1942

*Myrceugenia valientei* Kausel 1944

*Myrceugenia nannophylla* (Burret) Kausel 1951

**Distribución:** provincia de Neuquén, habita a orilla de los lagos formando grandes arbustales, entre los 500 y 1000 msm. También en Chile.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Neuquén:** Parque Nacional Nahuel Huapi, ruta Traful a Ruca Malén, O. Boelcke y M.N. Correa 7248; Lago Correntoso, Quintapuray, R.A. Spegazzini 301; Parque Nacional Lanin, Lago Epilafquen, I. Dawson y H. Schwabe 2474; Departamento Aluminé, cerca de Lago Quillén, S. Crespo, B. Piccinini y R. Rossow, Crespo 2368; Departamento Los Lagos, Pichi Traful a Lago Espejo, O. Boelcke 4283; Borde sur-oeste del Lago Correntoso, cerca del puente del Río Correntoso, Mario y Patricia Gentili, IPCN 1085; Departamento Huiliches, Baños de Lahuen-Co. R. Rossow y R. Gomez, R. Rossow 506; Departamento Aluminé, Lago Quillén, M.N. Correa, R. Kiesling, R. Rossow y M. Sánchez, BAB 9280; Bernasconi 15127 SI (CG-571); Boelcke 7033 (BAB).

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 0.7-2.4 cm de largo y 0.5-1 cm de ancho, lámina papirácea, simétricas, leptofilas a nanófilas, principalmente elípticas, algunas ovadas u ovadas-

oblongas; base obtusa y, ápice agudo u obtuso. Margen entero. Pecíolo pubescente, marginal, 1.0-2.5 mm de largo y 1 mm de ancho, Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. Con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría, y con una vena intramarginal formada por la unión de venas de tercera categoría. 6-7 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, las venas de segunda categoría emergen regularmente en ángulo agudo (45-55°), uniformemente curvadas. Áreas intercostales bien desarrolladas con una vena intersecundaria simple o compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso sinuoso, las venas emergen inconsistentemente en ángulo obtuso. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada y completa.

***Myrceugenia planipes* (Hook. et Arn.) O. Berg 1861**

**(Figura A5.6 P-Q)**

**Sinónimos:** *Eugenia planipes* Hook. et Arn.1833

*Eugenia distoma* O. Berg 1856

*Myrcia planipes* (Hook. et Arn) Kiaersk 1893

*Myrceugenia distoma* (O. Berg) Kausel 1942

**Distribución:** Provincia de Neuquén, habita a orilla de lagos entre los 500 y 1000 msm. También en Chile.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Neuquén: Departamento Los Lagos, Quetrihué, 800 msm, J. Diem 2036

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 9.9-12.2 cm de largo y, 1.2-1.5 cm de ancho, lámina papirácea, simétricas, nanófilas, elípticas a obovadas; base aguda cuneada u obtusa, ápice obtuso. Margen entero. Pecíolo de 2-3 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 8-10 pares de venas secundarias, con vena paramarginal e intramarginal, camptódromas, broquidódromas, las venas de segunda categoría emergen regularmente en ángulo agudo (50°-60°), el par basal es muy agudo (40-45°), uniformemente curvadas y espaciadas, están unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con una o dos venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso sinuoso, las venas emergen inconsistentemente en ángulo obtuso. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

### Género *Myrcia* DC. ex Guillemín 1827

Hasta el momento, las especies *Myrcia leptoclada* DC., *Myrcia multiflora* (Lam.) DC. y *Myrcia verticillaris* O. Berg, no fueron halladas en territorio Argentino, pero se cree que probablemente habitan en el NE de Argentina, debido a que viven en las selvas de los ríos de las cuencas del Uruguay y del Iguazú. Están citadas para Brasil, Guayana Francesa, Paraguay y Uruguay.

#### *Myrcia anomala* Cambess.

(Figura A5.7 A-B)

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones; crece en campos altos con rocas aflorantes y en laderas pedregosas, hasta los 500 msm. También en Bolivia, Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Paraguay:** Jörgensen 3655 MACN 28/1944 (CG-80). **Bolivia:** Santa Cruz, Steinbach SI-2922 (CG-542).

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 2.6–3.8 cm de largo y 1.1–2.0 cm de ancho, lámina coriácea simétricas, nanófilas a micrófilas, elípticas; con base obtusa y cordada y, ápice agudo. Margen entero. Pecíolo breve y marginal, de 1 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 10-12 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segundo orden; y con vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercer orden; la venación de segunda categoría emerge regularmente en ángulo agudo (70°), aunque 1 o 2 pares de venas basales emergen en ángulo recto; uniformemente curvada. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera y cuarta categoría forman un patrón reticulado al azar. La venación de tercera categoría muestra un curso recto o sinuoso, emerge en ángulo recto u obtuso, de manera no uniforme. Venación de quinta categoría ramificada. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

#### *Myrcia bombycina* (O. Berg) Kiaersk.

(Figura A5.7 C-D)

**Sinónimos:** *Aulomyrcia bombycina* O. Berg

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones; crece en selvas marginales, bosques en galería y campos bajos con afloramientos rocosos, entre los 0 y 500 msm. Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Misiones: Cozzo s/n MACN 52591 (CG-195); Candelaria (Loreto), 12/11/1944, Herbario M. Lillo, Leg. J. Montes 459 SI, Det. A.D.

Rotman; Candelaria (Santa Ana), 15/03/1910, SI-165, Det. A.D. Rotman. **Brasil: Santa Catarina**, R. Klein 2177, UC-M252475, CWU-2888, Plate 85, fig 2, Klucking 1988).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 3.9-6.2 cm de largo y 1.4-2.1 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base y ápice agudos y atenuados. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 3 mm de largo y 1.5–2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 20 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segundo orden; y con vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría; la venación de segunda categoría emerge regularmente en ángulo agudo (70°-75°), las venas basales emergen a 90°; curvadas y espaciadas de manera regular; unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo o recto. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría ramificada. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

***Myrcia leptoclada DC.***

**(Figura A5.7 E-F)**

**Distribución:** Probablemente habite en el NE de Argentina. También en Brasil.

**Especímenes estudiados:** Hatschbach 19916, (BH) L.H. Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, sésiles o subsésiles de 5.2 cm de largo y 2.3 cm de ancho, lámina coriácea, levemente asimétricas en la base, micrófilas, elípticas; con base obtusa redondeada y ápice agudo algo acuminado. Margen entero. Pecíolo breve y marginal, de 2 mm de largo y 2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 14-16 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría; y con vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría; la venación de segunda categoría emerge de manera regular en ángulo agudo (base 65°-75°, ápice 80°-90.); las venas se hallan curvadas y separadas de manera no uniforme, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. La venación de tercera categoría forma un patrón reticulado al azar, de curso recto, emerge en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas y orientadas al azar.

Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Myrcia laruotteana* Cambess.**

**(Figura A5.7 G-H)**

**Sinónimos:** *Aulomyrcia assumptionis* (Morong) Kausel

*Myrcia assumptionis* Morong

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones; habita en bosques y selvas en galería, borde de selvas, montes, a la orilla de ríos, entre los 0 y 500 msm. También en Brasil y Paraguay. En la Argentina hay dos variedades *Myrcia laruotteana* Cambess. var. *australis* D. Legrand, y *Myrcia laruotteana* Cambess. var. *paraguayensis* O. Berg.

La primera habita en las provincias de Corrientes y Misiones; y la segunda solo en la provincia de Misiones.

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Paraná, G. UC-1355439, CWU-2913 (Plate 100, fig 3, Klucking 1988). Hatschbach 19792, (BH) L.H. Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, sésiles, subsésiles o pecioladas, de 4-7.6 cm de largo y 4.8 cm de ancho, lámina membranácea-cartácea o coriácea, simétricas, micrófilas a notófilas, elípticas; con base obtusa redondeada y ápice obtuso redondeado y retuso, algunas con ápice agudo. Margen entero. Pecíolo marginal, de 4-6 mm de largo y 2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 10-16 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría; y con vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría; las venas secundarias emergen regularmente en ángulo agudo (70°); curvadas y separadas de manera no uniforme, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera y cuarta categorías reticuladas al azar; las venas de tercera categoría emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

***Myrcia multiflora* (Lam.) DC.**

**(Figura A5.7 I-J)**

**Sinónimos:** *Eugenia multiflora* Lam.

**Distribución:** Probablemente habite en el NE de Argentina. También en Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Sehmen 1397 SI. Amazonia brasilera, Arce, Krukoff 5381,

UC-606234, CWU-2518, Plate 91, figs 2 y 3, Klucking 1988). L.H. Bailey Hortorium, (BH) Cornell University 1943, Cultivada.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 8 cm de largo y 3.7 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base obtusa y redondeada y, ápice agudo y acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 6 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 15–18 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas secundarias que se unen en ángulo agudo; y con vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría; la venación de segunda categoría emerge regularmente en ángulo agudo (base 65°-70°, ápice 85°-90°), las venas se hallan curvadas y espaciadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 vena intersecundaria simple o compuesta. Venación de tercera, cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. La venación de tercera categoría posee un curso recto y, emerge en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de sexta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal formada por venas de tercer orden, ojalada completa.

***Myrcia selloi* (Spreng.) N. Silveira**

(Figura A5.7 K-L)

**Sinónimos:** *Aulomyrcia ramulosa* (DC.) O. Berg

*Aulomyrcia selloi* (Spreng.) Kausel

*Myrcia ramulosa* DC.

*Myrcia ramulosa* DC. var. *megapotamica* D. Legrand

*Myrcia selloi* (Spreng.) Silveira var. *megapotamica* (D. Legrand) Silveira

*Myrtus selloi* Spreng.

**Distribución:** Provincias de Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Misiones y Santa Fe; habita en suelos pedregosos, arenosos o en montes marginales y selvas en galería, entre los 0 y 500 msm. También en el Sur de Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Riedel 202 SI (CG-365); **Paraná:** G. Hatschbach 22939, UC-1384690, CWU-2932, Plate 102, fig 4, Klucking 1988). Hatschbach 22939, (BH) L.H. Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 5–9 cm de largo y 2.5 cm de ancho, lámina coriácea o cartácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base obtusa y ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo de 2-7 mm de largo. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 18–19 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas,

con vena paramarginal ubicada a 1 mm del margen hacia adentro; y con doble vena intramarginal: una externa formada por los ojales de venas de cuarta categoría y, otra interna formada por la unión de los ojales de venas de tercera categoría; las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo o recto (en la base es 70°-75° y, en el ápice es 85°-90°); uniformemente curvadas, y curvadas de manera irregular, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna o 1 vena intersecundaria simple o compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo obtuso o recto de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Venación de sexta categoría ramificada. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden séptima. Venación última marginal ojalada completa.

**Género *Myrcianthes* O. Berg**  
***Myrcianthes callicoma* Mc Vaugh**  
**(Figura A5.8 A)**

**Distribución:** Provincia de Tucumán; habita en la selva entre 500 y 1000 msm.

**Especímenes estudiados:** **Bolivia:** **Vallegrande:** Santa Cruz, Quebrada del Zorro, propiedad del tecnológico Universitario (Palmar de Parajubaea torallyi), 2 Km. al S de Vallegrande. S 18° 30'32" y W 64° 06'12" I.G. Vargas, B. mostacedo y S. Panfil Feb 2993, det I.G. Vargas 1995 (USZ), Field Museum of Natural History 2172123; Localidad Huasacañada S 18° 31'54" y W 64° 05'51", I.G. Vargas 179, Mayo 1989, Det. M. Serrano 1995, Field Museum of Natural History 2146663.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.7-6.8 cm de largo y 3.0-4.1 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas; base obtusa redondeada y ápice agudo cuneado, u obtuso redondeado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, glabrescente, de 6-10 mm de largo y 1.5 mm de ancho, tenuemente surcado en la cara superior. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 8-15 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría y, con simple vena intramarginal, formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (base y centro 60° y ápice 65°-70°), no curvadas, a veces leve curvatura en las venas basales, y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias compuestas, emergen de la vena paramarginal. Venas de tercera categoría reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación última

marginal ojalada completa.

***Myrcianthes cisplatensis* (Cambess.) O. Berg**

(Figura A5.8 B-C)

**Sinónimos:** *Eugenia apiculata* (O. Berg) Nied., comb. illeg.

*Eugenia apiculata* DC.

*Eugenia cisplatensis* Cambess.

*Eugenia cisplatina* Arechav.

*Luma cisplatensis* (Cambess.) Verter

*Myrcianthes apiculata* O. Berg

**Distribución:** Provincias de Catamarca, Corrientes, Entre Ríos, Salta, Santa Fe y Tucumán; habita en bosques y selvas en galería, hasta los 1000 msm. También en Brasil y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Entre Ríos:** A. Burkart 21306 SI (CG-555) y A. Burkart et al 23418 SI (CG-546). L.H. Bailey, (BH) Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 3.5–4.3 cm de largo y 1.1–1.6 cm de ancho, lámina papirácea o cartácea, simétricas, micrófilas, elípticas a oblongas; con base aguda-cuneada u obtusa-redondeada, truncada o cordada y, ápice agudo cuneado, brevemente apiculado, u obtuso redondeado. Margen entero. Pecíolo glabro, de 3-5 mm de largo y 1-1.5 mm de ancho, surcado en la cara superior. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 9-14 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría; presentan una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría; las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (el ángulo disminuye hacia la base: en la base y centro el ángulo 60°-65°, y en el ápice 70°-75°), no curvadas y, separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias compuestas, emergen de la vena paramarginal y se ramifican 2 o más veces. Venación de tercera categoría ramificada o reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta, quinta y sexta categoría ramificadas. Aréolas no desarrolladas. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptima. Venación última marginal ojalada completa.

***Myrcianthes gigantea* (D. Legrand) D. Legrand**

(Figura A5.8 D-E)

**Sinónimos:** *Eugenia cisplatensis* Cambess. var. *gigantea* D. Legrand

**Distribución:** Provincia de Misiones; habita en bosques y selvas en galería, hasta los 1000 msm. También en Brasil y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Misiones: Dpto. Iguazú, A.L. Cabrera et al, Col. 1977, SI-28920 (CG-366).

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 3.4-4.7 cm de largo y 1.7-2.4 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas a obovada, con base aguda cuneada y ápice agudo convexo. Margen entero. Pecíolo breve y marginal, glabro, de 3-9 mm de largo y 3 mm de ancho, surcado en la cara superior. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 10 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría; con simple vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría; las venas de segunda categoría emergen regularmente en ángulo agudo (55°-60°), curvadas uniformemente y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias compuestas, emergen de la vena paramarginal y se ramifican 2 o más veces. Venas de tercera categoría ramificadas o reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venaciones de cuarta, quinta y sexta categoría ramificadas. Aréolas no desarrolladas. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptima. Venación última marginal ojalada completa.

### ***Myrcianthes mato* (Griseb.) Mc Vaugh**

#### **(Figura A5.8 F-G)**

**Sinónimos:** *Acreugenia mato* (Griseb.) Kausel, *Eugenia mato* Griseb.

**Distribución:** Provincias de Catamarca, Jujuy, Salta y Tucumán; habita en selvas entre 500 y 1000 msm. También en Bolivia.

**Especímenes estudiados:** Herb L.H. Bailey, (BH) Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.6 cm de largo y 1.9 – 2.0 cm de ancho, lámina membranácea o coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas a oblongas; con base aguda cuneada, y ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo glabro de 3-8 mm de largo. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 7-9 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por venas de segunda categoría. Presentan una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (base y centro 45°-55° y ápice 65°), con leve curvatura y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas, emergen de la vena paramarginal (en casos excepcionales emergen de la vena media). Venas de

tercera categoría reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categoría reticulada al azar. Venación de sexta categoría ramificada. Aréolas moderadamente desarrolladas, 4-5 lados y dispuestas al azar. Vénulas ramificadas una o más veces. Venación de mayor orden séptima. Venación última marginal ojalada completa.

***Myrcianthes minimifolia* (Mc Vaugh) Mc Vaugh**

**(Figura A5.8 H-I)**

**Sinónimos:** *Eugenia minimifolia* McVaugh

**Distribución:** Provincia de Jujuy; habita en la selva entre 2000 y 2300 msm. También en Perú (crece entre los 700 y 750 m.s.m). Probablemente habite en Bolivia.

**Especímenes estudiados:** Jujuy: Santa Bárbara SI-631

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 0.4-0.9 cm de largo y 0.2-0.4 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, leptofilos, elípticas a oblongas; con base aguda cuneada y ápice obtuso redondeado. Margen entero. Pecíolo marginal, de 1-2 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 9-10 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría, y simple vena intramarginal formada por venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (65°-75°), curvadas y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias simples, emergen de la vena paramarginal y se ramifican 2 o mas veces. Venación de tercera categoría reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categoría reticulada al azar. Aréolas moderadamente desarrolladas. Vénulas ramificadas 1 o 2 veces. Venación de mayor orden séptima. Venación última marginal ojalada completa.

***Myrcianthes pseudo-mato* (D. Legrand) Mc Vaugh**

**(Figura A5.8 J-K)**

**Sinónimos:** *Eugenia pseudo-mato* D. Legrand

**Distribución:** Provincias de Jujuy, Salta y Tucumán; habita en bosques y selvas en galería hasta los 1000 msm. También en Bolivia.

**Especímenes estudiados:** Beck 9667, (BH) L.H. Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.4 cm de largo y 1.9 cm de ancho, lámina cartácea, simétricas, micrófilos, elípticas; con base aguda-cuneada, y ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo simple y marginal, glabro, de 3-10 mm largo a 2 mm de ancho,

profundamente surcado en la cara superior. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 10-11 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas secundarias que se unen en ángulo agudo; y con una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría; las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (65°-70°), no curvadas y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas, emergen de la vena paramarginal. La venación de tercera categoría muestra un patrón reticulado o ramificado, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso de manera no uniforme. Venación de cuarta y quinta categoría ramificada. Aréolas no desarrolladas. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexta. Venación última marginal ojalada incompleta.

***Myrcianthes pungens* (O. Berg) D. Legrand**

(Figura A5.8 L-M)

**Sinónimos:** *Acreugenia pungens* (O. Berg) Kausel, *Eugenia pungens* O. Berg

**Distribución:** Provincias de Catamarca, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta, Santa Fe y Tucumán; habita en bosques y selvas en galería hasta los 1000 msm. También en Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Troles Myndel Pedersen 9847, L-393320, CWU-2953 (Plate 103, fig4, Klucking 1988). **Corrientes:** Grifo 867, (BH) L.H. Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 3.3-7.5 cm de largo y 1.8-3.4 cm de ancho, lámina papirácea a coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base aguda atenuada u obtusa y, ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, subglabro a pubescente, de 8-10 mm de largo y 1 mm de ancho, surcado en la cara superior. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 10-11 pares de venas secundarias, camptodroma, broquidodroma, con vena paramarginal formada por venas de segunda categoría; y con una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (55°-65°), las venas en la base son levemente decurrentes y, en el centro y ápice de la hoja son no curvadas; separadas de manera no uniforme, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias compuestas, las venas intersecundarias emergen de la vena paramarginal y se ramifican 2 o mas veces. Venación de tercera categoría ramificada o reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categoría

ramificadas. Aréolas no desarrolladas. Vénulas ramificadas 1 vez. Venación de mayor orden sexta. Venación última marginal ojalada completa.

**Género *Myrciaria* O. Berg**  
***Myrciaria tenella* (DC.) O. Berg**  
**(Figura A5.8 N-O)**

**Sinónimos:** *Eugenia tenella* DC.

*Myrciaria apiculata* Barb. Rodr.

**Distribución:** Provincias de Jujuy, Misiones y Salta; habita en montes y selvas en galería hasta los 1000 msm. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Hatschbach NH 10890 SI-29724 (CG-552). Bailey y Bailey 182, (BH) L.H. Bailey Hortorium, Cornell University.

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 1.0-2.0 cm de largo y 0.8-1.0 cm de ancho, lámina papirácea a coriácea, simétricas, nanófilas, elípticas; con base aguda u obtusa redondeada y, ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 2-3 de mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 8-11 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con una vena paramarginal formada por los ojales de venas secundarias y con dos venas intramarginales formadas por los ojales de venas de tercera y cuarta categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base de la hoja el ángulo de emergencia es de 70°, y en el ápice es de 55°), curvadas y separadas de manera no uniforme. Algunas venas secundarias se bifurcan a mitad del área intercostal. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples, a veces son compuestas. Las venas de tercera categoría forman un modelo reticulado al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría ramificada. Aréolas moderadamente desarrolladas, con 4-5 lados y orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

**Género *Myrrhinium* Schott**  
***Myrrhinium atropurpureum* Schott**  
**(Figura A5.8 P-Q)**

**Sinónimos:** *Myrrhinium loranthoides* (Hook. y Arn.) Burret

*Myrrhinium rubriflorum* O. Berg

*Tetrastemon loranthoides* Hook. y Arn.

**Distribución:** Provincias de Catamarca, Córdoba, Entre Ríos, Jujuy, Misiones, Salta y Tucumán, hasta 1500 msm. También en el sur de Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Castellanos MACN-20608 (CG-537); **Argentina:** **Entre Ríos:** Colón, SI-779.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 2–9.5 cm de largo y, 1–2.5 cm de ancho, lámina submembranosa, subcoriácea a coriácea, simétricas, micrófilos elípticos, elíptico-ovados, elíptico-lanceolado; con base aguda, cuneada o redondeada y, ápice obtuso, agudo, redondeado o acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 2–3 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 11-24 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas secundarias, y con una vena intramarginal formada por los ojales de venas terciarias; las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base el ángulo es de 45°-50°; en el ápice 80°), irregularmente espaciadas y curvadas, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1, 2 o ninguna vena intersecundaria compuesta, a veces suele ser simple. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso irregular, emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Venación de sexta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, de forma variable (3, 4, 5 lados o irregulares) y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptima. Venación última marginal ojalada completa.

### Género *Myrteola* Berg 1856

#### *Myrteola nummularia* (Poir.) Berg 1856

#### (Figura A5.9 A-C)

- Sinónimos:** *Myrtus nummularia* Poir. 1797  
*Myrtus nummularia* var. *major* Hook 1844  
*Myrtus leucomyrtillus* Griseb. 1854  
*Myrteola leucomyrtillus* (Griseb.) Reiche 1897  
*Myrteola bullata* O. Berg 1856  
*Eugenia humifusa* Phil 1857  
*Myrteola humifusa* (Phil) O. Berg. 1858  
*Myrteola barneoudii* var. *humifusa* (Phil.) Reiche 1897  
*Myrtus reprens* Phil 1857  
*Myrteola nummularia* var. *reprens* (Phil.) Reiche 1897  
*Myrteola barneoudii* O. Berg 1858

*Myrteola nummularia* var. *barneondii* (O. Berg) Kausel 1966

**Distribución:** Provincias de Neuquén, Río Negro, Santa Cruz y Tierra del Fuego; entre los 500 y 1500 msm. Brasil y Chile y, los andes de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Neuquén:** Departamento Los Lagos, Cerro Tres Lagunas, J. Diem 339; Parque Nacional Nahuel Huapi, Sendero Los Cántaros, O. Boelcke y M. N. Correa 5289; **Río Negro:** Parque Nacional Nahuel Huapi, Puerto Blest, Diem 361; **Santa Cruz:** Departamento Lago Argentino, Lago Argentino, fiordo Spegazzini, Bahía Puesto vacas, O. Boelcke 12601; **Tierra del Fuego:** Isla de los Estados y Canal del Beagle, L. Rodríguez 75 (BAB 12009); Puerto Cook, en turberas, alrededor del cementerio, E. G. Nicora, S. Crespo y E. Ancíbor, Nicora 7210; Bahía Aguirre, 5 Km. al este de Puerto Espagnol, D. M. Moore 1823; Puerto Cook, T. R. Dudley, R. N. P. Goodall y G. Crow 816; Península Mitre de Isla Grande, Bahía Buen Suceso, T. R. Dudley, R.N.P.Goodall y G. Crow 276; Puerto Parry, T. R. Dudley, R.N.P.Goodall y G. Crow 1813; Puerto Basil Hall, T. R. Dudley, R.N.P.Goodall y G. Crow 738

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 5-12 mm de largo y 3.5-6.2 mm de ancho, lámina coriácea, simétricas, leptofilos a nanófilos, orbiculares, suborbiculares u orbiculares-ovadas, elípticas, base y ápice obtusos, redondeados y cuneados. Margen entero y revoluto. Pecíolo normal y marginal, 0.5-2 mm de largo y 0.5-1 mm ancho, glabro. Venación primaria pinnada, simple y recta; con venas agróficas simples. Venación de segunda categoría acrodroma suprabasal, 3-4 pares de venas secundarias emergen en ángulo agudo (35-45°), separadas desarregladamente, y curvadas de manera irregular. Con vena paramarginal formada por la unión de venas de segundo orden, en general sin vena intramarginal. Venas intersecundarias compuestas, con una o dos venas por área intercostal. Venación de tercera categoría dicotomizada, de curso sinuoso, emergen en ángulo recto, obtuso o agudo, de manera no uniforme. No presentan Aréolas. Vénulas ramificadas 2 o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada incompleta.

### Género *Paramyrciaria* Kausel

#### *Paramyrciaria delicatula* (DC.) Kausel

(Figura A5.9 D-E)

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones; crece en montes ribereños, campos secos y afloramientos rocosos, hasta 500 msm. También en Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Misiones:** Dpto. San Javier, F. M. Rodríguez 295, Col. 18/09/1910, MACN-28129 (CG-533). **Corrientes:** Ituzaingó SI-11180.

**Descripción:** Hojas simples, sésiles o brevemente pecioladas, de 2.4-4.1 cm de largo y 0.3-0.5

cm de ancho, lámina papirácea a coriácea, simétricas, nanófilas, lineal lanceoladas; con base y ápice agudos y cuneados. Margen entero. Pecíolo breve, 3 de mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 19–20 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por venas de segunda categoría; no presentan vena intramarginal. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (el ángulo disminuye hacia la base: en la base 50°, centro 60° y ápice 65°) curvadas y separadas de manera no uniforme, a veces se suelen bifurcar en el medio del área intercostal. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría reticulada al azar o ramificada. Aréolas poco desarrolladas, orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto.

#### **Género *Plinia* L.**

#### ***Plinia rivularis* (Cambess.) Rotman**

#### **(Figura A5.9 F-G)**

**Sinónimos:** *Eugenia rivularis* Cambess.  
*Myrciaria baporeti* D. Legrand  
*Myrciaria rivularis* (Cambess.) O. Berg  
*Myrciaria rivularis* (Cambess.) O. Berg var. *baporeti* (Legrand) Legrand  
*Myrciariopsis baporeti* (D. Legrand) Kausel  
*Plinia baporeti* (D. Legrand) Rotman  
*Siphoneugena baporeti* (D. Legrand) Kausel

**Distribución:** Provincias de Corrientes, Entre Ríos y Misiones; crece en selvas en galería, bosques y montes ribereños, hasta 500 msm. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** Misiones: Dpto. San Ignacio, M.E. Múlgura de Romero, F. Bignazoli, P. Peralta, M.A.Romero, 19/09/2000, SI-2099.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.0-4.9 cm de largo y 1.5-2.1 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, ovadas a elípticas; con base aguda cuneada y, ápice agudo acuminado, rostrado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 5-6 de mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 29-35 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por venas de segunda categoría y, con una vena intramarginal formada por los ojalos de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo

(en la base el ángulo de emergencia es de 70°, centro 55°-70° y ápice 90°); curvadas y separadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1, 2 o 3 venas intersecundarias simples, a veces son compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categoría reticulada al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados y orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o más veces. Venación de mayor orden séptimo u octavo. Venación última marginal ojalada completa.

***Plinia trunciflora* (O. Berg) Kausel**

**(Figura A5.9 H-I)**

**Sinónimos:** *Eugenia cauliflora* Miq., hom. illeg.

*Myrciaria trunciflora* O. Berg

**Distribución:** Provincia de Misiones; crece en montes ribereños hasta los 500 msm. Brasil.

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Paraná: G. Hatschbach 9004, L-135275, CWU-2962 (Plate 105, fig 2, Klucking, 1988). **Argentina:** Misiones: SI-767.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.5-6.8 cm de largo y 1.6-2.6 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base aguda cuneada y ápice agudo apiculado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 6 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 8 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, las venas secundarias convergen hacia el ápice de la hoja, con vena paramarginal formada por la unión de venas secundarias que forman arcos y se unen en ángulo agudo, y con doble vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera y cuarta categorías. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (base 50°, y centro y ápice 40°-45°), curvadas y separadas de manera no uniforme, a veces se bifurcan a mitad del área intercostal. Áreas intercostales bien desarrolladas con 1 o 2 venas intersecundarias compuestas, emergen de la vena media. La venación de tercera categoría muestra un patrón reticulado al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venas de quinta categoría bifurcadas. Aréolas moderadamente desarrolladas. Vénulas ramificadas una o dos veces. Venación de mayor orden séptimo u octavo. Venación última marginal ojalada completa.

**Género *Psidium* Linné 1753**

***Psidium australe* Cambess.**

**(Figura A5.10 A)**

**Distribución:** Provincias de Córdoba y Misiones, hasta los 500 msm. También en Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Bon Jesús, R. Grande do Sul, Brasília, SI-35116 (Herb. Anchieta-Porto Alegre, Det. A. Rotman 1975).

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 5.6-7.5 cm de largo y 2.8-3.8 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, obovadas, con base aguda cuneada y, ápice obtuso redondeado, truncado o agudo acuminado. Margen entero, revoluto. Pecíolo subsésil, marginal de 1 mm de largo y 2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 5-6 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con venas paramarginal e intramarginal, emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base 30° y en el ápice 40°), y espaciadas y curvadas de manera irregular, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna o con 1 vena intersecundaria simple. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso, de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Venación última marginal ojalada completa.

***Psidium cuneatum* Cambess.**

**(Figura A5.10 B)**

**Distribución:** Provincia de Misiones, hasta los 500 msm. También en Brasil.

**Especímenes estudiados:** **Argentina: Misiones:** San Ignacio, F.O. Zuloaga, O. Morrone, M.E. Múlgura de Romero y A.S. Vega 06/03/1995, SI-5325 (Det. A. Rotman 1997).

**Descripción:** Hojas simples, brevemente pecioladas, de 4.3-7.1 cm de largo y 2-3.7 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, obovadas a elípticas, con base aguda cuneada y, ápice obtuso redondeado, o agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo muy breve, marginal, de 3 mm de largo y 2.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 7-9 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con venas paramarginal e intramarginal, emergen irregularmente en ángulo agudo (35°-40°), y espaciadas y curvadas de manera irregular, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 o 2 vena intersecundaria simple. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo recto u obtuso, de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Venación de sexta categoría ramificadas. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden octavo. Venación última marginal ojalada completa.

***Psidium guajava* L.**

**(Figura A5.10 C-D)**

**Sinónimos:** *Psidium guava* Raddi ex Griseb.

*Psidium guayaba* Raddi

*Psidium pyriferum* L.

**Distribución:** Provincias de Chaco, Córdoba, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta y Tucumán, crece hasta los 1000 msm. También en Bolivia, Brasil, Paraguay y México.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Corrientes: Guaglianone et al 197 SI (CG-496);

**Misiones:** Montes s/n, MACN 53676 (CG-538); **Formosa:** SI-13088 (Det. A. Rotman).

**Paraguay:** SI-3643 (Det. A. Rotman 1974).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 6.8–9.7 cm de largo y 3–4.8 cm de ancho, lámina papiráceo-coriácea, levemente asimétricas, micrófilas a notófilas, elípticas a oblongas; con base obtusa y redondeada y, ápice obtuso, convexo. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 5 mm de largo y 1.5-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 13-16 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con o sin vena paramarginal (cuando presente solo en el ápice y centro de la hoja), y con vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercer orden; las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base 60°-75° y; en el ápice 45°-50°), y espaciadas y curvadas regularmente, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna o con 1 vena intersecundaria simple que se origina en la vena superadyacente o muy cercana a ella y llega a la mitad inferior del área (a veces presentan 2 venas intersecundarias). En la base y centro de la hoja la venación de tercera categoría es percurrente opuesto y alterno; pero en la parte superior de la hoja el modelo es reticulado al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso, de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría dicotomizada en la base de la hoja, y reticulada en la parte superior de la hoja. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

***Psidium guineense* Sw.**

**(Figura A5.10 E-F)**

**Sinónimos:** *Guajava guineensis* (Sw.) Kuntze

*Psidium araca* Raddi

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones, hasta los 500 msm. Bolivia, Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Corrientes:** Cabrera 28988 SI (CG-528) y, Guaglianone et al 212 SI (CG-548); **Misiones:** San Ignacio, O. Morrone, N.B. Deginani y D. Giraldo-Cañas 20/10/1996, y SI-1646 (Det. A. Rotman 1997); San Ignacio, SI-SN.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.6–7.6 cm de largo y 2.2–4.7 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas a notófilas, elípticas; con base aguda-cuneada u, obtusa-redondeada y, ápice agudo u obtuso-redondeado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 4–8 mm de largo y 1–1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 9–11 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con o sin vena paramarginal (cuando presente solo en el ápice y centro de la hoja), y con vena intramarginal formada por los ojales de venas terciarias; las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base emergen a 45°-50° y en el ápice a 55°-60°); uniformemente curvadas, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna o 1 vena intersecundaria simple. Venación de tercera categoría percurrente alterno y opuesto (en la parte superior de la hoja la venación es reticulada al azar), de curso sinuoso, emergen en ángulo obtuso-recto de manera irregular. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría reticulada al azar, a veces ramificadas 2 o más veces. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

### ***Psidium incanum* (Berg) Burret**

(Figura A5.10 G-H)

**Sinónimos:** *Myrtus incana* O. Berg  
*Myrtus nivea* O. Berg  
*Myrtus sericea* Cambess.  
*Psidium niveum* (O. Berg) Herter  
*Psidium thea* Griseb. var. *incanum* Griseb.

**Distribución:** Provincias de Córdoba, Entre Ríos, Misiones y Tucumán; crece en suelos arenosos y afloramientos rocosos hasta 1000 msm. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Entre Ríos:** Guaglianone 210 SI (CG-586).

**Corrientes:** Guaglianone 201 SI. **Misiones:** Ahumada y Eskuche 03310 SI (CG-642).

**Uruguay:** San José, SI-1527 (Det. A. Rotman).

**Descripción:** Hojas simples, sésiles o subsésiles de 3.0–4.5 cm de largo y 0.8–1.1 cm de

ancho, lámina coriácea, simétricas, nanófilas a micrófilas, linear-lanceoladas a elípticas; con base obtusa-redondeada o aguda-cuneada (cuando es aguda-cuneada la hoja es levemente asimétrica) y, ápice agudo y atenuado. Margen entero. Pecíolo muy breve y marginal, de 1-2 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 13-16 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal prominente, con vena intramarginal formada por los ojales de venas terciarias, las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (base 40°-50°, y ápice 75°-85°); curvadas y separadas irregularmente, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera y cuarta categorías reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo obtuso o recto de manera no uniforme. Venación de quinta categoría dicotomizadas. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

***Psidium kennedyanum* Moroni**

**(Figura A5.10 I-J)**

**Distribución:** Provincias de Chaco, Córdoba, Entre Ríos, Formosa, Misiones y Santa Fe, hasta los 500 msm. También en Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Corrientes:** A. Schinini 16021 SI (CG-590). **Entre Ríos:** Isla Curuzú, La Paz, SI-27030 (Det. A. Rotman).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 2.1-3.9 cm de largo y 0.8-1.3 cm de ancho, lámina coriácea o papirácea, simétricas, nanófilas a micrófilas, elípticas; con base y ápice agudos y atenuados. Margen entero. Pecíolo de 4 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 7-15 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal e intramarginal, las venas emergen irregularmente en ángulo agudo o recto (las basales emergen a 50°-60° y, las apicales en ángulo recto); curvadas y separadas no uniformemente, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo obtuso o recto, de manera irregular. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría ramificada a veces reticulada. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 2 o más veces. Venación de mayor orden sexto o séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Psidium luridum* (Spreng.) Burret**

(Figura A5.10 K-L)

**Sinónimos:** *Myrtus acutata* O. Berg  
*Myrtus cuspidata* O. Berg  
*Myrtus lurida* Spreng.  
*Myrtus mucronata* Cambess.  
*Myrtus mucronata* Cambess. var. *thea* (Griseb.) Griseb.  
*Myrtus pauciflora* Cambess.  
*Psidium acutatatum* (O. Berg) Burret  
*Psidium thea* Griseb.

**Distribución:** Provincias de Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos y Tucumán; crece en suelos arenosos y afloramientos rocosos hasta 1000 msm. También en Brasil y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Entre Ríos:** Guaglianone et al 196 SI (CG-587); Ex herb. G. Xuárez SI (CG-589); **Corrientes:** Dpto. San Martín, Cabrera SI-28141 (CG-529).

**Descripción:** Hojas simples, sésiles o subsésiles, 3.0–4.4 cm de largo y 0.5–1.5 cm de ancho, lámina papirácea o coriácea, asimétricas, nanófilas a micrófilas, elípticas a linear-lanceoladas; con base aguda (a veces obtusa) y, ápice agudo. Margen entero, revoluto. Pecíolo marginal, 1-2 mm de largo y 1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 10-15 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal e intramarginal, emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base el ángulo es 40°- 45°, y en el ápice es 60°); curvadas de manera irregular, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 o 2 venas intersecundarias compuestas, a veces son simples, pueden originarse en la vena media o en la vena intramarginal. Venación de tercera categoría reticulada al azar, a veces forman un modelo percurrente, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar, a veces dicotomizadas. Venación de quinta categoría dicotomizadas. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa, a veces forman una vena fimbrial.

***Psidium missionum* Legrand**

(Figura A5.10 M-N)

**Distribución:** Provincia de Misiones, hasta los 500 msm. También en Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Misiones:** Santa Ana, SI-400 (Det. A. Rotman 1974).

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, 3.0–4.7 cm de largo y 0.9–1.5 cm de ancho, lámina

coriácea, simétricas, nanófilas a micrófilas, elípticas; con base y ápice agudos cuneados. Margen entero, revoluto. Pecíolo breve, marginal, 1.5 mm de largo y 1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 8-10 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal e intramarginal, emergen irregularmente en ángulo agudo (30°-45°); curvadas y separadas de manera irregular, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría formando un patrón ramificado. Aréolas moderadamente desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

***Psidium nutans* Berg**

**(Figura A5.10 O-P)**

**Distribución:** Provincias de Corrientes y Misiones, hasta los 500 msm. También en Brasil.

**Especímenes estudiados:** **Bolivia:** **Velasco:** Santa Cruz, Parque Nacional Noel Kempff M. Los Fierros 1; parcela permanente de cerrado. Campo cerrado, S 14° 36'25'' y W 60° 51'23'', T. Killeen, R. Guillén y V. Roc. 6757 Missouri Botanical Garden Herbarium (MO), det. L.R. Lamdrum (ASU) 1997.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 8.8-11.1 cm de largo y 4.4-5.11 cm de ancho, lámina coriácea o papirácea, simétricas, notófilas, elípticas; con base obtusa algo redondeada, y ápice obtuso. Margen entero o ligeramente crenado. Pecíolo de 7.7-11.1 mm de largo y 2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 8-9 pares de venas secundarias, camptódromas, con o sin vena paramarginal (cuando presente solo en el ápice y centro de la hoja), y con vena intramarginal formada por la unión de venas de tercer orden; las venas emergen irregularmente en ángulo agudo (las basales emergen a 40°-45° y, las apicales en ángulo de 60°-70°); curvadas y separadas no uniformemente, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, sin venas intersecundarias. Venación de tercera categoría con un patrón percurrente alterno y opuesto, de curso sinuoso, emerge en ángulo obtuso o recto, de manera irregular. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o 2 veces. Venación de mayor orden sexto o séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Psidium pubifolium* Burret**

(Figura A5.10 Q-R)

**Sinónimos:** *Psidium luridum* (Spreng.) Burret var. *cinereum* Mattos

**Distribución:** Provincia de Corrientes, hasta los 500 msm. También en Brasil, Paraguay y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Corrientes:** Ibarrola SI-3973 (CG-594), Det. A. Rotman 1975.

**Descripción:** Hojas simples, subsésiles, de 4.2-7.0 cm de largo y 2.5-3.6 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, elípticas a oblongas; con base y ápice obtusos y convexos. Margen entero. Pecíolo de 3 mm de largo y 1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 11–16 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con venas paramarginal e intramarginal, las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base el ángulo es 40°-50°, mientras que en el ápice 60°); curvadas y separadas irregularmente, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna o 1 vena intersecundaria simple o compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar o percurrente alterno, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría con un patrón reticulado, a veces dicotomizado. Aréolas bien desarrolladas, y orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

**Género *Siphoneugena* O. Berg**

***Siphoneugena occidentalis* D. Legrand**

(Figura A5.11 A-B)

**Distribución:** Endémica de la Provincia de Salta; crece entre 500 y 1000 msm.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Salta:** Willink 375 SI (CG-553).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 7.5 cm de largo y 3.6 cm de ancho, lámina papirácea, simétricas, micrófilas, elípticas; con base obtusa levemente decurrente y, ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, subglabro, de 12 mm de largo y 3 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 13-14 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas secundarias que se unen a la superadyacente en ángulo agudo; presenta una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (base y centro 40°-55° y ápice 60°), separadas y curvadas de manera no uniforme; a veces se suelen bifurcar a mitad del

área intercostal. Áreas intercostales bien desarrolladas con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo recto u obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría ramificada o reticulada. Venas de quinta categoría dicotomizadas. Aréolas poco desarrolladas. Vénulas ramificadas 1 o dos veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

**Género *Ugni* Turczaninow 1848**

***Ugni molinae* Turczaninow 1848**

**(Figura A5.11 C-D)**

**Sinónimos:** *Myrtus ugni* Molina 1782

*Eugenia ugni* (Molina) Hook et Arn. 1833

*Ugni ugni* (Molina) Macloskie 1905

**Distribución:** En el Oeste de las provincias de Chubut, Río Negro y Neuquén, crece entre los 1000 y 1500 msn. en lugares relativamente secos y asoleados. También en Chile, se distribuye entre la VII y X Región, especialmente en la Cordillera de la Costa y parte de la Precordillera Andina.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Chubut:** Departamento Futalaufquen, Parque Nacional Los Alerces, Lago Cisnes, F. A. Roig, F. A. Roig Juñent, E. M. Martínez Carretero y S. A. Roig, Roig 13927; Lago Menendez, M. Clemens, PN 7733; Departamento Cushamen, Parque Nacional Lago Puelo, Lago Puelo, M. J. Dimitri y Correa Luna, PN 6601; Lago Puelo, sendero de gendarmería, L. Cusato y R. Rossow, Fac. Farmacia 4061. **Chile:** Este de Pucón, O. Boelcke, M. N. Correa y N. M. Bacigalupo, Boelcke 10641.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 1.4-3.6 cm de largo y 0.9-1.9 cm de ancho, lámina papirácea, simétricas, nanófilas a micrófilas, elípticas, ovadas-oblongas, a veces suborbiculares, base principalmente aguda y apiculada, a veces obtusa, ápice agudo. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, de 2-5 mm de largo y 1 mm de ancho, muy piloso. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta, sin venas agróficas. Venas secundarias de 8 a 10 pares, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segundo orden; y con vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría, las venas secundarias emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base, el ángulo es 30°-45°, y en el ápice de 50°); irregularmente curvadas, se unen a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con una vena intersecundaria simple o compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso sinuoso, emerge en ángulo obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría reticulada al azar.

Venación de quinta categoría con un patrón ramificado y dicotomizado. Aréolas moderadamente desarrolladas, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden sexto. Venación última marginal ojalada completa.

## 2. ESPECIES INTRODUCIDAS AUSTRALIANAS

Subfamilia Myrtoideae Sweet 1827

Tribu Eucalypteae (Benth.) Wilson 2005

Género *Corymbia*

*Corymbia torelliana* (F.Muell.) K.D. Hill y L.A.S. Johnson

(Figura A5.11 E-H)

**Sinónimos:** *Eucalyptus torelliana* F. Muell.

**Distribución:** Endémica del NE de Queensland, restringida entre Cooktown e Ingham. Se distribuye desde los 0 a los 900 metros sobre el nivel del mar.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Buenos Aires: Jardín Botánico *Carlos Taybs* de Buenos Aires, Col. C. C. González y G. González, 01/08/2004, Det. G. González, PBP-1005 (Parque Botánico Patagonia). . **Australia:** B. Hyland 05570, CSIRO, file X90427.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 8.2–15.0 cm de largo y 4.3-8.0 cm de ancho, lámina papirácea, simétricas notófilas a mesófilas, elípticas a oblongas; base obtusa redondeada, algo cordada y, ápice agudo atenuado acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 10-20 mm de largo y 1-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 11–16 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, sin vena paramarginal, pero con una vena intramarginal formada por ojales de venas de tercera y cuarta categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base de la hoja 65°-70° y, en el centro y ápice de la hoja 45°), se hallan curvadas y separadas no uniformemente. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna, 1 a 6 venas intersecundarias simples, a veces son compuestas. Venación de tercera categoría percurrentes de manera alterna y opuesta, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso, de manera regular. Venaciones de cuarta y quinta categorías percurrente opuesto y alterno. Aréolas bien desarrolladas, con 4–5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

Género *Eucalyptus* L'Héritier 1788

*Eucalyptus amygdalina* Labillardière

(Figura A5.12 A-B)

**Sinónimos:** *Eucalyptus salicifolia* (Solander) Cavanilles

*E. angustifolia* R.Br.

*E. tuberculata* Parm.

*E. radiata* Sieber.

*E. purpurascens* Link. var. *petiolata*, DC.

*E. globularis*

*E. glandulosa* Desf.

*E. Lindleyana* DC.

*E. longifolia* Lindl.

*E. gracilis* Miq.

*E. tenuiramis* Miq.

**Distribución:** Endémico de Tasmania (41°- 43° S), costero y continental desde el nivel del mar a 750 m de altitud. En lugares de clima templado frío a frío, con un promedio de temperaturas máximas de 18-23°C y mínimas de 0-6°C; húmedo o subhúmedo, con precipitaciones invernales del orden de 700 a 2400 mm anuales (Brussa 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Buenos Aires: Jardín Botánico Carlos Thays de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 01/07/2004, Det. G. González, PBP-990 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas de 4-12 cm. de largo y 0.4 – 1.6 cm. de ancho, lámina cartácea, simétricas, nanófilas a micrófilas, oblongas a linear lanceoladas; base aguda cuneada y, ápice agudo atenuado a acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 5-8 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 30-34 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal, e intramarginal (formadas por venas de segunda y tercera categorías respectivamente). Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base y centro 40° y, en el ápice 45°-50°), curvadas de manera irregular y en forma decurrente, separadas no uniformemente. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 o ninguna vena intersecundaria simple. Venación de tercera categoría con un patrón percurrente alterno, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo recto u obtuso, de manera irregular. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venas de quinta categoría forman un modelo reticulado al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4 – 5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

*Eucalyptus botrioides* Smith

(Figura A5.12 C-D)

**Sinónimos:** *Eucalyptus platypodos* Cavanilles

**Distribución:** Natural de zonas costeras en la región central-este de Australia (S 32° 30' a 38°). Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 150 m de altitud. Asociado a clima templado, con un promedio de temperaturas máximas de 24-27°C y mínimas de 2-8°C; clima húmedo con precipitaciones de 700-1300 mm anuales (Brussa 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina: Buenos Aires:** Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 01/08/2004, Det. G. González, PBP-991 ((Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 9.0-16.5 cm. de largo y 2.6–8.0 cm. de ancho, lámina coriácea, simétrica, micrófilas a mesófilas, oblongas a elípticas; base aguda cuneada y, ápice agudo atenuado a acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 18-20 mm de largo y 1.5-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 50-55 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con una vena paramarginal formada por la unión de venas secundarias que se ensamblan en ángulos casi rectos; y con una vena intramarginal formada por la unión de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base 80°, centro 60°-65° y, en el ápice 50°-55°), no curvadas y separadas irregularmente. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1, 2 o 3 venas intersecundarias simples, a veces compuestas. Venación de tercera categoría percurrente alterno y opuesto, o reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso, de manera irregular. Venación de cuarta y quinta categoría reticulada al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4–5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas 1 o 2 veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

*Eucalyptus camaldulensis* Dehnhardt

(Figura A5.12 E-F)

**Sinónimos:** *Eucalyptus rostrata* Schlechtendal

**Distribución:** Es la especie de mayor distribución en Australia (S 12° 30' a 38°). Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 700 m de altura. Asociado a climas con temperaturas máximas de 27– 40°C, y mínimas de 3-15°C; en climas sub-húmedos a semiáridos, con precipitaciones anuales en un rango de 150-600 mm (Brussa 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina: Buenos Aires:** Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 01/08/2004, Det. G. González, PBP-992

(Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 6.0-23.0 cm. de largo y 1.4-5.0 cm. de ancho, lámina coriácea, simétricas (aunque algunas son asimétricas), micrófilas a mesófilas, ovados a oblongos, algunas elípticas; base aguda cuneada y, ápice agudo atenuado y acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, prominente, 10-18 mm de largo y 1-1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 25-43 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal e intramarginal formadas por la unión de venas de segunda y tercera categoría respectivamente. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base y centro de la hoja 45° y, en el ápice 55°-75°); curvadas y separadas de manera no uniforme, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Algunas venas secundarias se bifurcan a mitad del área intercostal (esas bifurcaciones se unen a las venas secundarias súper y sub-adyacente a mitad del área intercostal). Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 o 2 venas intersecundarias simples, a veces pueden ser compuestas. Venación de tercera categoría percurrente de manera alterna, a veces reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso, de manera regular. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

### ***Eucalyptus cinerea* F. Mueller y Bentham**

(Figura A5.12 G-H)

**Sinónimos:** *E. pulverulenta* F.V.M., non Sims.

*E. Stuartiana* secunda of F.V.M.

*E. pulverulenta* F.V.M. var. *lanceolata* Howitt. (See p. 4.)

*E. Stuartiana* F.V.M. var. *cordata* Baker and Smith.

**Distribución:** Originario de las regiones Centro-este de Australia (S 32° a 37°). En las zonas montañosas desde los 150 a 1100 m sobre el nivel del mar. Asociado a climas templado-frío, con temperaturas máximas de 30°C y mínimas de -10 a 4°C; climas húmedos con precipitaciones anuales de 500-900mm (Brussa 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Chubut:** Cementerio Parque Jardín del cielo, Trelew, Col. C.C. González y O.F. Tapparí 14/04/2004, Det. C. C. González, PBP-993 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, sésiles, de 3.0-8.0 cm. de largo y 2.5-5.0 cm. de ancho, lámina coriácea, cenicienta, simétricas, micrófilas a notófilas, ovadas a orbiculares; base obtusa

cordada, redondeada y, ápice agudo acuminado u obtuso redondeado. Margen entero. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 9-10 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría; presentan doble vena intramarginal: una interna formada por la unión de venas de tercera categoría y, otra externa formada por la unión de venas de cuarta categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base 70°-80° y, en el ápice 50°), las venas basales se curvan de manera decurrente, las apicales no se curvan; separadas irregularmente; unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo muy agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias compuestas. Venación de tercera categoría percurrente alterno, a veces reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo recto u obtuso, de manera irregular. Venación de cuarta, quinta y sexta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o dos veces. Venación de mayor orden octavo. Venación última marginal ojalada completa.

***Eucalyptus citriodora* Hooker**

**(Figura A5.12 I-J)**

**Sinónimos:** *Eucalyptus maculata* Hooker var. *citriodora* F. Mueller

**Distribución:** Australia, en dos áreas disjuntas norte y central-este. Se la encuentra en altitudes de 450 a 1000 msm (norte), y 70 a 400 msm (central); asociado a climas tropicales (norte) y subtropicales (centro), con temperaturas máximas de 32-36°C y, mínimas comprendidas entre 5-10°C; climas húmedos o sub-húmedos con precipitaciones de 650-1600mm anuales.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Buenos Aires: Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 01/08/2004, Det. G. González, PBP-994 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 8.0-30.0 cm. de largo y 2.0-5.0 cm. de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas a mesófilas, ovadas, elípticas a oval-lanceoladas; base aguda cuneada u obtusa redondeada y, ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 10-14 mm de largo y 1-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 45-77 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por venas de segunda categoría que se unen en ángulo agudo; y con una vena intramarginal formada por venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base 40°-50° y, en el centro y ápice de la hoja 30°), uniformemente curvadas (leve curvatura doblándose en arco

hacia arriba), en algunas hojas no se observa curvatura y, se hallan separadas de manera irregular. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 vena intersecundaria compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso, de manera irregular. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4–5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una vez. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Eucalyptus obliqua* L'Heritier**

(Figura A5.12 K-L)

**Sinónimos:** *E. pallens*, DC.  
*E. procera* Dehnh.  
*E. gigantea* Hook. f.  
*E. elatus* Hook. f.  
*E. fabrorum* Schlecht.  
*E. fissilis* F. V. M.  
*E. falcifolia* Miq.  
*E. nervosa* F. V. M.  
*E. heterophylla* Miq.

**Distribución:** Regiones central-este y sur de Australia; también en Tasmania. Se distribuye desde el nivel del mar hasta los 1300 msm; asociado a climas templado frío a frío, con un promedio de temperaturas máximas de 27-32°C y, mínimas de 2-5°C; clima húmedo con precipitaciones anuales de 700 a 1250 mm (Brussa 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Buenos Aires: Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 01/08/2004, Det. G. González, PBP-995 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 7.5-11.8 cm. de largo y 2.6–4.5 cm. de ancho, lámina coriácea, simétricas o asimétricas en la base, micrófilos a notófilos, ovadas a elípticas; base obtusa oblicua (de un lado aguda cuneada y del otro obtusa redondeada) y, ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 12-17 mm de largo y 1-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 18–21 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas; con vena paramarginal e intramarginal, formadas por venas de segunda y tercera categoría respectivamente. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base 60°-70° y, en el centro y ápice 45-55°); separadas y curvadas no uniformemente, unidas a la vena secundaria

superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna, 1 o 2 venas intersecundaria compuestas. Venaciones de tercera, cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Las venas de tercera categoría muestran un curso recto o sinuoso y emergen en ángulo recto u obtuso de manera regular. Venación de sexta categoría ramificada. Aréolas bien desarrolladas, con 4–5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

### ***Eucalyptus occidentalis* Endlicher**

(Figura A5.12 M-N)

**Distribución:** En la parte sud de Australia occidental, entre los 27° y 25° de latitud.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Buenos Aires: Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 13/08/2004, Det. G. González, PBP-996 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 9.5-16.4 cm. de largo y 2.4-3.2 cm. de ancho, lámina coriácea, asimétricas en la base, micrófilos a notófilos, ovadas a elípticas; base aguda, de un lado cuneada y del otro decurrente y, ápice agudo atenuado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 18-23 mm de largo y 1-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 40-48 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría; y con vena intramarginal formada por la unión de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen regularmente en ángulo agudo (55°-65°), curvadas y separadas de manera no uniforme, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1, 2 o 3 venas intersecundarias simples o compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar en la base de la hoja, y con un modelo percurrente alterno en la parte media y apical de la hoja; las venas de tercera categoría muestran un curso recto o sinuoso, y emergen en ángulo recto u obtuso, de manera regular. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venas de quinta categoría forman un retículo al azar. Venación de sexta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas, con 4–5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

### ***Eucalyptus polyanthemus* Schauer**

(Figura A5.12 O-P)

**Sinónimos:** *Eucalyptus dawsoni* R. T. Baker.

*Eucalyptus polyanthema* Schauer var. *glauca* R. T. Baker.

*Eucalyptus ovalifolia* R. T. Baker.

*Eucalyptus ovalifolia* R. T. Baker var. *lanceolata* R.T. Baker y H.G. Smith.

**Distribución:** Distribución central-este y sur de Australia. Se encuentra a altitudes de 120-800 msm; asociado a climas templados con temperaturas máximas de 26-32°C y mínimas de 0-4°C; climas sub-húmedos con precipitaciones anuales de 500-800 mm.

**Especímenes estudiados:** **Argentina: Buenos Aires:** Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 01/08/2004, Det. G. González, PBP-997 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 5.5-17.0 cm de largo y 2.0-3.5 cm de ancho, lámina coriácea, asimétricas, micrófilas a notófilas, ovadas a elípticas; base aguda cuneada y, ápice agudo atenuado, acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, prominente, 17-22 mm de largo y 1-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 9-16 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por venas de segunda categoría que se unen en ángulo agudo; y con una vena intramarginal formada por venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (20°-35°), se hallan separadas de manera no uniforme, y curvadas de manera irregular; a veces se bifurcan a mitad del área intercostal. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso, de manera no regular. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Venas de sexta categoría dicotomizadas. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa, formando una vena fimbrial.

### ***Eucalyptus robusta* Smith**

**(Figura A5.12 Q-S)**

**Sinónimos:** *Eucalyptus multiflora* Poiret

*Eucalyptus rostratus* Cavanilles

**Distribución:** Región central-este de Australia. Se la encuentra desde el nivel del mar hasta los 90 m de altitud; asociado a climas templados con temperaturas máximas de 24-32°C y mínimas de 6-13°C; climas húmedos, con precipitaciones entre 1000 y 1700 mm anuales (Brussa 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina: Buenos Aires:** Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 01/08/2004, Det. G. González, PBP-998 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 6.0-17.0 cm de largo y 2.5-7.0 cm de ancho,

lámina coriácea, simétricas o asimétricas, algunas asimétricas en la base, micrófilas a mesófilas, ovadas a ovado-lanceoladas; base obtusa redondeada, aguda cuneada, truncada o compleja (de un lado obtusa redondeada y del otro aguda decurrente) y, ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 8-18 mm de largo y 1-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 14-23 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría y, vena intramarginal formada por la unión de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base 75°-80° y, en el ápice 45°-50°); curvadas y separadas no uniformemente, las mismas de hallan unidas a las venas secundarias superadyacentes en ángulo agudo formando arcos. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias compuestas. Las venas de tercera categoría forman un patrón reticulado al azar o un modelo percurrente alterno y opuesto, de curso recto o sinuoso, las mismas emergen en ángulo recto u obtuso, de manera irregular. Venaciones de cuarta y quinta categoría reticuladas al azar. Venas de sexta categoría dicotomizadas. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

***Eucalyptus rudis* Endlicher**

(Figura A5.13 A-B)

**Sinónimos:** *Eucalyptus brachypoda* Turcz

**Distribución:** En la región occidental de Australia. Se la encuentra desde el nivel del mar hasta los 350 m de altitud; asociado a climas templados, con temperaturas máximas de 26-36°C y, mínimas de 4-10°C, en zonas húmedas a semiáridas, con precipitaciones de 400-1000 mm anuales (Brussa, 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Buenos Aires:** Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 13/08/2004, Det. G. González, PBP-999 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 5.8 – 20.8 cm de largo y 1.4 – 2.2 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas a notófilas, ovadas a ovado-lanceoladas, linear lanceoladas; base obtusa redondeada y, ápice agudo atenuado, acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 11-17 mm de largo y 1-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 31-34 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal prominente y vena intramarginal simple (respectivamente formadas por venas de segunda y tercera categorías). Las venas de

segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (45°-65°), curvadas y separadas no uniformemente, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo recto. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples, a veces son compuestas. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, emerge en ángulo recto u obtuso de manera irregular. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4–5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

### *Eucalyptus saligna* Smith

(Figura A5.13 C-D)

**Sinónimos:** *Eucalyptus grandis* Hill.

**Distribución:** En la región central-este de Australia. Se la encuentra desde el nivel del mar hasta los 300 m de altitud; asociado a climas templado cálido a subtropical, con temperaturas máximas de 24°-33°C y, mínimas de -2° a 8°C, en zonas húmedas a semiáridas, con precipitaciones de 900-1800 mm anuales (Brussa, 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Buenos Aires: Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 01/08/2004, Det. G. González, PBP-1000 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 8.8-14.8 cm de largo y 1.4-2.1 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas a notófilas, ovadas, ovada-lanceoladas a elípticas; base aguda cuneada y, ápice agudo atenuado, acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 10-19 mm de largo y 1-1.5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 45-48 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas secundarias; y con una vena intramarginal formada por venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (40°-55°), curvadas y separadas de manera no uniforme, se hallan unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo o recto. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 o 2 venas intersecundarias simples. Las venas de tercera categoría forman un patrón percurrente alterno y opuesto, a veces reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso, de manera regular. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4–5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

### *Eucalyptus sideroxylon* Cunningham ex Wools

(Figura A5.13 E-G)

**Distribución:** Regiones central-este y sur de Australia; también en Tasmania. Se distribuye desde el nivel del mar hasta los 1000 msn; asociado a climas templados, con un promedio de temperaturas máximas de 25°-33°C y, mínimas de 0°-6°C; clima sub-húmedo a semiárido, con precipitaciones de 400 a 1000 mm anuales (Brussa 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Buenos Aires:** Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 01/08/2004, Det. G. González, PBP-1002 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 4.4-10.8 cm de largo y 1.0-1.5 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilas, ovadas, ovada-lanceoladas a elípticas; base aguda cuneada, algo asimétrica y, ápice agudo atenuado, acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 12-18 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 14-18 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal prominente formada por venas de segunda categoría, y con vena intramarginal formada por la unión de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base de la hoja 20°-30° y, en el ápice 55°), curvadas y espaciadas no uniformemente, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo muy agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples o compuestas. Venas de tercera categoría reticuladas al azar, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso, de manera irregular. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticulada al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

### *Eucalyptus tereticornis* Smith

(Figura A5.13 H-J)

**Sinónimos:** *Leptospermum umbellatum* Gaertner,

*Metrosideros salicifolia* Solander

*Eucalyptus populifolia* Desf.

*Eucalyptus subulata* A. Cunn.

*E. insulana* F. M. Bailey.

*Eucalyptus umbellata* (Gaertner) Domin

**Distribución:** En las regiones norte, central-este y sur de Australia; también en Papúa Nueva Guinea. Se la encuentra desde el nivel del mar hasta los 1800 m de altitud; asociado a climas

tropicales a templado-fríos, con temperaturas máximas de 24°-36°C y, mínimas de 1-19°C, en zonas húmedas a sub-húmedas, con precipitaciones de 650-3000 mm anuales (Brussa, 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina: Buenos Aires:** Jardín Botánico *Carlos Thays* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González 01/07/2004, Det. G. González, PBP-1003 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 6.5–15.3 cm de largo y 0.8-1.1 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, algunas con base asimétrica, micrófilas, ovadas a linear-lanceoladas; base aguda-cuneada y, ápice agudo atenuado y acuminado. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 12-22 mm de largo y 1-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 40-42 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por la unión de venas de segunda categoría y, con una vena intramarginal formada por los ojales de venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen regularmente en ángulo agudo (35°), no curvadas o curvadas de manera irregular y separadas de manera no uniforme, las mismas se encuentran unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 o 2 venas intersecundarias simples, a veces compuesta. La venación de tercera categoría muestra un patrón reticulado al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso de manera irregular. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Venas de sexta categoría dicotomizadas. Aréolas moderadamente desarrolladas, con 4–5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o dos veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

### ***Eucalyptus viminalis* Labillardière**

(Figura A5.13 K-M)

**Sinónimos:** *Eucalyptus angustifolia* Desf.

*E. saccharifera* F.V.M.

*E. crucivalvis* F.V.M.

**Distribución:** En las regiones centro-este y sur de Australia; también en Tasmania. Se la encuentra desde el nivel del mar hasta los 1500 m de altitud; asociado a climas templado a templado-fríos, con temperaturas máximas de 20°-32°C y, mínimas de -4° a 8°C, en zonas húmedas a sub-húmedas, con precipitaciones de 500-1200 mm anuales (Brussa, 1994).

**Especímenes estudiados:** **Argentina: Chubut:** Trelew sobre Ruta 3, frente al cementerio Parque Jardín del cielo, Col. C.C. González y O.F. Tappari 15/04/2004, Det. G. López, PBP-1004 (Parque Botánico Patagonia). **Australia: New South Wales:** R. Store 7458, USNH 2393166; B. Hyland 8326, CSIRO, file X90395.

**Descripción:** Hojas simples, sésiles o subsésiles, de 3.4-8.1 cm de largo y 0.6-1.3 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas o con base asimétrica, nanófilos a micrófilos, ovadas a linear-lanceoladas; base obtusa y redondeada, a veces algo cordadas y, ápice agudo atenuado, acuminado. Margen entero. Sésiles o subsésiles, 1-3 mm de largo y 1-1,5 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 22-30 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal prominente formada por venas de segunda categoría que se unen en ángulo agudo. En general presentan una vena intramarginal, pero hay casos en donde se observa doble vena intramarginal. Las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base 60° y, en el centro y ápice 45°-50°), curvadas y espaciadas irregularmente. Áreas intercostales bien desarrolladas, con 1 o ninguna vena intersecundaria compuesta. Venación de tercera categoría reticulada al azar, de curso recto o sinuoso, las venas emergen en ángulo recto u obtuso, de manera irregular. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una vez. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

#### **Tribu Lophostemoneae Wilson**

#### **Género *Lophostemon* Schott**

#### ***Lophostemon confertus* (Baker) Wilson y Waterh.**

(Figura A5.11 I-K)

**Sinónimos:** *Tristania conferta* var. *fibrosa* R. T. Baker

**Distribución:** Australia.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** Buenos Aires: Jardín Botánico *Carlos Tahys* de Buenos Aires, Col. C.C. González y G. González, 30/06/2004, Det. G. González, PBP-1006 (Parque Botánico Patagonia).

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, de 8.0-12.6 cm de largo y 2.3-4.4 cm de ancho, lámina coriácea, simétricas, micrófilos a notófilos, ovadas a elípticas; base obtusa redondeada, a veces cuneada y, ápice agudo acuminado. Margen entero. Pecíolo alado y marginal, 15-20 mm de largo y 1-2 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 13-14 pares de venas secundarias, camptódromas, broquidódromas, con vena paramarginal formada por venas de segunda categoría que se unen en ángulo agudo, y con una vena intramarginal formada por venas de tercera categoría. Las venas de segunda categoría emergen regularmente en ángulo agudo (40-45°) curvadas y espaciadas de manera no uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas, con ninguna, 1 o 2 venas intersecundarias simples, a veces son compuestas. Venas de tercera categoría reticuladas al azar, a veces forman

un modelo percurrente alterno y opuesto, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto u obtuso, de manera regular. Venaciones de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4 – 5 lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

**Figura A5.1: A-C, *Tepualia stipularis*.** **A**, Hoja diafanizada 5290 (BAB). **B**, BAB 7211, vista general de hoja diafanizada. **C**, BAB 7211, detalle de la venación última marginal. **D-E, *Amomyrtella güilli*.** **D**, SI-17730 Hoja diafanizada. **E**, SI-17730, detalle de venación última marginal. **F-G, *Amomyrtus luma*.** **F**, BAB-9343 Hoja diafanizada en vista general. **G**, BAB-9343, detalle venación última marginal. **H-J, *Blepharocalyx salicifolius*.** **H**, UBA-498 Hoja diafanizada. **I**, R.Díaz 19902 (UBA-595) Hoja diafanizada. **J**, UBA-498 detalle venación última marginal. **K-L, *Calycorectes psidiiflorus*.** **K**, Cabrera SI-28792, Hoja diafanizada. **L**, Cabrera SI-28792, Detalle de venación. **M-N, *Calyptranthes concinna*.** **M**, Hicken SI-181, detalle de venación última marginal. **N**, Hicken SI-181, Hoja diafanizada. **Escala:** **D-F, H-I, K, N** 1 cm; **B, L, M** 0.5 cm; **A** 0.4 cm; **G, J** 0.30 cm; **C** 0.25 cm.

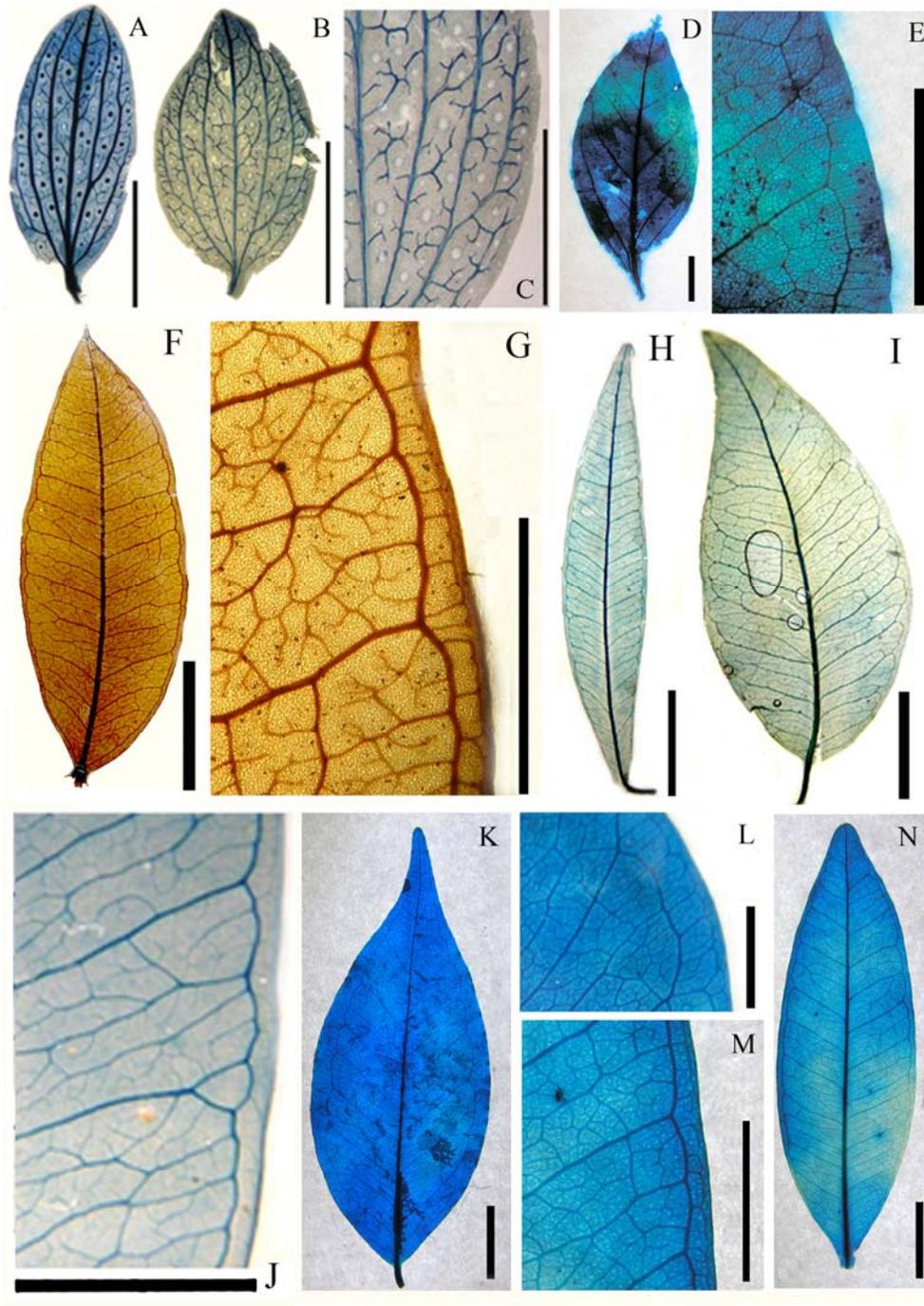
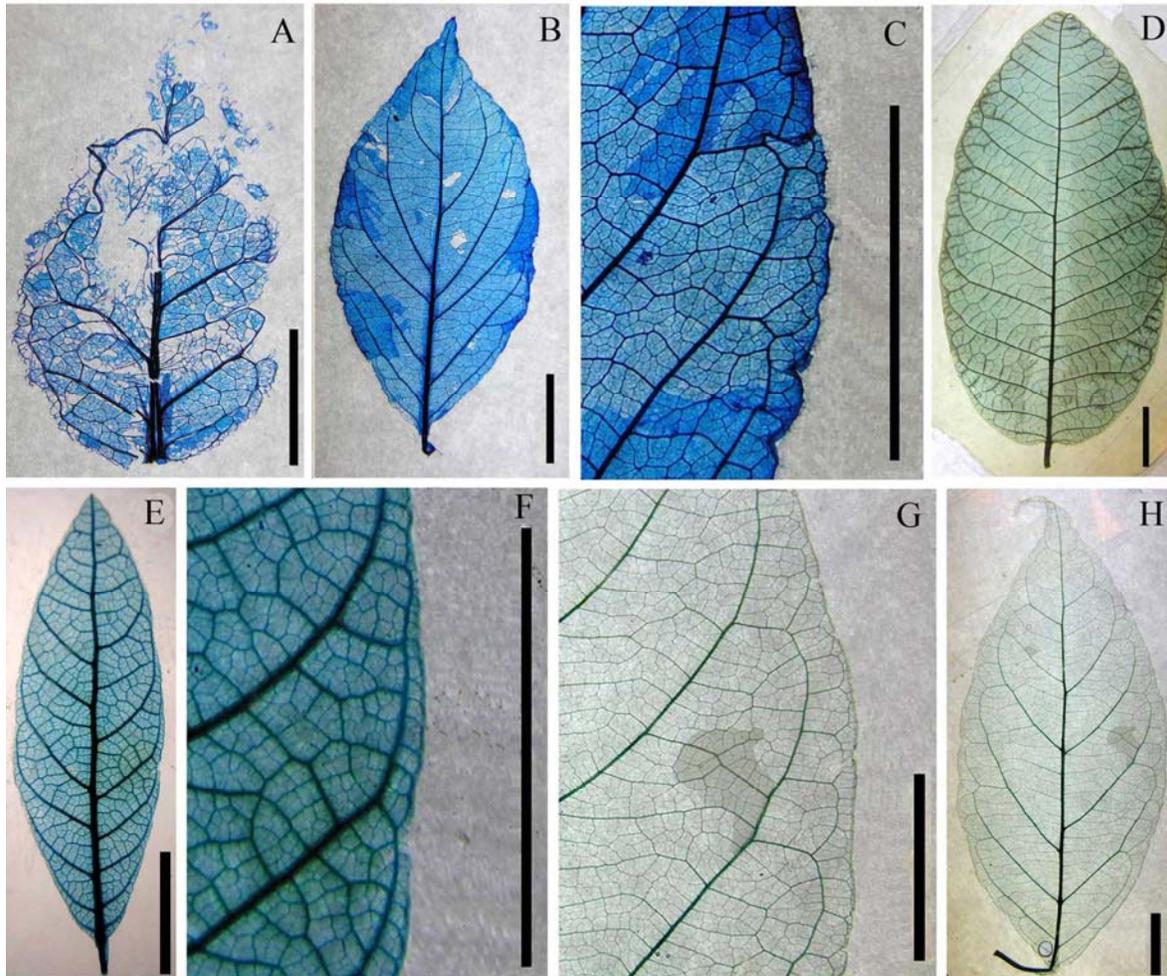
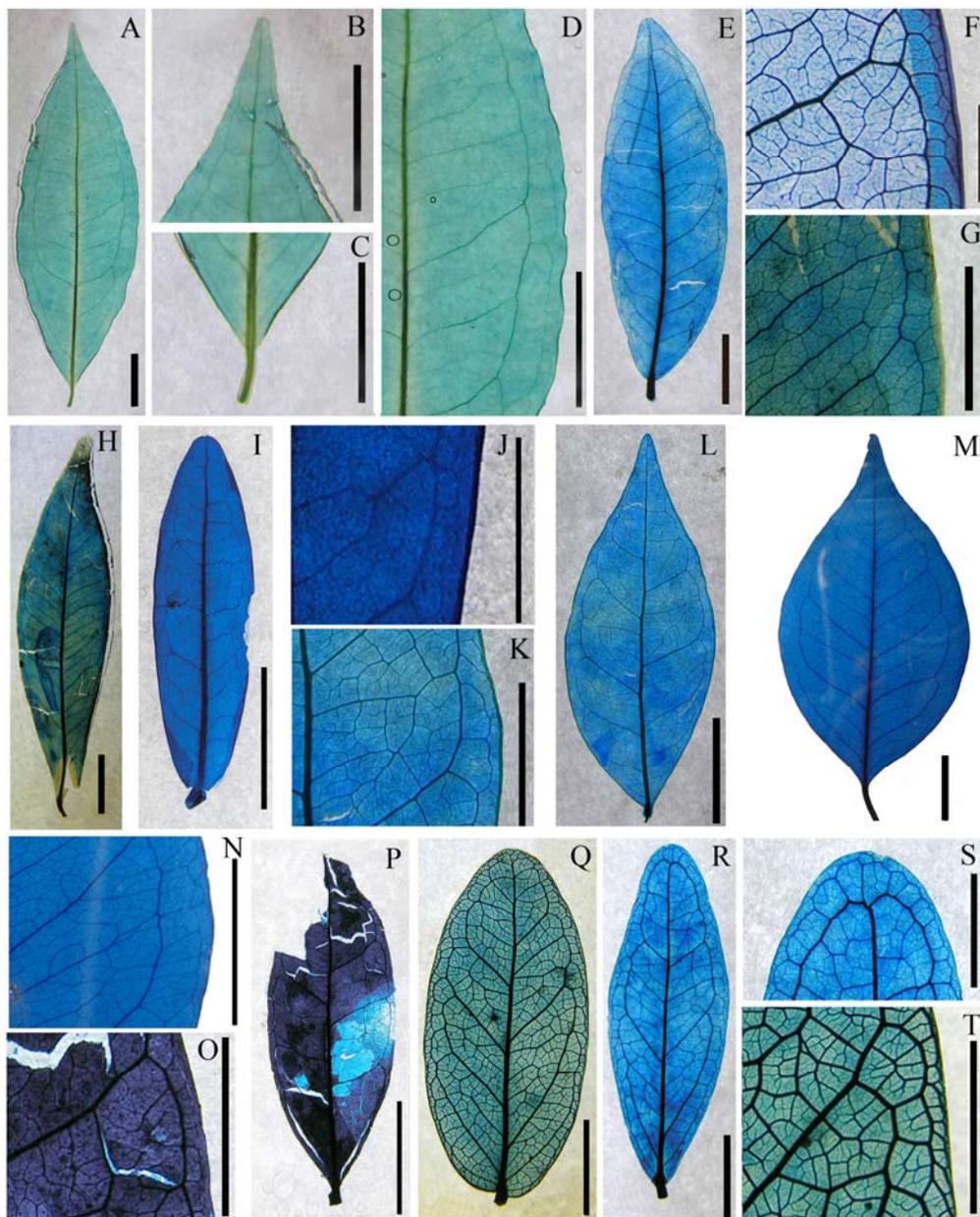


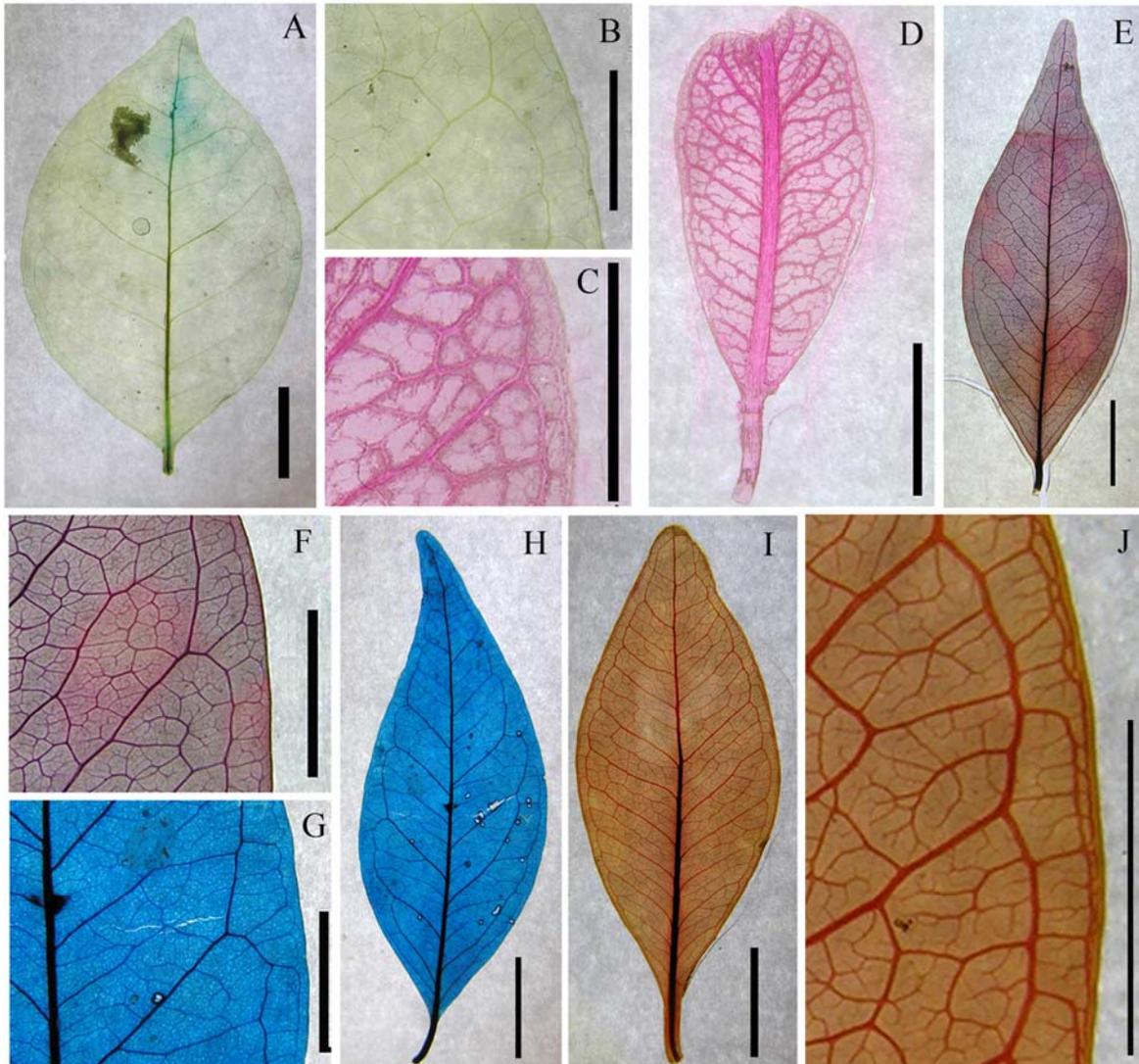
Figura A5.2: **A**, *Campomanesia aurea*, Shemen 1618 (SI), Hoja diafanizada. **B-C**, *Campomanesia guaviroba*. **B**, SI-756, Hoja diafanizada. **C**, SI-756, detalle de venación. **D-F**, *Campomanesia guazumifolia*. **D**, SI-188, Hoja diafanizada. **E**, MACN-53978, Hoja diafanizada. **F**, MACN-53978, detalle de venación. **G-H**, *Campomanesia xanthocarpa*. **G**, Mex-5150, detalle de venación. **H**, Mex-5150, hoja diafanizada. Escalas: **A-B, D, E, H** 1.0 cm **C, F, G** 0.5 cm.



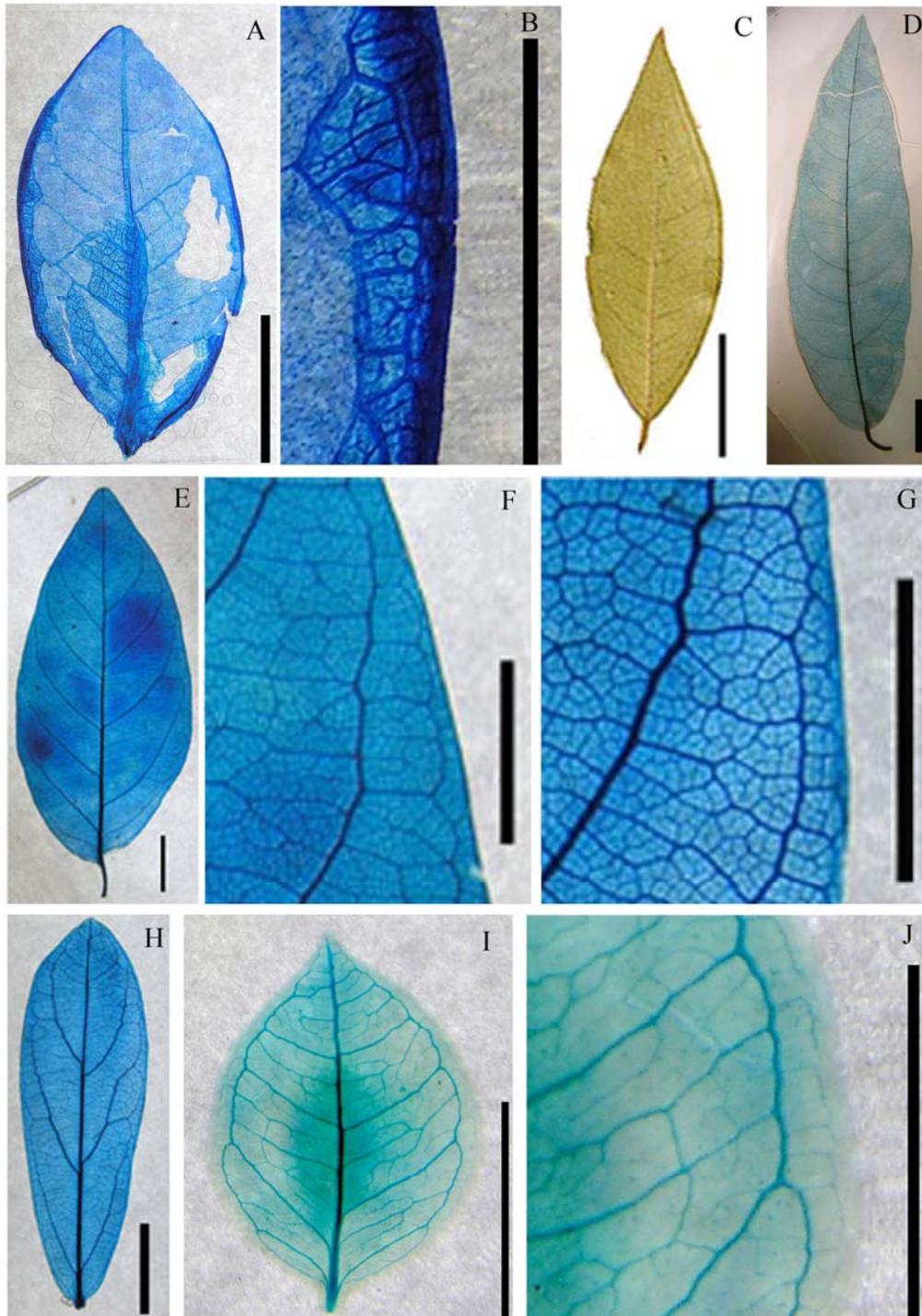
**Figura A5.3: A-D, *Eugenia bukartiana*, Klein 154 (SI). A, vista general de hoja diafanizada. B, Detalle de ápice. C, Detalle de base y peciolo. D, Detalle de venación de alta categoría. E-F, *Eugenia hyemalis*. E, Sesmero 17 (SI), hoja diafanizada. F, SI-1424, detalle de venación de alto orden. G-H, *Eugenia involucrata*. G, Schinini 106 (SI), Detalle de venación. H, Schinini 106 (SI), hoja diafanizada. I-J, *Eugenia lilloana*. I, SI-1619, Hoja diafanizada. J, SI-1619, detalle de venación de alto orden. K-L, *Eugenia masoni*. K, Ibarrola 3128 (SI), Detalle de venación última marginal. L, Ibarrola 3128 (SI), Hoja diafanizada. M-N, *Eugenia moraviana*. M, Cabrera SI-30973, Hoja diafanizada. N, UBA-606, Detalle de venación última marginal. O-P, *Eugenia parodiana*. O, SI-2105, Detalle de venación de alto orden. P, SI-2105, Hoja diafanizada. Q-T, *Eugenia pitanga*. Q, Cabrera SI-28551, Hoja diafanizada. R, Montes 2112 (SI), Hoja diafanizada. S, Montes 2112 (SI), Detalle de ápice, notar que la vena media no llega al ápice de la hoja T, Cabrera SI-28551, Detalle de venación última marginal. Escalas: A, E, H, I, L, M, P, Q, R 1.0 cm; B, C, D, F, G, J, K, N, O, S, T 0.5 cm.**



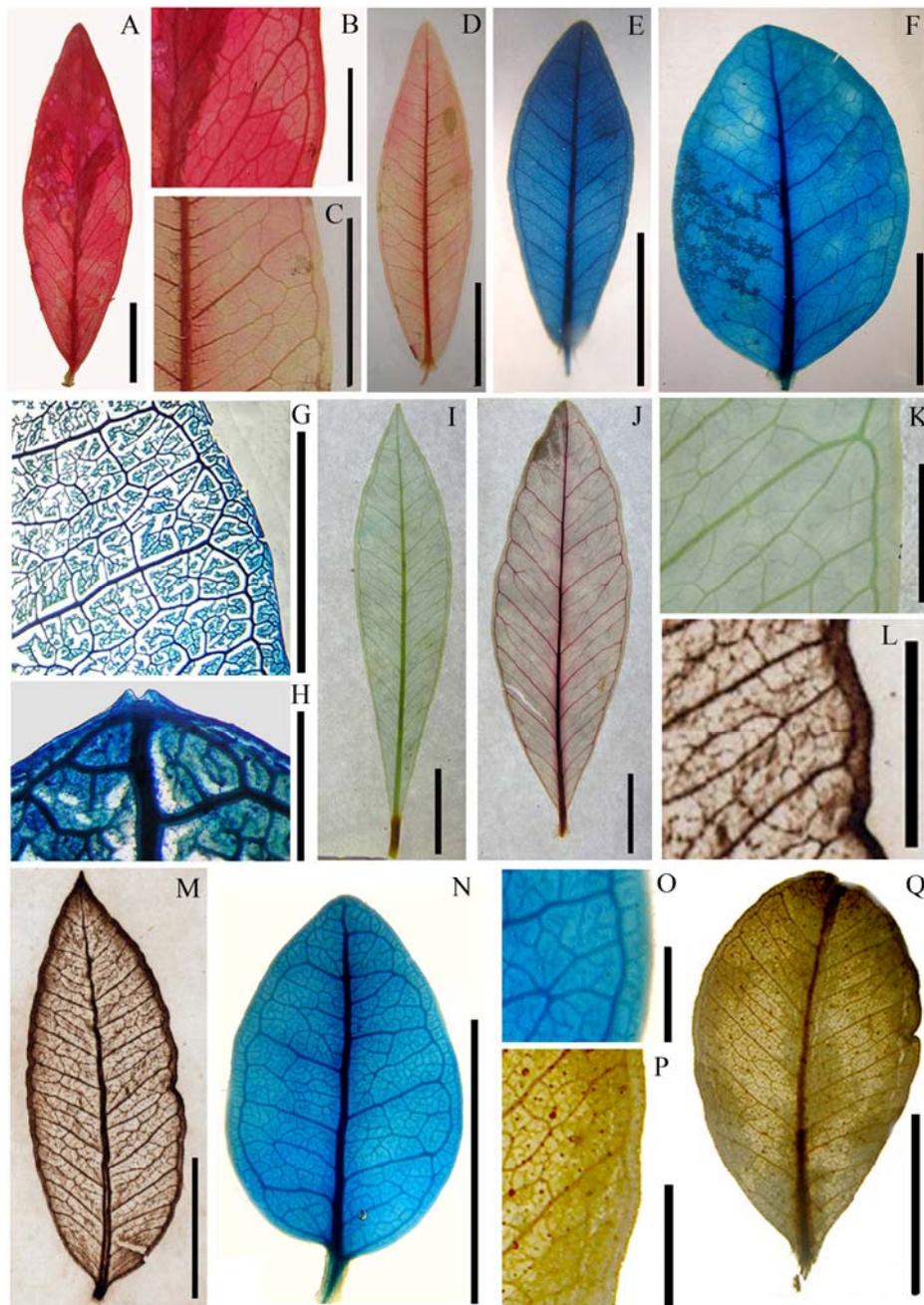
**Figura A5.4:** A-B, *Eugenia puniceifolia*. A, Jorgensen SI-3075, Hoja diafanizada. B, Jorgensen SI-3075, detalle de venación. C-D, *Eugenia pyriformis*. C, CTES 5114 (UNAM-IBONE), detalle de venación de alto orden. D, CTES 5114 (UNAM-IBONE), Hoja diafanizada en vista general. E-F, *Eugenia repanda*. E, Burkart SI-21307, Hoja diafanizada. F, Burkart SI-21307, detalle de venación. G-H, *Eugenia uniflora*. G, Zuloaga 616 (SI), detalle de venación de alto orden. H, Zuloaga 616 (SI), vista general de hoja diafanizada. I-J, *Eugenia uruguayensis*. I, SI-1489, Vista general de hoja diafanizada. J, SI-1489, detalle de venación última marginal. Escalas: A, D, E, H, I 1 cm; B, C, F, G, J 0.5 cm.



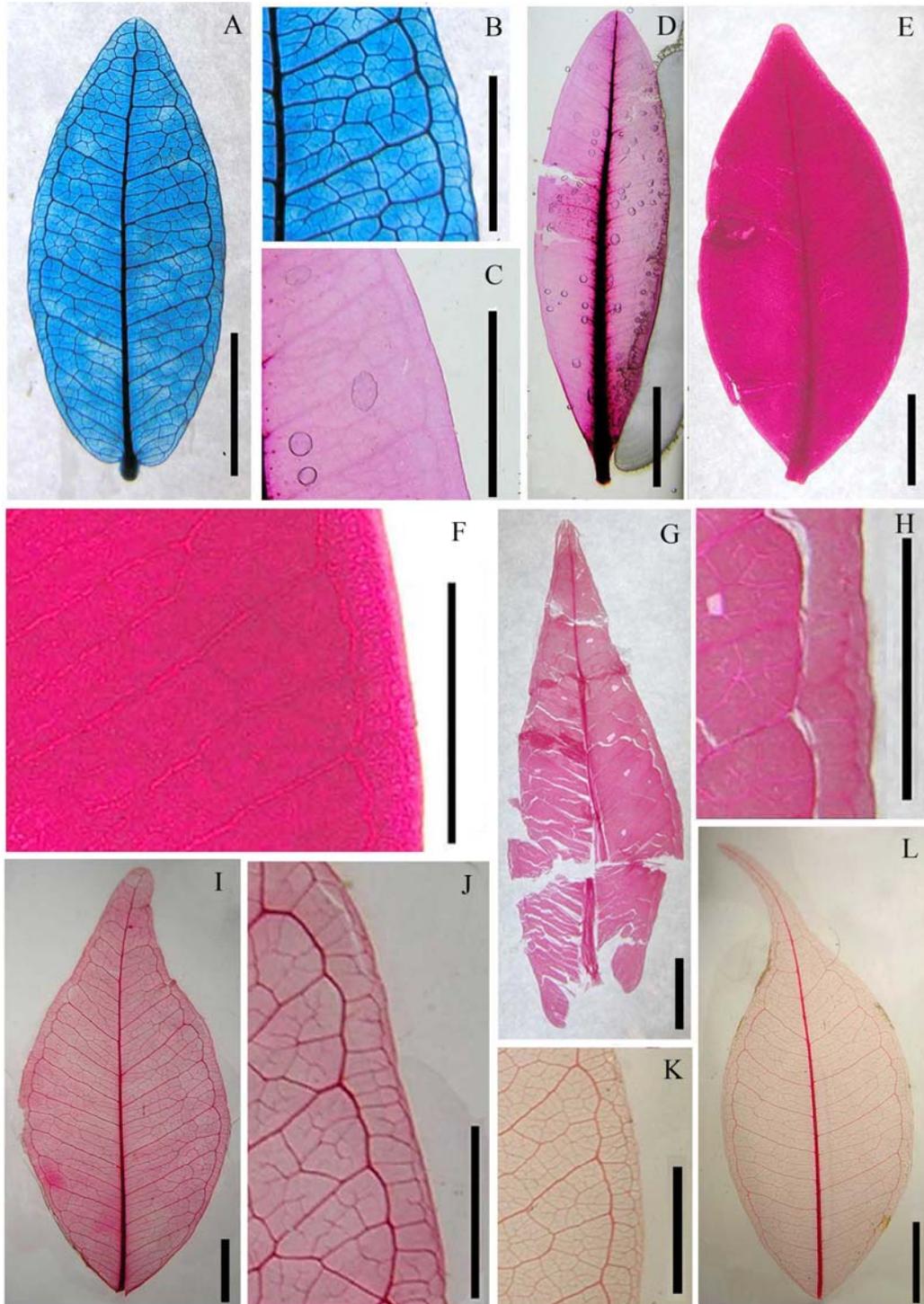
**Figura A5.5:** **A-B** *Gomidesia palustris*. **A**, Schinini SI-4231, hoja diafanizada en vista general. **B**, Schinini SI-4231, detalle de venación última marginal. **C**, *Guapurium peruvianum*. **A**, Nee 37052 (NYBG), Vista general de Hoja. **D-F**, *Hexaclamys edulis*. **D**, CG-283 (SI), hoja diafanizada. **E**, Guaglianone 207 (SI), Vista general de hoja diafanizada. **F**, Guaglianone 207 (SI), Detalle de venación última marginal. **G-H**, *Hexaclamys humilis*. **G**, Arbo SI-11275, Detalle de venación de alto orden. **H**, Arbo SI-11275, Vista de hoja diafanizada. **I-J**, *Luma apiculata*. **I**, Willink SI-375, Vista general de hoja diafanizada. **J**, Perez Moreau SN (MACN-35307), Detalle de venación de alto orden. **Escala:** **A, C, D, E, H, I** 1 cm; **B, F, G, J** 0,5 cm



**Figura A5.6:** A-B, *Myrceugenia chrysocarpa*. A, Boelcke 5834 (SI), Hoja diafanizada. B, Boelcke 5834 (SI), Detalle de venación. C-E, *M. euosma*. C, Kummrow 355 (SI), detalle de venación. D, Kummrow 355 (SI), Hoja diafanizada. E, Rosengurtt 4801 (SI), Vista general de hoja diafanizada. F-H, *M. exsucca*. F, Maldonado 21 (SI), Hoja diafanizada. G, BAB-67960, detalle de venación última marginal. H, BAB-67960, Apice de hoja emarginado. I-K, *M. glauscescens*. I, Burkart 3675 (SI), hoja diafanizada. J, Rotman 68 (SI), Vista general de hoja diafanizada. K, Burkart 3675 (SI), detalle de venación. L-M, *M. myrtooides*. L, SI-35321, detalle de venación de alta categoría. M, SI-35321, vista de hoja diafanizada. N-O, *M. ovata*. N, Bernasconi 15127 (SI), Hoja diafanizada. O, Bernasconi 15127 (SI), detalle de venación. P-Q, *M. planipes*. P, Diem 1036 (BAB), Detalle de venación. Q, Diem 1036 (BAB), hoja diafanizada. Escalas: A, D, E, F, I, J, M, N, Q 1 cm; B, C, G, K, L, O, P 0.5 cm; H, 0.25 cm.

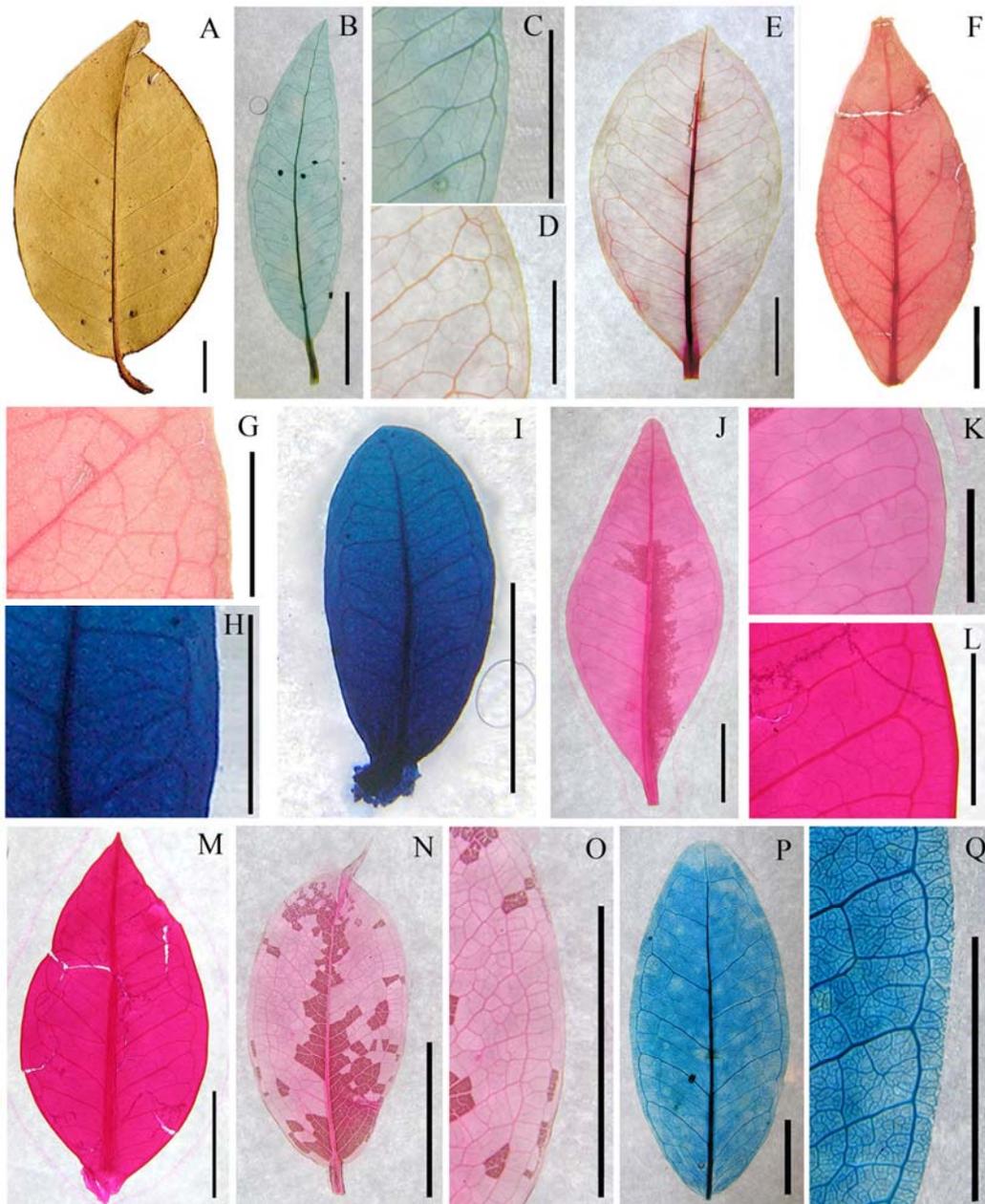


**Figura A5.7:** A-B, *Myrcia anomala*, Steinbach SI-2922. A, Hoja diafanizada. B, Detalle de venación de mayor orden. C-D, *Myrcia bombycina*. C, Cozzo sn MACN-52591, detalle de venación. D, Cozzo sn MACN-52591, Hoja diafanizada en vista general. E-F, *Myrcia leptoclada*, Hatschbach 19916. E, Hoja diafanizada. F, Detalle de venación última marginal. G-H, *Myrcia larruoettana*, Hatschbach 19792. G, Hoja diafanizada. H, Detalle de venación. I-J, *Myrcia multiflora*. I, Sehnen SI-1397, hoja diafanizada. J, Sehnen SI-1397, detalle de venación de alto grado. K-L, *Myrcia selloi*. K, Riedel SI-202, detalle de venación. L, Riedel SI-202, hoja diafanizada. Escalas: A, D, E, G, J, K, L 1.0 cm; B, C, F, H, J, K 0.5 cm

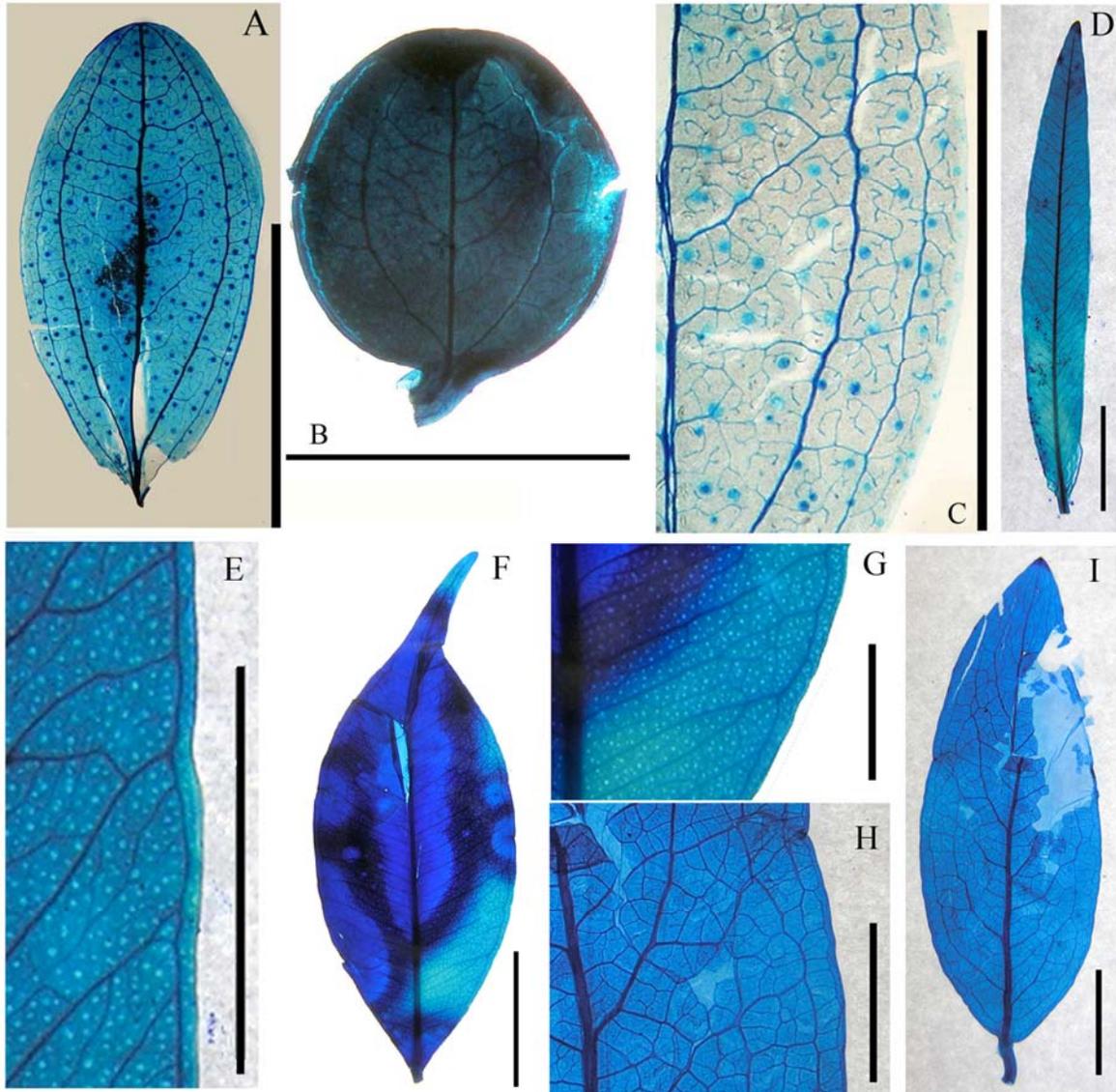


**Figura A5.8:** **A**, *Myrciathes callicoma*, FMNH-2146663, Vista general de hoja. **B-C**, *M. cisplatensis*. **B**, Burkart 23418 (SI), hoja diafanizada. **C**, Burkart 23418 (SI), detalle de venación última marginal. **D-E**, *M. gigantea*. **D**, Cabrera 28920 (SI), detalle de venación. **E**, Cabrera 28920 (SI), Vista general de hoja diafanizada. **F-G**, *M. mato*. **F**, LH Bailey, hoja diafanizada. **G**, LH Bailey, detalle de venación última marginal. **H-I**, *M. minimifolia*. **H**, SI-631, Detalle de venación. **I**, SI-631, hoja diafanizada. **J-K**, *M. pseudo-mato*. **K**, Beck 9667 (LH Bailey), Hoja diafanizada. **L**, Beck 9667 (LH Bailey), detalle de venación. **Y-L-M**, *M. pungens*. **L**, Grifo 867 (LH Bailey), detalle de venación última marginal. **M**, Grifo 867 (LH Bailey), Hoja diafanizada. **N-O**, *Myrciaria tenella*. **N**, LH Bailey 370156, vista general de hoja diafanizada. **O**, LH Bailey 370156, detalle de venación ultima marginal. **P-Q**, *Myrrbinium atropurpureum*. **P**, MACN-20608, hoja diafanizada. **Q**, MACN-20608, detalle de venación.

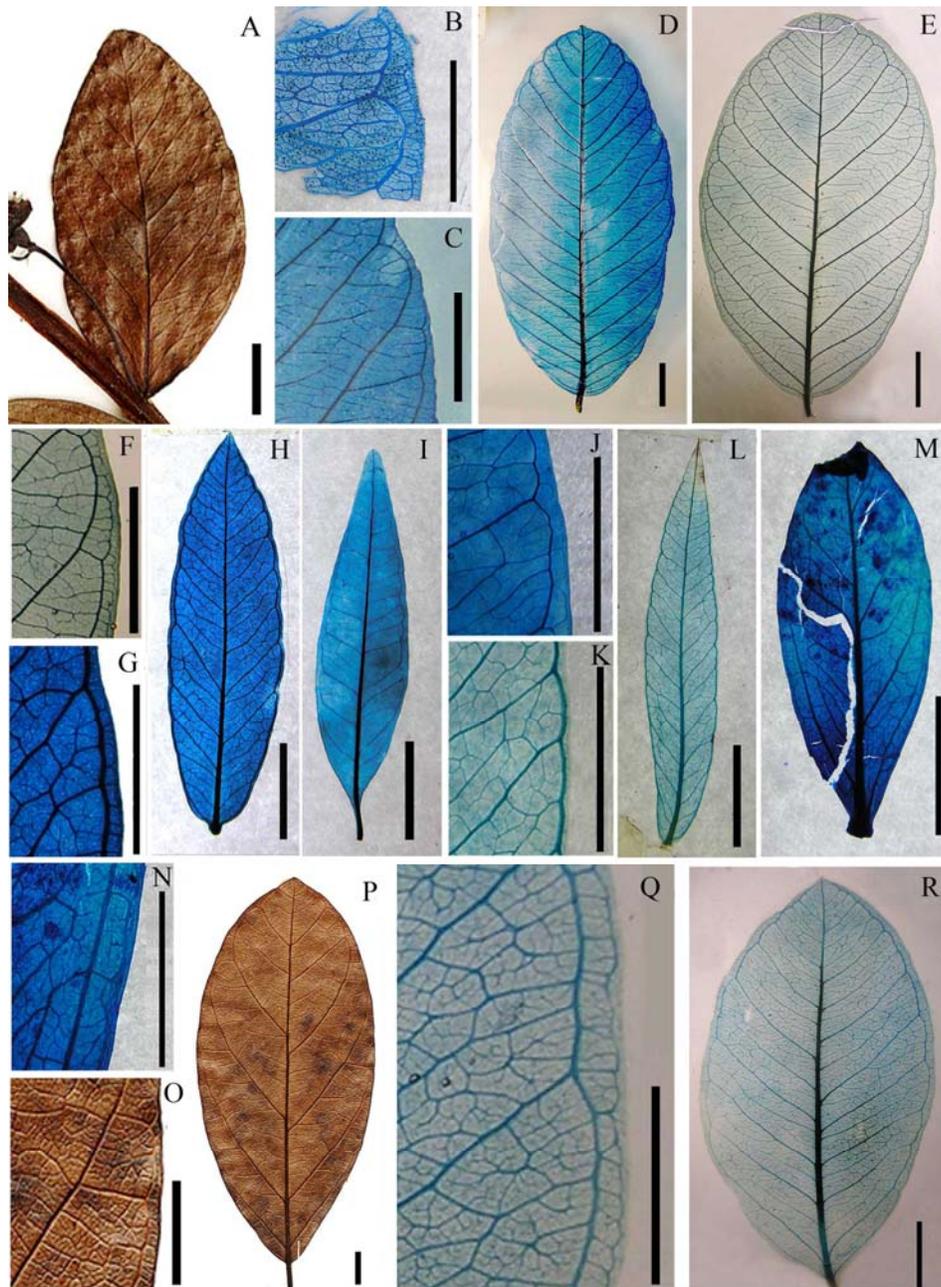
Escalas: **A, B, E, F, J, M, N, P, Q** 1cm; **C, D, G, I, K, L, O** 0.5 cm; **H** 0.25 cm.



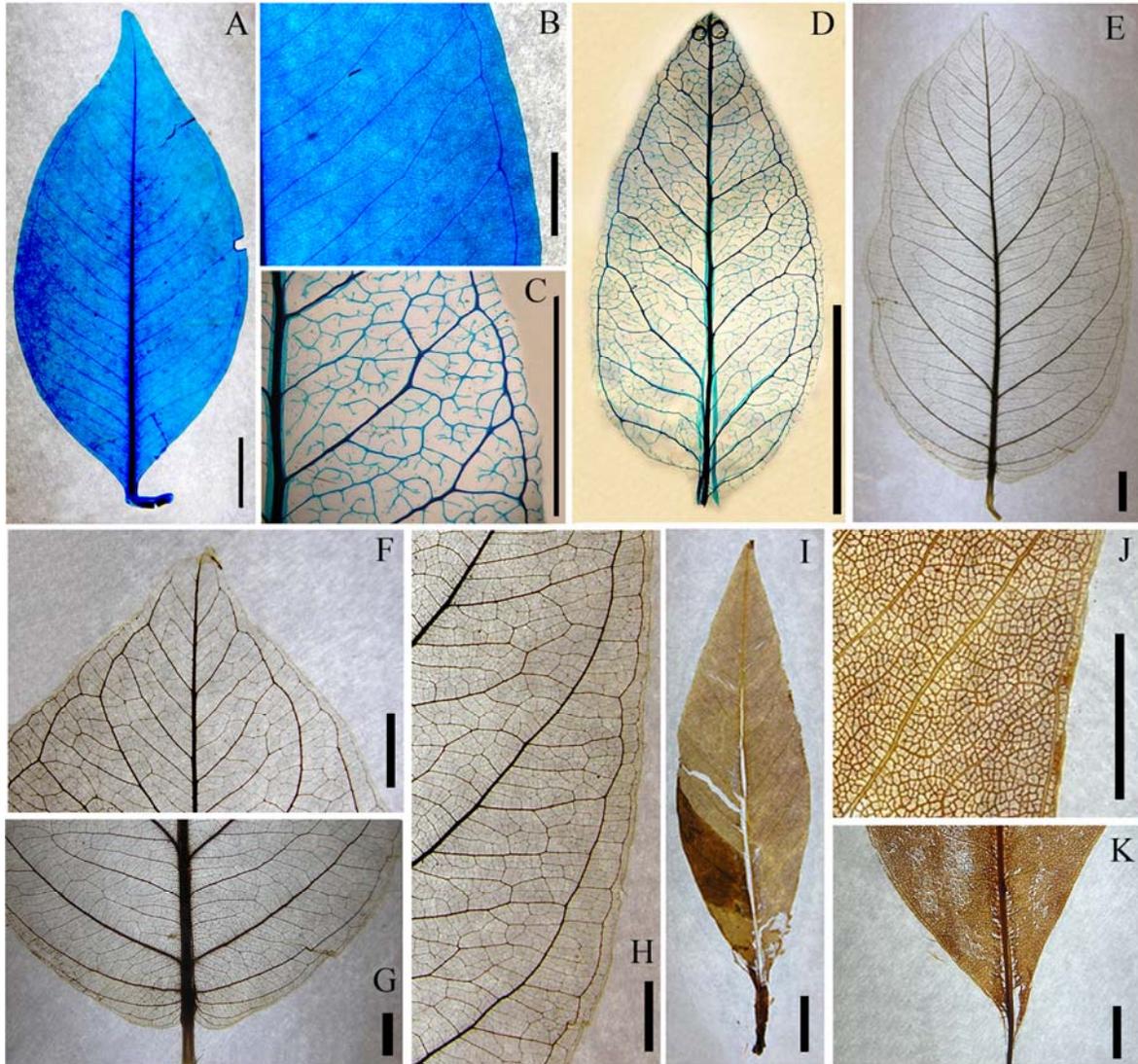
**Figura A5.9:** A-C *Myrteola nummularia*. **A**, BAB-5289, hoja diafanizada. **B**, BAB-1823, hoja diafanizada. **C**, BAB-5289, detalle de venación. **D-E**, *Paramyrciaria delicatula*. **D**, SI-11180, Hoja diafanizada. **E**, SI-11180, detalle de venación de alto orden. **F-G**, *Plinia rivularis*. **F**, SI-2099, Hoja diafanizada. **G**, SI-2099, detalle de venación última marginal. **H-I**, *Plinia trunciflora*. **H**, SI-767, Detalle de venación última marginal. **I**, SI-767, Hoja diafanizada. Escalas: D, F, I 1.0 cm. A, B, C, E, G, H 0.5 cm



**Figura A5.10:** **A** *Psidium australe*. SI-35116, hoja en vista general. **B**, *Psidium cuneatum*, SI-5325, detalle de venación. **C-D**, *Psidium guajava*. **C**, Guaglanione SI-197, detalle de venación. **D**, Guaglanione SI-197, hoja diafanizada. **E-F**, *Psidium guineense*. **E**, Cabrera SI-28988, hoja diafanizada. **F**, Cabrera SI-28988, detalle de venación. **G-H**, *Psidium incanum*. **G**, Guaglanone SI-210, detalle de venación **H**, Guaglanone SI-210, vista de hoja diafanizada. **I-J**, *Psidium kennedyanum*. **I**, S/n 16030 (UBA590), hoja diafanizada. **J**, S/n 16030 (UBA590), detalle de venación de alta categoría. **K-L**, *Psidium luridum*. **K**, UBA-529, detalle de venación. **L**, UBA-529, Hoja diafanizada. **M-N**, *Psidium missionum*. **M**, SI-400, hoja diafanizada. **N**, SI-400, detalle de venación. **O-P**, *Psidium nutans*. **O**, Killeen et al 6757, detalle de venación de alta categoría. **P**, Killeen et al 6757, vista general de hoja. **Q-R**, *Psidium pubifolium*. **Q**, Ibarrola SI-3973, detalle de venación. **R**, Ibarrola SI-3973, hoja diafanizada. Escalas: **A, D, E, H, I, L, M, P, R** 1.0 cm **B, C, F, G, J, K, N, O, Q** 0.5 cm;



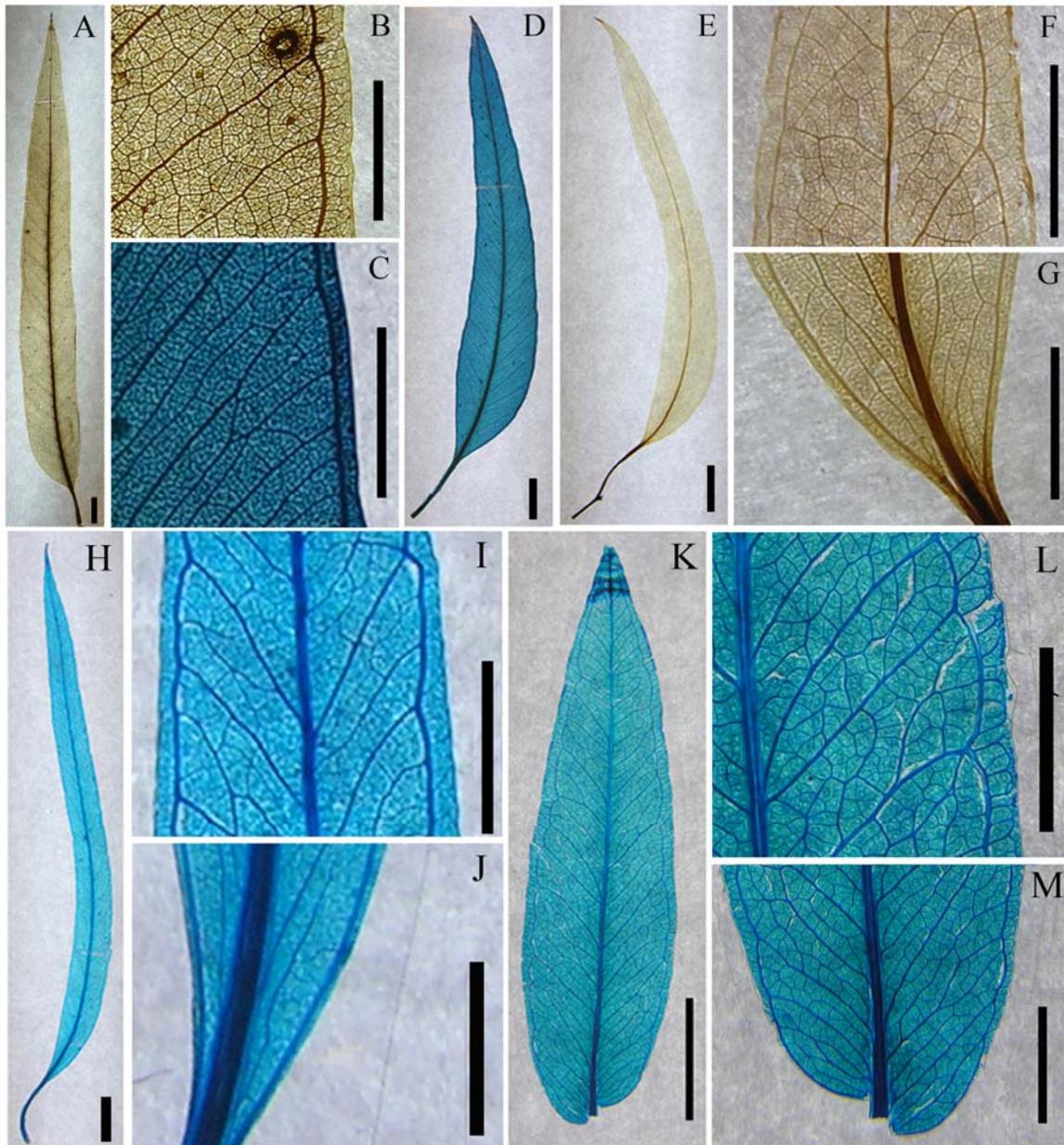
**Figura A5.11: A-B, *Siphoneugena occidentalis*.** A, Willink SI-375, Hoja diafanizada. B, Willink SI-375, Detalle de venación última marginal. **C-D *Ugni molinae*.** C, BAB-6601, detalle de venación. D, BAB-6601, Hoja diafanizada. **E-H, *Corymbia torreliana*.** E, PBP-1005, vista de hoja diafanizada. F, PBP-1005, detalle de apice de la hoja. G, PBP-1005, detalle de base, notar la simetría y la forma algo cordada. H, PBP-1005, detalle de veación última. **I-K, *Lophostemon confertus*.** I, PBP-1006, vista general de hoja diafanizada. J, PBP-1006, detalle de venación última marginal. K, PBP-1006, detalle de base de la hoja.  
**Escalas: A, D, E, I 1.0 cm; B, C, F, G, H, J, K 0.5 cm.**



**Figura A5.12:** A-B, *Eucalyptus amygdalina*. A, PBP-990, vista general de hoja diafanizada. B, PBP-990, detalle de venación. C-D, *E. botryoides*. C, PBP-991, detalle de venación última marginal. D, PBP-991, hoja diafanizada. E-F, *E. camaldulensis*. E, PBP-992, vista de hoja diafanizada. F, PBP-992, detalle de venación. G-H, *E. cinerea*. G, PBP-993, hoja diafanizada. H, detalle de venación de alto orden. I-J, *E. citriodora*. I, PBP-994, detalle de venación. J, Vista general de hoja diafanizada. K-L, *E. obliqua*. K, PBP-995, vista general de hoja diafanizada. L, PBP-995, detalle de venación. M-N, *E. occidentales*. M, PBP-996, detalle de venación de alto orden. N, PBP-996, hoja diafanizada, notar que la base de la hoja es decurrente de un lado y redondeada del otro. O-P, *E. polyanthemus*. O, PBP-997, vista de hoja diafanizada, notar la asimetría de la hoja. P, PBP-997, detalle de venación. Q-S, *E. robusta*. Q, PBP-998, hoja diafanizada, notar que la base de la hoja de un lado es decurrente y del otro redondeado. R, PBP-998 b, hoja diafanizada. S, PBP-998, detalle de venación, notar la vena paramarginal prominente. Escalas: A, D, E, G, K, N, O, Q, R 1.0 cm; B, C, F, H, I, L, M, P, S 0.5 cm.



**Figura A5.13: A-B, *Eucalyptus rudis*.** **A**, PBP-999, vista general de hoja diafanizada. **B**, PBP-999, detalle de venación ultima marginal. **C-D, *E. saligna*.** **C**, PBP-1000, detalle de venación de alto orden. **D**, PBP-1000, Hoja diafanizada. **E-G, *E. sideroxyton*.** **E**, PBP-1002, Hoja diafanizada. **F**, PBP-1002, detalle de venación de alto orden. **G**, PBP-1002, detalle de venación en la base de la hoja. **H-J, *E. tereticornis*.** **H**, PBP-1003, detalle de venación en vista general de hoja diafanizada. **I**, PBP-1003, detalle de venación de alto orden. **J**, PBP-1003, detalle de venación de la base de la hoja. **K-M, *E. viminalis*.** **K**, PBP-1004, Hoja diafanizada, notar que la hoja es sésil y la base es asimétrica. **L**, PBP-1004, venación última marginal, notar la vena paramarginal formada por la union de venas secundarias, y la intramarginal formada por venas terciarias. **M**, PBP-1004, detalle de la base asimétrica de la hoja. **Escala:** **A, D, E, H, K, 1.0 cm; B, C, F, G, I, J, L, M 0.5 cm.**





CAPÍTULO 6

FAMILIA

BIXACEAE

## CAPITULO 6

### BIXACEAE

#### 6.1. Introducción

Bixaceae es una pequeña familia compuesta por 4 géneros, *Amoreuxia*, *Bixa*, *Cochlospermum* y *Diegodendron*, con un total de 22 especies. Habita las regiones tropicales de América y Antillas, parte de África, India, Australia y Madagascar (Figura 6.1). El género *Bixa* con 4 especies es exclusivamente americano y está restringido al norte de América del Sur (Hunziker, 1984); *Amoreuxia* (4 especies) y *Cochlospermum* (13 especies) se encuentran distribuidos en las zonas tropicales del mundo, excepto en Malasia (Watson y Dallwitz, 1992) y el monotípico *Diegodendron* habita únicamente en Madagascar (Heywood, 1985; Watson y Dallwitz, 1992; Zuloaga y Morrone, 1999). En la Argentina solo se encuentran los géneros *Bixa* en las provincias de Chaco, Corrientes, Formosa y Salta, y *Cochlospermum* en Jujuy y Salta (Figura 6.2).

El hábito de la familia es predominante arbóreo, aunque varias especies son arbustivas. Presentan hojas simples enteras, simples palmatilobadas o palmaticompuestas, alternas, pecioladas, en general el pecíolo es muy largo, con estípulas. El margen de la lámina puede ser completamente entero, completamente serrado o una mezcla de ambos. Las flores son producidas en inflorescencias terminales cimosas o racimosas, o en panículas y los frutos son cápsulas dehiscentes, a veces espinosas, rojas o pardo oscuras (Cronquist, 1981 y 1988; Dimitri y Orfila, 2000; Santos Biloni, 1990; Spegazzini, 1917; Watson y Dallwitz, 1992).

#### 6.2. El registro fósil

Es probable que el registro más antiguo de la familia corresponda a hojas con venación actinódroma asignadas a aff. *Cochlospermum* por Birkenmajer y Zastawniak (1986). Las mismas fueron colectadas en la Bahía del Almirantazgo, Grupo Dufayel Island (Formación Dalmor Bank), Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur, cuya edad fue estimada como Eoceno Inferior o límite Paleoceno Superior- Eoceno Inferior ( $56.8 \pm 1.2$  Ma., Birkenmajer y Zastawniak, 1986 a) (Tabla 6.1). Sin embargo estos fósiles se encuentran pobremente preservados, lo que hace que la asignación sea dudosa.

Berry (1935, 1938) describió hojas y frutos como pertenecientes a *Cochlospermum previtifolium* provenientes del yacimiento Río Pichileufú, provincia de Río Negro, de edad Eocena media ( $47.46 \pm 0.05$  Ma, Wilf *et al.*, 2005). Traverso (1951) describió 4 especímenes como *Cochlospermum previtifolium*, provenientes del Eoceno Inferior del yacimiento Laguna del Hunco

(51.91 ± 0.22 Ma, Wilf *et al.*, 2003 y 2005). Estos ejemplares son hojas simples palmatilobadas, pero desafortunadamente están incompletos. Existe otro registro para *Cochlospermum* en la paleoflora del Eoceno Inferior de Caleta Cochlogüe en las costas de Chile Central (Gayo *et al.*, 2005). Sin embargo, no hay descripciones formales de estos fósiles, sino que solo están listados en el trabajo.

Otros ejemplares fósiles de *Cochlospermum* fueron hallados en la Formación Mount Wawel, parte superior del Grupo Point Hennequin, de la Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur (Zastawniak *et al.*, 1985), cuya edad es dada como Oligocena superior (24.5 ± 0.5 Ma, Birkenmajer *et al.*, 1983). Esta edad, sin embargo está aun en disputa, ya que otros autores sostienen que sería mas moderna variando entre Mioceno inferior (Adie 1964) a Mioceno inferior-medio (Orlando 1963, 1964).

**Tabla 6.1:** REGISTRO DE MEGAFOSILES DE BIXACEAE EN EL SUR DE AMÉRICA DEL SUR Y REGIÓN ANTÁRTICA. **H=HOJAS, F=FRUTOS.**

Localidad	Formación	Edad	Tipo	Especie	Autor
<b>Argentina</b>					
Laguna del Hunco, Chubut	Tufolitas de Laguna del Hunco	Eoceno inferior (Wilf <i>et al.</i> 2003)	H	<i>Cochlospermum previtifolium</i>	Traverso, 1951
Caleta Cochlogüe, Chile	Formación Curanilahue	Eoceno inferior	H	<i>Cochlospermum</i>	Gayo <i>et al.</i> , 2005
Río Pichileufú, Río Negro	Formación Ventana	Eoceno medio (Wilf <i>et al.</i> 2005)	H y F	<i>Cochlospermum previtifolium</i>	Berry, 1935, 1938
<b>Antártida</b>					
Bahía del Almirantazgo, Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur	Formación Dalmor Bank (Dufayel Island Group)	Paleoceno superior o Eoceno inferior (Birkenmajer y Zastawniak, 1986 a)	H	aff. <i>Cochlospermum</i>	Birkjenmayer y Zawstaniak, 1986 a
Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur	Formación Mount Wawel (Point Hennequin Group)	Mioceno inferior (Adie 1964) Mioceno inferior-medio (Orlando 1963, 1964) Oligoceno superior (Birkenmajer et al 1983)	H	<i>Cochlospermum</i>	Zawstaniak, Wrona, Gazdzicki y Birkjenmayer, 1985

### 6.3. Taxonomía

Cronquist (1981, 1988) sitúa a la familia Bixaceae en el orden Violales junto a otras 23 familias. Aunque Thorne (1992), separa a la familia en dos entidades diferentes (Bixaceae y Cochlospermaceae), las mantiene en el orden Violales. APG II (Angiosperm Phylogeny Group, 2003) sitúa a Bixaceae como perteneciente al clado Eurosideas II y en el orden Malvales y considera a Cochlospermaceae y Diegodendraceae como sinónimos de Bixaceae. El clado formado por {Bixaceae (*Diegodendron* + *Cochlospermum*)} posee muchas características asociadas al orden Malvales, como por ejemplo células con mucílago y canales en forma de

rayos floemáticos, floema estratificado, corteza fibrosa, y la cubierta de la semilla exotegmática con capas en empalizada (Corner, 1976; Dahlgren, 1983; Alverson *et al.*, 1998).

**Tabla 6.2:** POSICIÓN TAXONÓMICA DE LA FAMILIA BIXACEAE SEGÚN DIFERENTES ESQUEMAS DE CLASIFICACIÓN.

Cronquist, 1981, 1988	Thorne, 1992	APG II, 2003
Magnoliófitas	Angiospermas	Angiospermas
Magnoliopsida	Dicotiledóneas	Eudicotiledóneas (Eudicotiledóneas Centrales) Rosidae-Eurosideas II
Violales	Violales	Malvales
Bixaceae	Bixaceae Cochlospermaceae	Bixaceae (Diegodendraceae + Cochlospermaceae)

En esta tesis se seguirá el tratamiento taxonómico dado por APG II (2003) aunque a nivel intrafamiliar se seguirán los trabajos de Poppendieck (1980 y 1981), Hunziker (1984 a y b), y Zuloaga y Morrone (1999).

#### **6.4. Descripciones sistemáticas**

Desafortunadamente, no existe ningún estudio de arquitectura foliar de especies actuales de Bixaceae, por lo que se realizaron descripciones detalladas de todas las especies que se consiguieron. Estas descripciones fueron utilizadas para la interpretación y comparación de los fósiles. Se diafanizó y describió *Bixa orellana* y *Cochlospermum tetraporum*, que crecen naturalmente en Argentina, y otras especies que habitan en Sud y Centroamérica (*Amourexia schiedeana*, *Cochlospermum orinocense*, *C. tetraporum*, *C. vitifolium*, *Bixa arborea* y *B. urucurana*) (Anexo 6). En este capítulo, únicamente se presenta la descripción de los taxones fósiles y la revisión del taxón descrito por Berry (1935, 1938).

**Familia Bixaceae** Link 1831

**Subfamilia Bixoideae** Burmeist. 1837

**Tribu Bixae** Rchb. 1837

**Subtribu Bixinae** Kitt. in A. Rich. 1840

**Género *Bixa*** L. 1753

***Bixa sp. 1***

**(Figura 6.3 A-F)**

**Holotipo:** MPEF-Pb-Cz-1599.

**Localidad:** Laguna del Hunco, Sierra de Huancache, Provincia de Chubut, Argentina.

**Edad y estratigrafía:** Eoceno temprano, Formación la Huitrera.

**Material adicional estudiado:** Localidad histórica de Laguna del Hunco, Provincia de Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio Localidad 25: MPEF-Pb-Cz-1600.

**Descripción:** Hojas simples, simétricas (Figura 6.3 A, B, C y D), 6.5-9.5 cm. largo y 4.5-6.5 cm. ancho, micrófilos a notófilos, de forma ovada; ápice agudo acuminado (Figura 6.2 D), y base obtusa redondeada. Margen entero. Pecíolo prominente (Figura 6.3 A, B y C), 3.9 cm. largo y 2 mm ancho. Venación de primera categoría actinodroma basal, con 5 venas basales que divergen radialmente (Figura 6.3 E), venas agróficas simples. 5-6 pares de venas secundarias, camptódromas, irregularmente espaciadas, uniformemente curvadas, emergiendo regularmente en ángulo agudo (45°-50°). No presentan venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente, alterna y opuesta, de curso sinuoso, emergiendo en ángulo o recto, de manera regular (Figura 6.3 F). La venación de cuarta categoría es percurrente alterno y opuesto. Aréolas bien desarrolladas, con 4 o 5 lados, orientadas al azar. La venación de mayor orden es séptima. Venación última marginal ojalada completa.

### ***Bixa* sp 2 (Inflorescencia)**

**(Figura 6.3 G-I)**

**Holotipo:** MPEF-PB-1603.

**Localidad:** Laguna del Hunco, Sierra de Huancache, Provincia de Chubut, Argentina

**Edad y estratigrafía:** Eoceno temprano, Formación la Huitrera.

**Descripción:** Cima probablemente terminal (Figura 6.3 G), cada inflorescencia con 3 flores dispuestas helicoidalmente (Figura 6.4 G, H), eje principal al menos 9 cm. de largo. Flores heteroclamídeas, actinomorfas, pediceladas, e hipóginas, con perianto formado por dos ciclos, cáliz y corola; 5.5 mm de diámetro. Cáliz formado por 5 sépalos muy conspicuos, persistentes, ovados a oblongo-ovados fusionados en la base (base gamosépala) y hacia el ápice se encuentran libres formando lóbulos o lacinias. Corola dialipétala, compuesta por 5 pétalos probablemente con prefloración valvar o levemente contorta, pétalos sub-circulares, de 3.8 mm de largo y 2.5 mm de ancho (Figura 6.3 H, I). Pedicelos robustos y conspicuos (Figura 6.4 I), de 6-8 mm de largo y 1-2 mm de ancho.

**Comentarios:** La arquitectura foliar de los fósiles concuerda con la del género *Bixa*, pero no con los restantes géneros de la familia. *Amoreuxia* y *Cochlospermum*, ambos pertenecientes a la

subfamilia Cochlospermoideae, producen hojas simples palmadas o compuestas palmatisectas. Las hojas de *Diegodendron*, y *Bixa*, ambos de la subfamilia Bixoideae, así como los fósiles son siempre simples y nunca presentan lóbulos. Sin embargo, las de *Diegodendron* se caracterizan por ser elípticas, lanceoladas con una base aguda y cuneada, caracteres que nunca se observan en los especímenes fósiles ni en *Bixa*.

De las especies actuales de *Bixa*, *B. orellana* (que crece naturalmente en el norte del país) y *B. arborea* y *B. urucurana* ( que habitan las selvas tropicales de Brasil, Paraguay, Bolivia, México y Caribe), producen hojas simples con margen entero, simétricas y con pecíolo muy largo, el ápice es acuminado y la base es obtusa redondeada, además de poseer la venación de primera categoría actinódroma basal con 5 venas basales que divergen en forma radial (Ver Anexo 6, Figura A6.1 A, B y D). Estos caracteres son idénticos en los observados en los fósiles aquí asignados a la especie fósil *Bixa sp 1* (Figura 6.2 A-F). Cabe destacar que *Bixa orellana* y *Bixa sp. 1* poseen el mismo patrón de venación en segunda, tercera y cuarta categorías, aunque la primera presenta 4-5 pares de venas de segunda categoría que emergen de manera irregular en ángulo agudo (en la base 35°-40° y en el ápice 60°) mientras que la segunda posee 5-6 pares de venas que emergen regularmente en ángulo agudo de 45° a 50°. Comparando *Bixa arborea* y *B. urucurana*, (Ver Anexo 6, Figura A6.1 A, D y E) y la especie fósil, se observó que las actuales difieren del taxón fósil en el tamaño de la lámina, largo del pecíolo, número de pares de venas de segunda categoría y el ángulo de emergencia de las mismas. No se hallaron registros fósiles de improntas foliares para este género en ninguna parte del mundo, por lo cual este constituye el primer registro para el género.

Comparando la especie fósil *Bixa sp 2* (basado en restos fértiles) con los géneros actuales de Bixaceae y considerando los tipos de inflorescencias, se observó que la especie fósil *Bixa sp 2* al igual que *Amoreuxia* y *Bixa* muestran inflorescencias cimosas, en cambio *Cochlospermum* y *Diegodendron* presentan inflorescencias paniculadas o racimosas. Se descartó la posibilidad de que pudiera ser incluida en *Amoreuxia*, ya que este género produce flores zigomorfas ya que posee pétalos desiguales debido a que algunos son asimétricos en la base (Figura 6.5 A, Calderón de Rzedowski, 1994), mientras que la especie fósil presenta flores siempre actinomorfas. *Cochlospermum* posee flores con 5 sépalos libres dispuestos en dos ciclos, exhibiendo 2 sépalos externos elípticos y 3 internos algo mayores (Figura 6.5 D) en contraposición con la especie fósil que muestra todos los sépalos en el mismo ciclo y del mismo tamaño, además de estar fusionados basalmente (Figura 6.3 I). La especie fósil, *Diegodendron* y *Bixa* muestran flores pedunculadas, actinomorfas, heteroclamídeas, con cáliz de 5 lóbulos y 5 pétalos libres (Figura 6.5 B y C) *Diegodendron* presenta sépalos desiguales y

caducos por lo que se puede diferenciar claramente de la especie fósil. *Bixa* y el taxón fósil muestran sépalos iguales y persistentes. Otro carácter que permitiría incluir a la especie fósil como perteneciente a *Bixa* es que las flores maduran de manera escalonada afectando primero a los capullos superiores (Watson y Dallwitz, 1992, Figura 6.3 G). Si bien, son necesarias más comparaciones con especies actuales, se propone por el momento considerar a estos fósiles como pertenecientes al género *Bixa*.

**Tribu *Cochlospermeae*** Endl. 1840

**Género *Cochlospermum*** Kunth 1822

*Cochlospermum previtifolium* Berry 1928

**(Figura 6.4 A-E)**

**Sintipos:** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USNM-40468a, 40468b, 40468c.

**Localidad:** Río Pichileufú (no se conoce la localidad precisa), Provincia de Río Negro, Argentina.

**Edad y estratigrafía:** Eoceno medio, Formación Ventana.

**Material adicional estudiado:** Localidad histórica de Laguna del Hunco, Provincia de Chubut, Argentina: Colección Museo de La Plata LPPb-857, 868, 20413 y 20414. Colección Museo Paleontológico Egidio Feruglio. Localidad 2: MPEF-Pb-1594, 1596. Localidad 4: MPEF-Pb-1598. Localidad 13: MPEF-Pb-1595, 1597

**Descripción:** Hojas simples, palmadas (Figura 6.3 A, B, D, G y H), simétricas, de 12-22 cm. largo y 16-33 cm. de ancho, mesófilos a macrófilos, ovados a elípticos, orbiculares a sub-orbiculares; base simétrica, obtusa y cordada; ápice agudo acuminado. Pecíolo fuerte, no completamente conservado, aunque uno de los especímenes colectados al menos tiene 11 cm. de largo. 5 a 7 lóbulos, lanceolados a ovados, separados por senos redondeados, de 12 cm. largo y 3 cm. ancho, con margen completamente entero, completamente serrado o una mezcla de ambos (lóbulos con margen entero en la parte basal de la hoja y serrado en el ápice). Los lóbulos divergen a más de 45° a intervalos regulares, y son curvados. Textura sub-coriácea. Dientes simples y compuestos, los dientes simples se ubican en el ápice de los lóbulos, y los compuestos en la parte central de los lóbulos; todos los dientes (simples y compuestos) son de tipo ST/CV (lado apical recto y basal convexo), 2-3 dientes por centímetro, y de 1 a 3 dientes por vena secundaria; en el ápice del lóbulo hay 1 diente por vena secundaria, dispuestos irregularmente y separados por senos angulares. Los dientes compuestos son de segundo y tercer orden. La venación de los dientes principales es una continuación directa de una vena

secundaria que entra al diente medialmente; la venación de los dientes compuestos es por venas de tercera categoría que entran a los dientes excéntricamente por el lado basal hacia el ápice. Venación de primera categoría actinódroma, con 7-8 venas basales, sin venas agróficas. 13-16 pares de venas secundarias, camptódromas o parcialmente craspedódromas, dependiendo del carácter de margen entero o serrado, espaciadas de manera irregular, uniformemente curvadas, emergiendo en ángulo agudo (45°-50°) de manera uniforme. No presentan venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente, alterna y opuesta, de curso recto o sinuoso, emergiendo en ángulo recto u obtuso, de manera inconsistente. Las venas de cuarta y quinta categorías presentan un modelo reticulado al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados, orientadas al azar. Las vénulas se encuentran ramificadas 1 o 2 veces. La venación de mayor orden séptima u octava. Venación última marginal ojalada completa formando una vena fimbrial.

### ***Cochlospermum sp***

#### **(Figura 6.4 F-H)**

**Sintipos:** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USNM 40468 d-e.

**Localidad de los sintipos:** Río Pichileufú (no se conoce la localidad precisa), Provincia de Río Negro, Argentina.

**Edad y estratigrafía de los sintipos:** Eoceno medio, Formación Ventana.

**Material adicional estudiado:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina:

Colección Museo Paleontológico Egidio Feruglio. Localidad 4: MPEF-Pb-Cz-1602.

**Edad y estratigrafía del material adicional:** Eoceno temprano, Formación la Huitrera.

**Descripción:** cápsula posiblemente globosa (Figura 6.4 H), 3.75 cm. de diámetro, con dehiscencia loculicida., con pedúnculo prominente de 3.3 cm. de largo, y fibras sedosas probablemente asociadas a las semillas (Figura 6.4 G, H), cuatro líneas de fibras sedosas corren en sentido vertical (Figura 6.4 H foto de la derecha), epicarpio leñoso.

**Comentarios:** El estudio de la arquitectura foliar de las especies americanas de *Cochlospermum*, permitió observar la gran variabilidad morfológica que caracteriza a este género. Las hojas pueden ser simples o compuestas, con pecíolo largo o corto; si las hojas son simples pueden tener tres, cinco o siete lóbulos, si son compuestas los folíolos pueden ser peciolados o sésiles. Sin embargo, el género se caracteriza por poseer un patrón de venación muy característico, a saber: la venación de primera categoría actinódroma, la de segunda camptódroma, la de tercera percurrente o reticulada al azar, y las venaciones de cuarta y quinta categoría reticuladas al azar.

La única especie actual de este género que crece en Argentina *C. tetraporum*, y la especie fósil *C. previtifolium* difieren en el tipo de hoja, margen, y número de venas de segunda categoría. La especie fósil se caracteriza por producir hojas simples palmadas (Figura 6.4 A) con 5-7 lóbulos de margen entero en la parte basal y serrado en la parte apical y 13-16 pares de venas de segunda categoría (Figura 6.4 A-F) mientras que las actuales crecen hojas compuestas palmatisectas con el margen siempre entero con 5-9 folíolos y 10-13 pares de venas de segunda categoría (Ver anexo 6, Figura A6.1 K, L y M)

Debido a que no se encontró concordancia de caracteres entre las especies modernas y la fósil de Argentina, se analizaron otras que habitan en América del Sur y Centroamérica. Se observó que *Cochlospermum orinocense* difiere del taxón fósil en que posee hojas compuestas palmatisectas y folíolos de margen entero (Anexo 6, Figura A6.1 H-J). Revisando la arquitectura de los otros géneros de Bixaceae, se descartó la asignación de los fósiles en los géneros *Bixa* y *Diegodendron*, ya que estos producen hojas simples no lobuladas. Las especies *Amourexia schiedeana* (Figura A6.1 A) y *Cochlospermum vitifolium* (Anexo 6, Figura A6.1 N) muestran hojas simples y palmadas igual que el fósil. Las hojas de *Cochlospermum previtifolium* y *C. vitifolium* varían entre mesófilos y macrófilos. La especie fósil puede diferenciarse de las actuales por el tipo de dientes. *C. previtifolium* se caracteriza por sus dientes simples y compuestos del tipo ST/CV (lado apical recto y basal convexo) y presentar 1-3 dientes por vena secundaria, mientras que *C. vitifolium* sólo presenta dientes compuestos del tipo CC/CV (lado apical cóncavo y basal convexo) y 2-3 dientes por vena secundaria (Anexo 6, Figura A6.1 O). Se descartó la posibilidad de que perteneciera a *Amourexia* pues sus hojas son micrófilos, los dientes pueden ser simples y compuestos del tipo FL/CV y sólo tienen 1-2 dientes por vena secundaria (Anexo 6, Figura A6.1 G).

Comparando los ejemplares fósiles colectados en Laguna del Hunco con los de *Cochlospermum* de Río Pichileufú descritos por Berry (1935 y 1938), se observa que no existen diferencias entre los mismos, por lo que la ubicación de los fósiles de Laguna del Hunco en la mencionada especie fósil está garantizada.

Desafortunadamente, los fósiles colectados en la Antártida no fueron conseguidos para ser re-estudiados. Sin embargo, se decidió establecer comparaciones basados en las descripciones y fotos publicadas. Al establecer comparaciones con los fósiles de la paloflora de Dufayel Island (Formación Dalmor Bank) descritos por Birkenmajer and Zawstaniak (1986) se concluyó que el material antártico consiste en hojas más grandes, simples palmatilobadas que además presentan venación actinódroma y por lo tanto serían similares a las halladas en Laguna del Hunco y Río Pichileufú. Sin embargo el material es muy fragmentario y es difícil

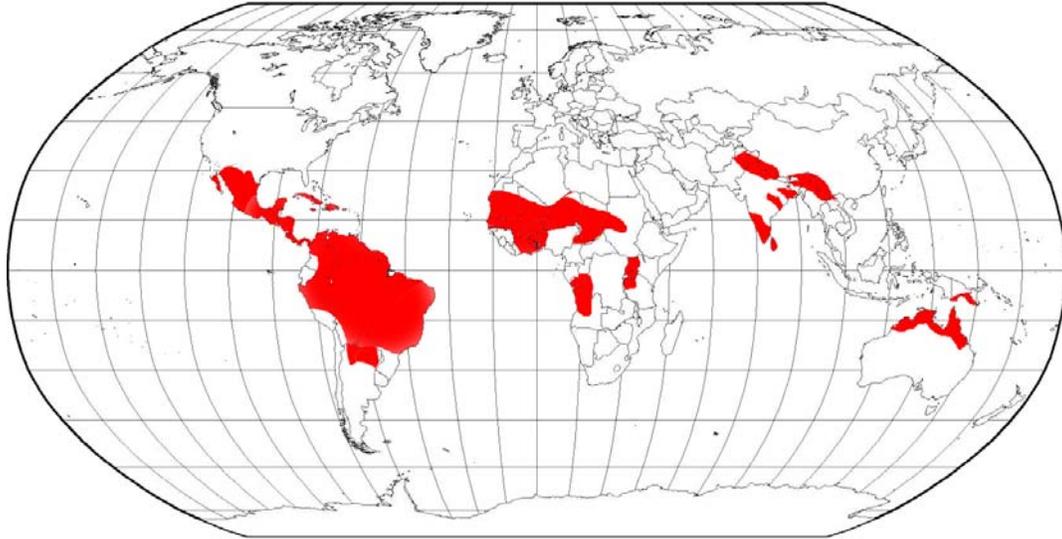
asegurar que pertenezca realmente a *Cochlospermum*. Los descriptos por Zastawniak et al (1985) para la Formación Mount Wawel (muestra A-144), Grupo Point Hennequin, poseen hojas simples palmatilobadas con 5 lóbulos y venación actinódroma; estos caracteres coinciden con *C. previtifolium*, pero difieren en el tamaño de las hojas, ya que los ejemplares de la Antártida son mucho más chicas (aproximadamente 4 cm. de largo y 6 cm. de ancho, micrófilos) que los estudiados en esta tesis. Es interesante el hecho de que tanto los ejemplares de Antártida como los de Laguna del Hunco y Río Pichileufú presentan hojas con margen entero en las partes basales y margen serrado o crenado en las partes apicales.

Gayo et al. (2005), indicó el hallazgo de hojas asignables a *Cochlospermum* en la Flora de Caleta Cochlogüe (Formación Curanilahue) de las costas de Chile Central, pero no dan descripciones ni ilustraciones de los ejemplares.

Los frutos fósiles de *Cochlospermum sp.*, colectados de Laguna del Hunco difieren de los frutos de las especies del género *Amoreuxia* por producir estos últimos una cápsula globosa a ovoide, péndula, y con el ápice muy acuminado (Figura 6.4 E). Por su parte, las especies del género *Bixa* difieren en que poseen los frutos con forma de cápsula ovoide a ovoide-globosa, dehiscente por dos valvas, y con el epicarpio erizado de pequeños agujones (Figura 6.5 F). Las especies de *Cochlospermum* poseen frutos en forma de cápsula globoso-acuminada, con 3 a 5 valvas, cáliz persistente, con varias líneas de fibras sedosas que se abren paso a los costados de las valvas y que tienen función de dispersión de las semillas (Legname 1982, Figura 6.5 G). Los frutos descriptos por Berry (1938) como *Cochlospermum previtifolium* comparte los caracteres mencionados en el párrafo anterior. Ambas especies difieren en el tamaño de los frutos, de 5 a 10 cm. de largo en la especie actual y 3.75 cm. en la fósil.

Se considera erróneo el haber asignado el mismo nombre a las piezas de hojas (USNM 40468 a, b, c) y frutos (USNM 40468 d y e) dados por Berry (1935, 1938), ya que no se hallaron en conexión orgánica. Conforme a la revisión realizada en esta tesis se recomienda mantener la especie fósil *Cochlospermum previtifolium* Berry 1935 para las hojas y se sugiere dejar a los frutos dentro del género, pero no la especie. Para establecer una nueva especie sería necesario contar con más fósiles para poder proveer una nueva diagnosis.

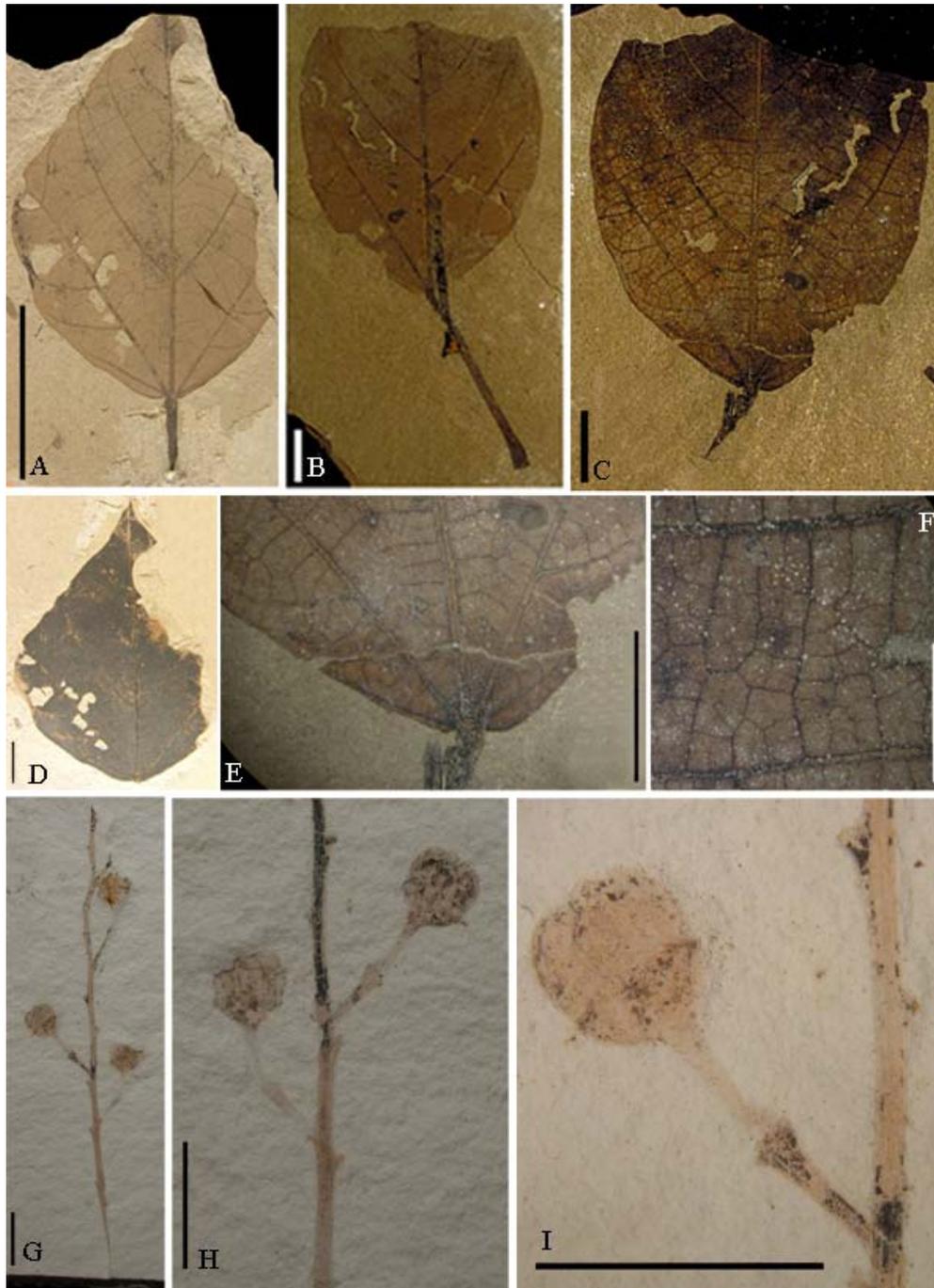
**Figura 6.1:** Distribución de la familia Bixaceae en el mundo (Cronquist, 1988; Heywood 1985; Watson y Dallwitz, 1992; Zuloaga y Morrone, 1999).



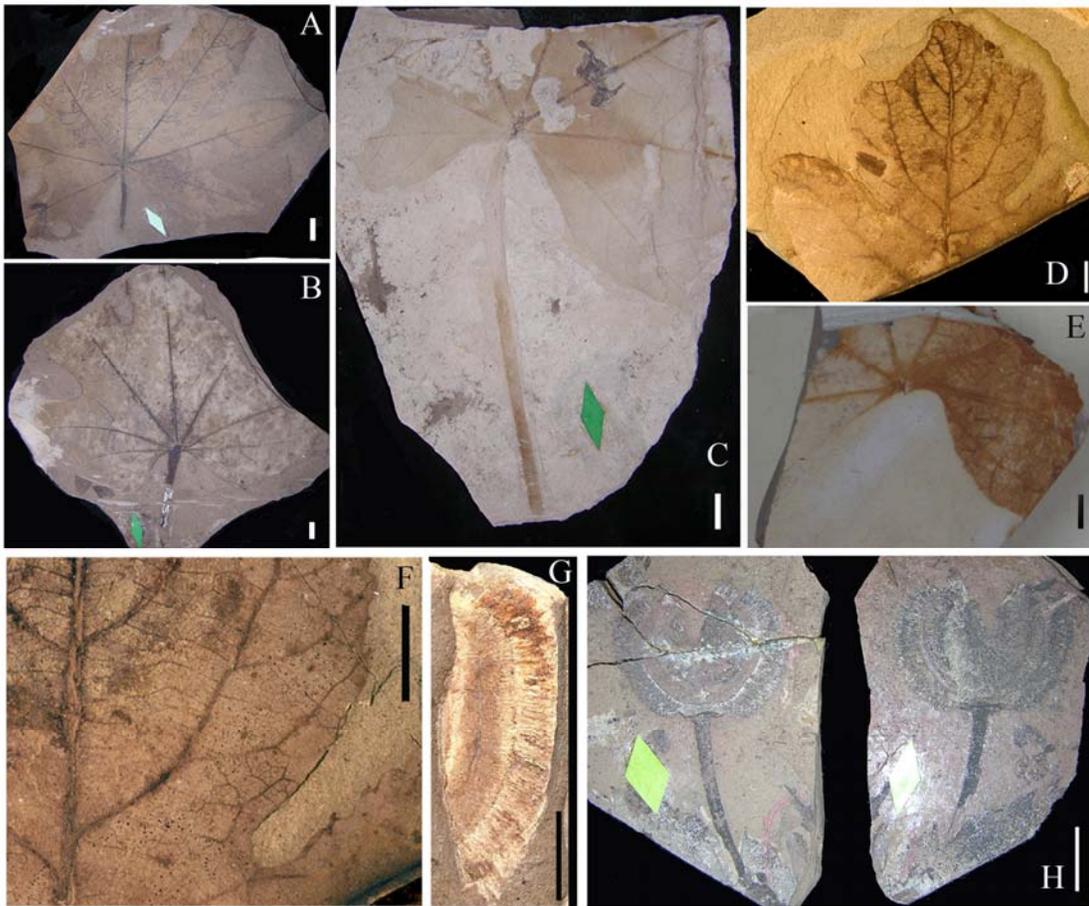
**Figura 6.2:** Distribución genérica de Bixaceae en la Argentina. **A,** *Bixa* y *Cochlospermum*.



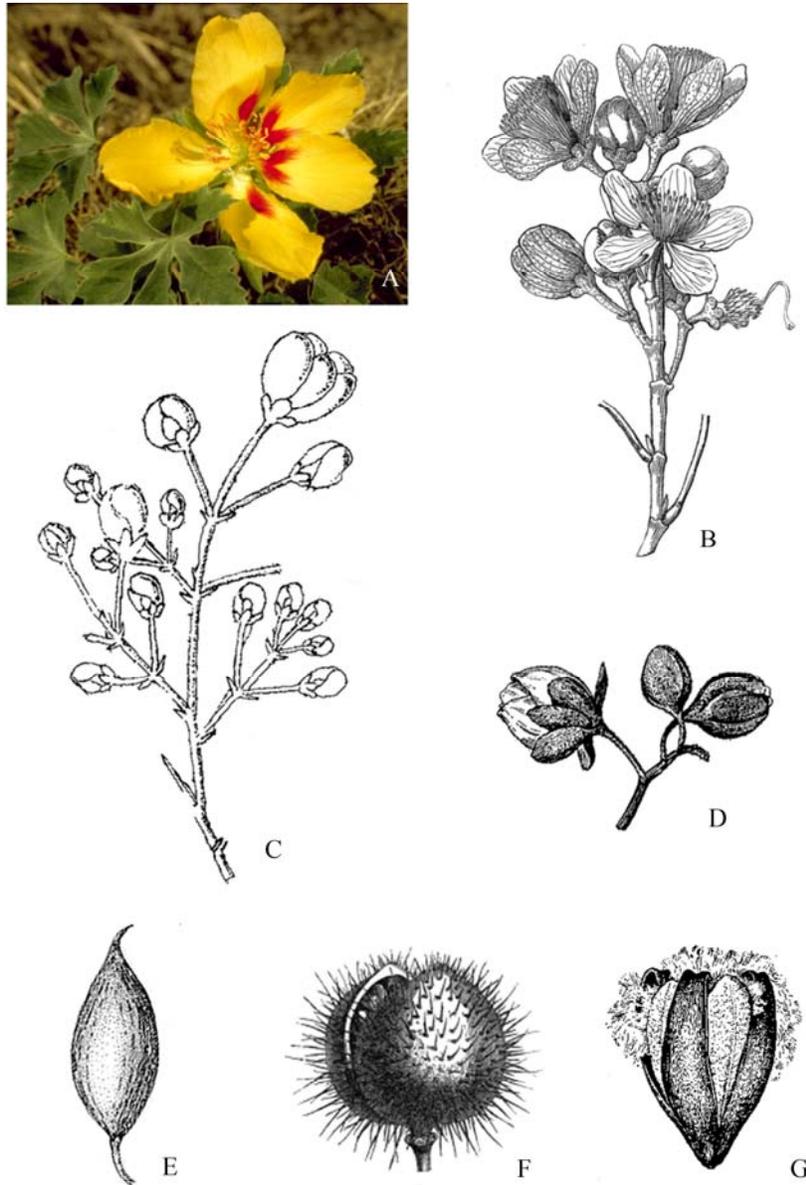
**Figura 6.3: A-F, *Bixa sp 1*. A, MPEF-Pb-1600, Vista general de impronta foliar. B, MPEF-Pb-1599, Vista general de impronta foliar, notar el peciolo prominente. C, Contraimpronta de MPEF-Pb-1599, Vista general de impronta foliar. D, Contraimpronta de MPEF-Pb-1600, Notar el ápice agudo y acuminado de la hoja. E, MPEF-Pb-1599, Detalle de base, notar las 5 venas basales. F, MPEF-Pb-1599, Detalle de venación del alto orden. G-I, *Bixa sp 2*. G, MPEF-Pb-1603, Vista general de una inflorescencia de una Bixaceae. H, MPEF-Pb-1603, Detalle de dos pimpollos, observar la distribución alterna de los pimpollos. I, MPEF-Pb-1603, Detalle de un pimpollo, notar que presenta sépalos conspicuos y un peciolo robusto. Escalas: A-E y G-I 1 cm; F 0,5 cm.**



**Figura 6.4: A-E, *Cochlospermum previtifolium*.** **A**, USNM-40468c, Vista general de impronta foliar. **B**, USNM-40468b, Vista general de impronta foliar, nótese las 7 venas basales. **C**, USNM-40468a, Vista general de impronta foliar, nótese el tamaño del peciolo. **D**, MPEF-Pb-1595, detalle del ápice de una impronta foliar. **E**, LPPb-857 (contraparte de LPPb-20413), Vista general de una impronta foliar. **F-H, *Cochlospermum* sp.** **F**, MPEF-Pb-1595, Detalle de dientes y tipo de venación de los mismos. **G**, MPEF-Pb-1602, Impronta de fruto. **H**, USNM-40468e y d, Impronta y contraimpronta de un fruto maduro en etapa de dispersión. **Escala: A-E, H 1.0 cm; F, G 0.5 cm.**



**Figura 6.5:** **A**, *Amourexia schiedeana*, detalle de flor, obsérvense los pétalos desiguales. **B**, *Bixa orellana*, detalle de inflorescencia, notar las flores pedunculadas y el caliz con sépalos conspicuos. **C**, *Diegodendron humbertii*, detalle de inflorescencia, observar las flores pedunculadas. **D**, *Cochlopermum vitifolium*, detalle de flor, notar el cáliz muy prominente y los pétalos. **E**, *Amourexia schiedeana*, fruto, cápsula globosa a ovoide, péndula, loculicida-trivalvada. **F**, *Bixa orellana*, detalle de un fruto maduro, cápsula ovoide a ovoide-globosa, dehiscente por dos valvas, erizado de pequeños agujijones. **G**, *Cochlopermum vitifolium*, detalle de fruto maduro, cápsula globoso-acuminada, 3-5 valvas, dehiscente, loculicida; notar las líneas de fibras sedosas que se abren paso a los costados de las valvas. Dibujos de D. Godoy de Mauroy, tomado de Adansonia.



## ANEXO CAPITULO 6 (A6)

### ARQUITECTURA FOLIAR DE LAS ESPECIES ACTUALES

#### DE BIXACEAE AMERICANAS

**Subfamilia Bixioideae** Burmeist. 1837

**Tribu Bixeeae** Rchb. 1837

**Subtribu Bixinae** Kitt. in A. Rich. 1840

**Género *Bixa*** L. 1753

***Bixa arborea*** Huber 1910

**(Figura A6.1 A)**

**Distribución:** Brasil.

**Especímenes estudiados:** **Brasil: Pará:** Hab. Est. de Pará, Col. A. Ducke, Nov. 1941, Instituto Agronómico do Norte, Plantas da Amazonia N° 831, Det. D.F. Baer 1976 (F 1253821 (on-line)).

**Descripción:** Hojas simples, simétricas, mesófilas, ovadas; ápice agudo acuminado, y base obtusa redondeada, o truncada; 13-20.3 cm de largo y 6.8-11.7 cm de ancho. Textura papirácea. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 4-8 cm de largo y 1-3 mm de ancho. Venación de primera categoría actinodróma basal, con 5 venas basales que divergen radialmente, venas agróficas simples. Venación de segunda categoría camptódroma, 3-6 pares de venas que emergen regularmente en ángulo agudo (40°-45°), irregularmente espaciadas y de recorrido curvado. No presentan venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente alterna y opuesta, de curso sinuoso, emergiendo en ángulo obtuso o recto, de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría percurrente alterna y opuesta. Venación de quinta categoría reticulada al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 5 o más lados, orientadas al azar. Venación última marginal ojalada completa.

***Bixa orellana*** L. 1753

**(Figura A6.1 B y C)**

**Sinónimos:** *Bixa acuminata* Bojer

*Bixa americana* Poirlet in Lam.

*Bixa odorata* Ruiz y Pav. Ex G. Don.

*Bixa orellana* var. *leiocarpa* (Kuntze) Standl. y L. O. Williams

*Bixa platycarpa* Ruiz y Pav. Ex G. Don.

*Bixa purpurea* Hort.

*Bixa tinctoria* Salisb.

*Bixa upatensis* Ram. Goyena

*Bixa urucurana* Wild.

*Orellana americana* Kuntze

*Orellana orellana* (L.) K Kuntze

**Distribución:** Provincias de Chaco, Córdoba, Formosa y Salta, Argentina. También se extiende en México, Caribe, Bolivia, Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Colombia:** **Chocó:** Municipio de Tadó, carretera Animas-Panamericana, Col. N. Pino, 01/06/1985, Herbario Universidad del Choco 11, COL 283132 (on-line). **Ecuador:** **Napo:** Río Eno. Cultivada, Col. W. T. Vickers 10/03/1975, Plantas de las Indias Siona y Secoya N° 240, Det. T. Plowman 1980, F 1872372 (on-line). San José de Payamino, 40 km al oeste de Coca, Col. D. Irving, 19/12/1983, Dept. of Antropology, Stanford University; F 1952168 (on-line). **Honduras:** **Morazán:** Col. A. Molina R., 05/09/1976, Herbario de la Escuela Agrícola Panamericana N° 31555 (F 1833386, on-line). **México:** **Veracruz:** Playa Vicente, Acahual, Col. G. Martínez Calderón 15/10/1969, N° 2079 (F 1718140, on-line). Vecindades del Campamento La Laguna, Mun. Hidalgotitlán (N 17°17' y W 94°30'), Col. M. Nee 29854, 03/03/1984, F 1940955 (on-line). **Tabasco:** Carretera W-0 desviación para el ejido El Destino, cultivada, Col. J. I. Calzada, 2373, 07/04/1976, Det. L. I. Nevling Jr., N° Rec. Inf. 376, BIXAC001001 (F 1819650, on-line). **Nicaragua:** **Zelaya:** vecindades de La Luz-Siuna, Col. G. S. Bunting & L. Licht N° 551, 11/03/1961, Det. D. F. Baer 1976 (F 1660648, on-line). **Panamá:** en tierras abandonadas del valle Changuinola, Col. V. C. Dunlap 242, 11/09/1923, Det. D. F. Baer 1976, Instituto Smithsonian (F 708181, on-line). **Paraguay:** P. Arenas, SI-1180. **Perú:** **Loreto:** Distrito de Iquitos, col. 25/01/1932, Ives Mexia 6435, BH s/n. Hawaii, col. 30/06/1928, ex-herbario de Otto Degiber 9166, Department of Botany, Cornell University, Ithaca, USA. **Pasco:** Oxapampa, Iscozacín, cerca de la confluencia de los Ríos Palcazo e Iscozacín (propiedad de J. Franzen), S10°12' y W75°12', Col. Smith 1885, 15/06/1982, Det. R. Liesner 1988, F 2025165 (on-line). Selva central, Cerro del Departamento Pasco (S 9°50' - 10°45' y W 68°00' - 68°30'), Col G. Hartshorn, J. Quijano y E. Meza 2843, 20/11/1985, Proyecto Especial Pichis-Palcazu, Instituto Nacional de Desarrollo (F 2002620, on-line). **Surinam:** cerca de la confluencia con el Río Lucie (Exploración de Wilhelmina Gebergte, Zuid Rivier N3°20' y W56°49' - N30°10' y W56°29'), Col. Bassett Maguire, J. P. Schulz, T. R. Soderstrom y N. Holmgren, 04/07/1964, NY 54044, Det. G. T. Prance 1966 (F 1716701, on-line). Área de Kabalebo Dam, distrito Nickerie (N 4°-5° y W 57°30' -58°), Col. J.C. Lindeman, A. R. A. Görts-van Rijn, M. J. Cansen-Jacobs y A. M.

C. Hetterschierid-Hollants, 08/09/1980, Institute of Systematic Botany, Utrecht, BBS N° 26392, Det. J.C. Lindeman 1981 (F 1903552, on-line).

**Descripción:** Hojas simples, alternas, simétricas, micrófilas, de forma ovada, ápice agudo acuminado y base obtusa redondeada, algo cordada, 7.3 cm largo y 3.3 cm ancho. Textura papirácea. Margen entero. Pecíolo normal y marginal, 24 mm largo y 1 mm ancho. Venación de primera categoría actinódroma basal, con 5 venas basales que divergen radialmente, venas agróficas simples. Venación de segunda categoría camptódroma, 4-5 pares de venas, que emergen irregularmente en ángulo agudo (35°-40° en la base y 60° hacia el ápice) irregularmente espaciadas, y de recorrido uniformemente curvado,. No presentan venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente alterna y opuesta, de curso sinuoso, emergiendo en ángulo obtuso o recto, de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría percurrente alterna y opuesta. Venación de quinta categoría reticulada al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 5 o más lados, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. La venación de mayor orden es octava. Venación última marginal ojalada completa.

*Bixa urucurana* Willd. 1809

(Figura A6.1 D y E)

**Sinónimos:** *Bixa excelsa* Gleason & Krukoff

**Distribución:** Desde Costa Rica, Panamá hasta los países del oeste de Sudamérica (Bolivia, Perú, Ecuador, Venezuela)

**Especímenes estudiados:** **Bolivia:** Beni: Ballivián, Triunfo, Col. W. Terceros y R. Zabala, 14/07/1976, Det. M. L. Kawasaki 1992, PNUD/FAO/CDF/74/031 Inventariación y Manejo de Recursos Forestales (F 2033767, on-line). **Colombia:** Frontera colombo-ecuatoriana, selva hidrófila del Río San Miguel, márgenes del río entre los afluentes Bermeja y Conejo, Col. J. Cuatrecasas. 13/12/1940, COL 11050, Det. D.F. Bauer 1976 (F 1365303, on-line). **Ecuador:** **Napo:** Estación científica Yasuní, Río Tipitini, al noreoeste de la confluencia con el Río Tivacuno, este de la carretera Maxus, km 44, desvío hacia el pozo Tivacuno, S 00°38' y W 76°30', Col. K. Romoleroux y R. Foster, 22/10/1995, QCA 1873 (F 2164598, on-line). **Panamá:** Isla Barro Colorado, Zona del canal, Col. O. Shattuck, 05/11/1931, N° 340, Det. F. Baer 1976 (F 703073, on-line). Isla Barro Colorado, Zona del canal, Col. O. Shattuck, 10/01/1932, N° 703, Det. F. Baer 1976 (F 652612, on-line). **Perú:** **Loreto:** Ucayali, Orellana, Río Ucayali, Col. S. McDaniel 14139, 29/07/1970 (F 1727295, on-line). **Madre de Dios:** Parque Nacional Manu, Cocha Cashu, bosque en las vecindades del Lago Ox-Bow del Río Manu, entre Panagua y Tayakome, Col. W.A. Foster, H. Brokaw, M. Brokaw y R.B. Foster 3360, 17 al 24 de Agosto de 1974, Det. Gentry 1983 (F 1827053, on-line). **Venezuela:**

**Bolívar:** La Unión, Bajo Caura, Col. L. Williams 11264, 15/02/1939, Det. F. Baer 1976 (F 987084, on-line).

**Descripción:** Hojas simples, simétricas, notófilas a macrófilas, ovadas; ápice agudo acuminado y base obtusa redondeada, cordada o truncada, 8.1-24 cm de largo y 4.2-12.8 cm de ancho. Textura papirácea. Pecíolo normal y marginal, 4.1-8 cm de largo y 1 mm de ancho. Margen entero. Venación de primera categoría actinódroma basal, con 5 venas basales que divergen radialmente, venas agróficas simples. Venación de segunda categoría camptódroma, 6-8 pares de venas que emergen regularmente en ángulo agudo (40°-45°), irregularmente espaciadas y de recorrido uniformemente curvado. No presentan venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente opuesta y alterna, de curso sinuoso, emergiendo en ángulo obtuso o recto, de manera inconsistente. Venación de cuarta categoría percurrente alterna y opuesta. Venación de quinta categoría reticulada al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 5 o más lados, orientadas al azar. Venación última marginal ojalada completa.

**Tribu *Cochlospermeae*** Endl. 1840

**Género *Amoreuxia*** Moc. y Sesse ex DC. 1922

***Amoreuxia schiedeana*** (Cham.y Schltdl.) Planch. 1846

**(Figura A6.1 F y G)**

**Distribución:** México

**Especímenes estudiados:** **México:** Loc. Placeres, 400 m 07/08/1936, Det. Kew, Herbarium of Geo. B. Hinton N° 9057, Dep. of Botany, C.A., BH s/n Ithaca, USA.

**Descripción:** Hojas simples, palmadas, simétricas, micrófilas, elípticas, orbiculares o suborbiculares, 5.5 cm de largo y 5.2 cm de ancho 5-7 lóbulos, obovados, 2.2-2.8 cm de largo y 1.2-1.8 cm de ancho; ápice redondeado, termina con un apículo y base simétrica, obtusa y decurrente. Textura papirácea. Pecíolo levemente piloso, marginal. Lóbulos con margen serrado, dientes compuestos de tipo FL/CV, 1 o 2 dientes por vena secundaria y 3 a 5 dientes por cm; dientes de primer orden son asistidos por venas secundarias y los dientes de segundo orden son asistidos por ramificaciones de venas de segunda categoría, en ambos casos las venas entran en forma medial. A veces la bifurcación de la vena secundaria no finaliza en un diente de segundo orden sino que finaliza en el seno del diente. Venación de primera categoría actinódroma basal con 5 venas basales que divergen radialmente, sin venas agróficas. Venación de segunda categoría craspedódroma o semicraspedódroma, 10-11 pares de venas irregularmente espaciadas y curvadas, emergiendo en ángulo agudo (40°-50°) de manera no uniforme. Sin o con 1 o 2 venas intersecundarias simples. Venación de tercera categoría reticulada al azar o percurrente alterna, de curso recto o sinuoso, emergiendo en ángulo

obtusos. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venación de quinta categoría dicotomizada. Aréolas bien desarrolladas. Vénulas ramificadas 1 o 2 veces. La venación de mayor orden sexto o séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

**Género Cochlospermum** Kunth 1822

***Cochlospermum orinocense*** Steud 1840

**(Figura A6.1 H-J)**

**Sinónimos:** *Bombax orinocense* Kunth (basíonimo)

*Cochlospermum parkeri* Planch.

*Cochlospermum parvifolium* Planch.

*Cochlospermum wentii* Pulle

*Cochlospermum williamsii* MacBride

*Maximiliana orinocensis* (Kunth) Kuntze

*Maximiliana parkeri* (Planch.) Kuntze

*Maximiliana parvifolia* (Planch.) Kuntze

*Wittelsbachia orinocensis* (Kunth) Mart. y Zucc.

**Distribución:** En Panamá, Guyana, Venezuela, Brasil y Colombia (Harling y Sparre, 1973)

**Especímenes estudiados:** **Brasil:** Amazonas: Marráos, Loeo Pensador, selva secundaria no inundable, Ducke 526, 16/07/1937, Det. Poppendieck 1978 (F 902363, on line). **Colombia:**

**Guaviare:** Municipio San José del Guviare, serranía la Linolosa, 26/03/1996, R. Lopez, D. Giraldo-Cañas, M. Oidor y A. Pabón 1539-COL. **Antioquia:** Municipio San Luis, Corregimiento El Prodigio, Hacienda El Tigre, D. Giraldo-Cañas 993-COL. Turbo (Antioquia), Tapón del Darién, Col. E. Rentarías et al, 16/04/1985, Herbario Jardín Botánico "Joaquín Antonio Uribe" N° 3784 (COL 293717, on-line). **Perú:** **Manu:** Departamento Madre de Dios, Parque Nacional Manu, Río Manu, Pakitza, S 11° 56' y W 71° 16', Col. R. B. Foster 12216, 10/11/1986 (F 1977988, on-line). **Venezuela:** **Barinas:** Distrito Pedraza, límite este del Parque Nac. Sierra Nevada, Col. L. J. Dorr, G. Aymard, L.C. Barnett, N. Cuello y G.M. Diggs Jr. 16/04/1988, NY 4741 (MO 4363385, on-line). **Delta Amacuro:**

Departamento Tucupita 5-14 km Este de Los Castillos de Guayana, N8° 28-31' y W62° 17-22', Col. G. Davidse y A. C. González 28/03 1979 al 02/04/1979, N° 16282 (MO 2746573, on-line). **Amazonas:** Departamento Átuces, ruta al oeste de Puerto Ayacucho hacia El Burro, 56 km NE de Puerto Ayacucho, Col. T. Plowman y F. Guánchez, 28/04/1984, N° 13764 (F 1934030, on-line). Cerca de la desembocadura del raudal de Maipures, Puerto Ayacucho, Territorio Amazonas, Col L. Williams 5/1940, N° 13043 Poppendieck 1978 (F 1099404, on-line).

**Descripción:** Hojas compuestas, palmatisectas, simétricas, mesófilas a macrófilas, elípticas a ovadas, algunas orbiculares o suborbiculares; ápice obtuso redondeado y base obtusa, truncada o cordada, 10.4-15.1 cm de largo y 10.4-23.7 cm de ancho; 5-6 folíolos peciolados, simétricos, notófilos elípticos, ápice agudo acuminado y base simétrica, aguda y cuneada; margen entero; 10-10.8 cm. de largo y 4-5 cm. de ancho. Textura papirácea. Pecíolo normal, marginal, 8.4 cm de largo y 2 mm ancho. Venación de los folíolos: Venación de primera categoría pinnada, simple y recta, sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma-eucamptódroma, 13-18 pares de venas que emergen en ángulo agudo (60°-65°) de manera uniforme, irregularmente espaciadas y con recorrido uniformemente curvado. No presentan venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente alterna, de curso sinuoso, emergiendo en ángulo recto u obtuso, de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados, orientadas al azar. Las vénulas se ramifican 1 o 2 veces. La venación de mayor orden es séptima. Venación última marginal ojalada completa

*Cochlospermum tetraporum* Hallier 1913

(Figura A6.1 K-M)

**Sinónimos:** *Cochlospermum argentinense* (Speg.) Hauman

*Cochlospermum zahlbruckneri* Osterm.

*Maximiliana argentinensis* Speg.

*Maximiliana tetrapora* (Hallier f.) S.F. Blake.

**Distribución:** Provincias de Jujuy y Salta en Argentina. También en Bolivia.

**Especímenes estudiados:** **Bolivia:** **Santa Cruz:** Yanaigua, 30 Km. al oeste del límite con Paraguay, S 19° 42' y W 62° 06', Col. Al Gentry 75381, 29/10/1991, MO 4062307 (on line).

**Argentina:** **Jujuy:** A. L. Cabrera, S. Botta, C. Ezcurra, A.M. Raggonesi y M. Vázquez Avila, SI-29834. Tucumán, Villa Luján, Jardín origen Salta, A. Burkart, SI-29650. **Tucumán:** Jardín Botánico del Inst. Miguel Lillo, L. Sarzetti, PBP-1010.

**Descripción:** Hojas compuestas, palmatisectas, alternas, simétricas, mesófilas a macrófilas, ovadas; ápice agudo cuneado y base obtusa y cordada, 9.5-16.2 cm de largo y 10-17.5 cm de ancho; 5-9 folíolos, micrófilos a notófilos; oblongo-lanceolados; ápice agudo y base simétrica, aguda decurrente o cuneada, margen entero, no peciolados, 5-13 cm. largo y 1-4 cm. ancho. Textura papirácea. Pecíolo glabro, marginal, muy largo 5-20 cm largo y 2 mm ancho.. Venación de los folíolos: Venación de primera categoría pinnada, simple y recta, sin venas agróficas. Venación de segunda categoría camptódroma, 10-13 pares de venas que emergen de manera uniforme en ángulo agudo (55°-60°), irregularmente espaciadas, y con recorrido

uniformemente curvado. Ninguna o 1 vena intersecundaria simple por área intercostal. Venación de tercera categoría percurrente, alterna u opuesta, de curso sinuoso, emergiendo en ángulo recto u obtuso. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4 o 5 lados, distribuidas al azar. Vénulas ramificadas 1 o 2 veces. La venación de mayor orden séptima. Venación última marginal ojalada completa.

*Cochlospermum vitifolium* (Willd) Spreng. 1827

(Figura A6.1 N-P)

**Sinónimos:** *Bombax vitifolium* Willd.  
*Cochlospermum codinae* Eichler  
*Cochlospermum hibiscoides* Kunth  
*Cochlospermum luetzelburgii* Pilg.  
*Cochlospermum serratifolium* Moc. y Sesse ex DC.  
*Cochlospermum triphyllum* S.F.Blake  
*Lachnocistus utilis* Duchass. e Planch.  
*Maximiliana hibiscoides* (Kunth) Kuntze  
*Maximiliana triphylla* S.F.Blake  
*Maximiliana vitifolia* (Willd.) Krug y Urb.  
*Wittelsbachia vitifolia* (Willd.) Mart. y Zucc.

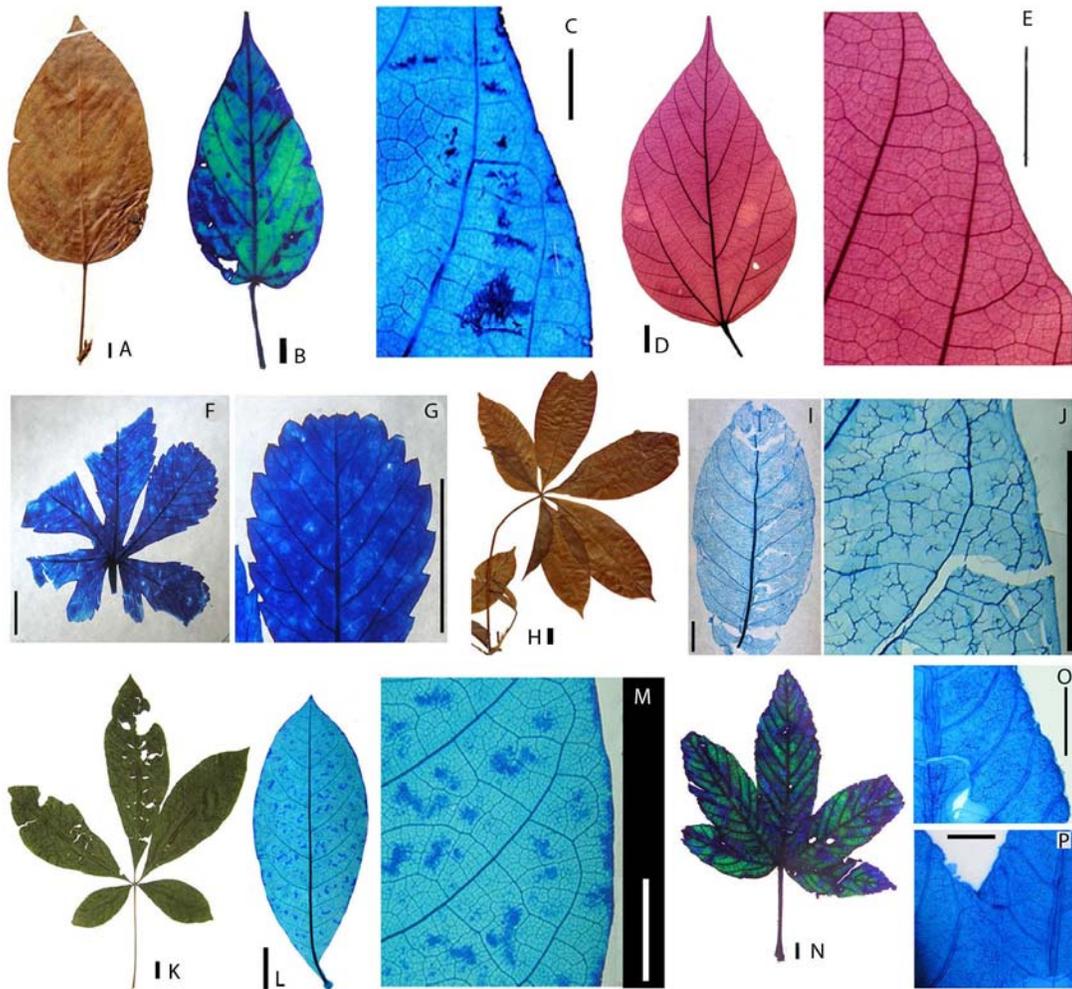
**Distribución:** **En América del Norte:** México en los siguientes estados: San Luis, Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Veracruz, Campeche, Chiapas y Yucatán. **En América Central:** Belice, Costa Rica, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá, e islas del Caribe. **En América del sur:** Guyana, Suriname, Venezuela, Noreste de Brasil, Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú.

**Especímenes estudiados:** **Colombia:** **Meta:** Reserva La Cavena, Río Guayabero, 4 km al SO de El Refugio, bosque en galería, 26-28/10/1976, R. Starr 102-COL. Santa Rosa, cerca de Barranquilla, Col. A. Dugand, 12 al 19 Nov 1932, Det. Poppendieck 1978, Y 22539 (F 685447, on-line). Río Guaviare, San José del Guaviare, Col. J. Cuatrecasas, 03/11/1939, COL 7385, (F 1326080, on-line). **Magdalena:** Chengue, Parque Nacional Taryona, Col Neovis de López, 29/12/1974, Herbario Universidad Magdalena 811, COL 217899 (on-line). Santa Marta, Col. H. H. Smith 1898-1901, N° 830, Det. Poppendieck 1978 (F 137828, on-line). **Costa Rica:** **Guanacaste:** Vecindades de Cañas, entre Santa Cruz y Playa Tamarindo, Col. Daubenmire 492, 01/01/1970 (F 1698663, on-line). **Cuba:** **Santa Clara:** Soledad, cultivada como *Maximiliana vitifolia*, col. 03/1929, Harvard Bot. Garden, BH 12315. **México:** **Veracruz:** Cerca de Zapote Bobal, Tenosique, Col. J. I. Calzada y J. Apellano 2239, 12/03/1976, det. L.

I. Nevling Jr., N° Rec. Inf. 20507, MEXU-COCHLO01001 (F 1819716, on-line). Fortuño, Río Coatzacoalcos, Col. L. Williams 8294 (F 896489, on-line). Cultivated Plants of Florida, Homestead Exp. Station, Col. Marin Euff Sheehan, 10/1955, BH s/n.

**Descripción:** Hojas simples, palmadas, simétricas, mesófilas a macrófilas, ovadas, 18.4-22.8 cm de largo y 8.5-29 cm de ancho; 3-7 lóbulos, ápice agudo acuminado y base simétrica, obtusa y cordada, 12.5 cm de largo y 15 cm de ancho. Textura papirácea. Pecíolo normal, marginal, muy largo 63-74 mm largo y 2 mm ancho. Lóbulos con margen serrado; dientes simples y compuestos, ambos tipo cóncavo/convexo, 2-3 dientes por vena secundaria, pero el número de dientes disminuye hacia el ápice del folíolo a uno por vena secundaria, dispuestos irregularmente y separados por senos redondeados; la venación de los dientes principales es una continuación directa de una vena secundaria que entra al diente excéntricamente por el lado basal terminando en el ápice y la venación de los dientes de segundo orden es una bifurcación de una vena secundaria que entra al diente de manera excéntrica. Venación de primera categoría actinódroma, con 5 a 7 venas basales, sin venas agróficas. Venación de segunda categoría craspedódroma, 14-16 pares de venas que emergen en ángulo agudo (40°-45°) de manera uniforme, regularmente espaciadas y uniformemente curvadas,. No presentan venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente alterna, de curso sinuoso, emergiendo en ángulo recto u obtuso, de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, con 4-5 lados, orientadas al azar. Las vénulas están ramificadas una o dos veces. La venación de mayor orden séptimo u octavo. Venación última marginal ojalada completa formando una vena fimbrial.

**Figura A6.1: A, *Bixa arborea***, Plantas da Amazonia N° 831 (F 1253821, on-line). **B-C, *Bixa orellana***. **B**, BH s/n, Ives Mexia 6435, Vista general de hoja diafanizada. **C**, SI-1180, Detalle de venación de alto orden. **D-E, *Bixa urucurana***, **D** 987084, on-line. **F**, vista general de hoja. **E**, Detalle de venación de alto orden. **F-G, *Amourexia schiedeana***, BH 9057, Ithaca USA. **A**, Vista general de hoja diafanizada. **B**, Detalle de venación de alto orden. Obsérvese los dientes de primer y segundo orden. **H-J, *Cochlopermum orinocense***. **H**, NY 4741 (MO 4363385, on-line), vista general de una hoja palmaticompuesta con 6 folíolos. **I**, COL-1539, vista general de un folíolo diafanizado. **J**, COL-1539, detalle de venación de alto orden. **K-M, *Cochlopermum tetraporum***. **K**, SI-29834, Vista general de un folíolo diafanizado. **L**, PBP-1010, Vista general de hoja palmaticompuesta con 5 folíolos. **M**, SI-29834, Detalle de venación de alto orden. **N-P, *Cochlopermum vitifolium***, Starr 102 (COL). **N**, Vista general de hoja diafanizada. **O**, Detalle de venación de alto orden. **P**, detalle de venación en la base de un lóbulo. Escalas: **A, B, D, F, G, H, I, J, K, L, N** 1cm; **C, M, O, P** 0,5 cm





## CAPÍTULO 7

## CASUARINACEAE

## CAPITULO 7

### CASUARINACEAE

#### 7.1. Introducción

Casuarinaceae es una pequeña familia que incluye aproximadamente 95 especies en 4 géneros: *Casuarina* Rumph. ex L. 1759 (17 spp.), *Allocasuarina* L. A. S. Johnson 1982 (58 spp.), *Gymnostoma* L. A. S. Johnson 1980 (18 spp.) y *Ceuthostoma* L. A. S. Johnson 1988 (2 spp.) (Wilson y Johnson, 1989). Originalmente las Casuarinaceae incluían sólo al género *Casuarina* pero por numerosos estudios morfológicos se las separó en los 4 géneros mencionados. Recientes estudios moleculares sostienen esta división (Steane *et al.*, 2003).

Es una familia subtropical, distribuida principalmente en Australia (con 3 géneros y 66 especies), Islas del Pacífico, Nueva Caledonia, Malasia y SE de Asia (Coetzee y Muller, 1984; Wilson y Johnson, 1989; Figura 7.1).

El hábito de la familia es principalmente arbóreo, aunque varias especies son arbustivas, siempre verdes, fácilmente reconocibles entre las angiospermas debido a sus características morfológicas, tanto vegetativas como reproductivas. Los caracteres más notables son las ramas articuladas parecidas a agujas que presentan crestas longitudinales equisetoides (llamadas filicnias) separadas por surcos, las hojas extremadamente reducidas escumiformes que se encuentran dispuestas en verticilos en los nudos de los tallos, y las flores que son unisexuales formando las masculinas espigas en los extremos de las ramas y las femeninas “conos” globulares u ovoides que a la madurez son leñosos (Wilson y Johnson, 1989; Watson y Dallwitz, 1992). El fruto es una pequeña sámara, encerrada entre las dos brácteas de la flor femenina que se lignifican y se abren cuando el fruto esta maduro.

#### 7.2. El registro fósil

Aunque en la actualidad la familia está restringida a la región de Malasia-Australia-Melanesia, el registro fósil indica que tuvo una amplia distribución gondwánica a comienzos del Cenozoico.

Los megafósiles de Casuarinaceae han sido encontrados en depósitos del Paleógeno y Neógeno de Australia (Christophel, 1980; Hill, 1990; Christophel *et al.*, 1992; Scriven y Hill, 1995; Guerin y Hill, 2003), en el Mioceno de Nueva Zelanda (Campbell y Holden, 1984; Pole, 1989, 1993) y en el Eoceno de América del Sur (Frenguelli, 1943; Zamaloa, 1993; Wilf *et al.*, 2003 y 2005). El polen fósil con afinidad a Casuarinaceae ha sido registrado desde el

Paleoceno al Mioceno en Australia, Nueva Zelanda, Océano Índico, Sudamérica, Sur de África, la península Antártica y del Mar de Ross (Johnson y Wilson, 1989; Truswell, 1990). En Sudamérica, el registro palinológico está restringido a Patagonia (Argentina y Chile), desde comienzos del Paleoceno al Eoceno (Figura 7.2). Los granos de polen del Paleoceno asignados a la especie fósil *Haloragacidites harrisii* (Couper) Harris han sido encontrados en el sudeste de la provincia de Chubut (Archangelsky, 1973; Zamaloa y Andreis, 1995) y en Chile central (Doubinger, 1972). Este tipo de polen también fue hallado en depósitos del Eoceno del centro y centro-sur de Chile (Doubinger, 1972; Doubinger y Chotin, 1975; Palma Heldt, 1980; Troncoso y Barrera, 1980).

Los primeros megafósiles de Casuarinaceae para Sudamérica fueron descritos por Frenguelli (1943). Consisten en una rama fértil con 4 infrutescencias colectada en la localidad de Laguna del Hunco. Frenguelli asignó este material a *Casuarina patagonica*. Posteriormente varios autores (Christophel, 1980), aunque sin una reinvestigación detallada, lo consideraron afín a *Gymnostoma*. Sin embargo, Hill y Carpenter (1991) creen que *C. patagonica* no muestra afinidades con *Gymnostoma*. Posteriormente, Romero y Zamaloa colectaron material adicional de la misma localidad que representa una especie diferente de Casuarinaceae (Zamaloa, 1993; Hill, 1994). Nuevos descubrimientos en varias localidades en Laguna del Hunco incluyen megafósiles diversos y abundantes todos referibles al género *Gymnostoma*. Estos fueron mencionados brevemente con anterioridad (Wilf *et al.*, 2003; Gandolfo *et al.*, 2004).

La distribución de las Casuarinaceae en el pasado y la comparación de su registro fósil con los representantes vivientes han sido ampliamente utilizados como base para explicar diversos escenarios fitogeográficos y evolutivos, en los cuales el registro de Patagonia ha tenido un rol fundamental (Romero, 1978, 1986 y 1993; Christophel, 1980; Campbell y Holden, 1984; Coetze y Muller, 1984; Hill y Carpenter, 1991; Hill, 1994; Scriven y Hill, 1995; Guerin y Hill, 2003), lo que destaca la importancia de la revisión del material de Frenguelli y de los nuevos hallazgos a la luz de la bibliografía reciente.

En Laguna del Hunco se reconocieron 25 infrutescencias (14 de las cuales se encuentran conectadas con ramas); 14 ejemplares de ramas vegetativas y una rama con 3 inflorescencias masculinas conectadas. La mayor parte de los fósiles se encuentran preservados como improntas, aunque algunos son compresiones sobre los que se extrajo materia orgánica mediante técnica de peel. Sobre las improntas que presentaron relieves bien marcados se realizó transferencia a goma de silicona (Dow Corning, RTV 3497) para su observación al microscopio electrónico de barrido (MEB).

### **7.3. Taxonomía**

Tanto Cronquist (1981, 1988) como Thorne (1992) ubican a la familia como único integrante del orden Casuarinales (Tabla 7.4). Sin embargo, el APG II (Angiosperm Phylogeny Group, 2003) la coloca en el clado Eurosideas I, dentro del orden Fagales que también incluye a las familias Betulaceae, Fagaceae, Juglandaceae, Myricaceae, Nothofagaceae, Rhoipteleaceae y Ticodendraceae. Casuarinaceae es considerada monofilética por presentar los siguientes caracteres sinapomórficos: ramitas delgadas, verdes y surcadas, raíces con nódulos que contienen bacterias fijadoras de nitrógeno, hojas verticiladas en grupos de 4 a 20, simples, escamosas, más o menos fusionadas formando una vaina dentada en cada nudo, 1 estambre, óvulos con dos tegumentos, y sámaras asociadas a bracteolas leñosas en estructuras que semejan conos (Judd *et al.*, 2002).

**Tabla 7.1:** POSICIÓN TAXONÓMICA DE LA FAMILIA CASUARINACEAE SEGÚN DIFERENTES ESQUEMAS DE CLASIFICACIÓN.

<b>Cronquist, 1981 y 1988</b>	<b>Thorne, 1992</b>	<b>APG II, 2003</b>
División Magnoliophita	División Magnoliophita	Angiospermas
Clase Magnoliopsida Subclase Hamamelidae	Clase Magnoliopsida Subclase Magnoliidae Superorden Rosanae	Eudicotiledóneas Rosideas Eurosideas I
Orden Casuarinales	Orden Casuarinales	Orden Fagales
Familia Casuarinaceae	Familia Casuarinaceae	Familia Casuarinaceae

La separación de los 4 géneros (*Allocasuarina*, *Casuarina*, *Ceuthostoma* y *Gymnostoma*) se basa en caracteres morfológicos (Figura 7.7) e incluyen diferencias en los tallos (con surcos poco profundos y abiertos vs. profundos y estrechos), número de dientes por verticilo, forma de las brácteas en los “conos” carpelados, color de los frutos y el número cromosómico (Johnson y Wilson, 1989 y 1993). Los trabajos de Johnson (1980, 1988), Johnson y Wilson (1989) y Wilson y Johnson (1989) no sólo proveen un buen tratamiento taxonómico para los rangos inferiores al nivel de familia sino que son los aceptados por la comunidad científica, por lo que se siguen en este trabajo.

### **7.4. Descripciones sistemáticas**

En este capítulo se realiza una revisión del material tipo de *Gymnostoma patagonicum* (Frenguelli) y se describen dos nuevas especies fósiles de *Gymnostoma* representadas por

infrutescencias. Se describen, además, una inflorescencia masculina con polen preservado *in situ* y ramas vegetativas dispersas asignadas al mencionado género. Se establecen comparaciones entre los fósiles de Patagonia y la región australiana, y con algunas especies actuales de Casuarinaceae. Por último se presenta una clave para separar las especies fósiles de infrutescencias halladas en Patagonia.

**Superorden Casuarinanae (Lindl.) Takht. ex Reveal y Doweld 1999**

**Orden Casuarinales Lindl., Nix. Pl. 1833.**

**Familia Casuarinaceae R. Br. in Flinders 1814**

**Subfamilia Casuarinoideae J. Williams in Balf. 1855 (Casuarineae).**

**Tribu Casuarineae Colla 1830**

**Género *Gymnostoma* L. A. S. Johnson 1980**

***Gymnostoma patagonicum* (Frenguelli) Zamalao**

**(Figura 7.3)**

**Sinónimos:** *Casuarina patagonica* Frenguelli 1943 (Lámina I, Figuras 1-2; mostrado en la Figura 7.3, A y B).

**Holotipo:** LPPb-20415 (Figura 7.3 A y B).

**Localidad del Holotipo:** Laguna del Hunco, Noroeste de la Provincia del Chubut, Argentina.

**Paratipo:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina: Localidad 6: MPEF-Pb-Cz-1461 (Figura 7.3, C).

**Edad y estratigrafía:** Eoceno Inferior, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Descripción:** Artículos de las ramillas con 4 crestas longitudinales prominentes (filicnias) y surcos amplios, los que alternan regularmente en los nudos sucesivos. Artículos de 0.8–0.9 cm de largo y 0.1–0.2 cm de ancho. Cuatro hojas por verticilo, hojas con ápices agudos. Infrutescencias dispuestas espiraladamente, unidas a ramillas por fuertes pedúnculos axilares que emergen del eje en ángulo agudo; pedúnculos de alrededor de 0.6 cm de largo y 0.2 cm. de ancho. Frutos agregados en “conos” cortos, cilíndricos, de 0.9–1.0 cm de largo y 0.75–0.8 cm de ancho, relación largo/ancho 1:2; 6 a 7 verticilos de unidades fértiles por cono. Frutos con brácteas conspicuas que se expanden lateralmente, más anchas que altas, estriadas longitudinalmente, y dispuestas en verticilos de 4. Bracteolas estriadas, subtriangulares y con ápices amplios-redondeados, levemente exsertas del cuerpo de la infrutescencia en ángulos de 90°.

**Comentarios:** El holotipo (Figura 7.3, A y B) es una impronta de una rama reproductiva, que consiste de 6 artículos y nudos, 4 de ellos sostienen infrutescencias (Figura 7.3, A). Las filicias pronunciadas de los artículos están separados por amplios surcos, indicando que los artículos fueron cuadrangulares en sección transversal (Figura 7.3, B). Las brácteas de las infrutescencias son conspicuas (aparentemente leñosas) y anchas, y cada bráctea tiene dos expansiones laterales; cada expansión tiene dos lóbulos, superior e inferior, los cuales difieren en morfología y tamaño (Figura 7.3, B). El lóbulo superior es más largo y el inferior es más redondeado. Las bases de las brácteas son rectas. Las bracteolas están abiertas en los  $\frac{3}{4}$  de su largo.

La descripción original de Frenguelli (1943) es detallada y coincidente con nuestras observaciones, excepto por el largo de los artículos que resultaron ser un poco más largos que los medidos por Frenguelli (0.7–0.8 cm. en la descripción original). Sin embargo, como las infrutescencias se superponen levemente al tallo, estas medidas dependen de una apreciación subjetiva de la posición exacta de los nudos.

Frenguelli interpretó que el tallo era de sección circular y explicó su “apariencia” cuadrangular como resultado del proceso de compresión; no obstante, una sección cuadrangular parece explicar mejor la morfología observada, como fue sugerido por Christophel (1980). Frenguelli describió la infrutescencia como formada por verticilos de 7 frutos, sin embargo es claro que la posición alternada de los frutos está indicando la presencia de dos verticilos sucesivos de 4 elementos en lugar de uno como lo interpretó Frenguelli.

Entre los materiales recientemente colectados, sólo uno corresponde a *G. patagonicum*. Este espécimen (MPEF-Pb-Cz-1461) probablemente sea una infrutescencia inmadura, ya que es más pequeña y las bracteolas están más cerradas (Figura 7.3, C).

*G. patagonicum* se caracteriza por las bracteolas redondeadas y levemente excertas (sensu Dilcher *et al.*, 1990), y brácteas anchas y conspicuas.

### *Gymnostoma archangelskyi* Zamaló et Romero

#### (Figura 7.4)

**Holotipo:** FCENCBPB 168 (Figuras 7.4, A, B, C y G)

**Localidad del Holotipo:** Laguna del Hunco, Noroeste de la Provincia del Chubut, Argentina.

**Paratipos:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina: Localidad 6: MPEF-Pb-Cz-1459, 1464, 1470. Localidad 22:

MPEF-Pb-Cz-977. Localidad 25: MPEF-Pb-Cz-1457.

**Edad y estratigrafía:** Eoceno Inferior, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Etimología:** Dedicada al Dr. Sergio Archangelsky, prestigioso paleobotánico argentino, por sus muchas contribuciones al campo de la especialidad.

**Material adicional estudiado:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina (las coordenadas geográficas exactas para cada localidad están dadas Wilf *et al.*, 2003): Localidad 6: MPEF-Pb-Cz-1458, 1460, 1462, 1473, 1474. MPEF-Pb-Cz-1468 (nivel estratigráfico desconocido).

**Repositorio:** El holotipo está depositado en el Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina

**Descripción:** Artículos de 0.5-0.65 cm. de largo y 0.12-0.25 cm. de ancho; hojas en verticilos de cuatro, con ápices agudos. Infrutescencias unidas a las ramitas por pedúnculos axilares de 0.2-0.7 cm. de largo y 0.2 cm. de ancho, que emergen del eje en ángulo agudo. Infrutescencia cilíndrica, 1.2-1.5 cm. de largo y 0.9-1.1 cm. de ancho, relación largo/ancho 1.3-1.5, 8-9 verticilos por cono (Figura 7.4, A, D, E, F, H, I, J y K). Frutos con brácteas conspicuas, expandidas lateralmente, más anchas que altas, estriadas longitudinalmente, cuatro brácteas por verticilo. Bracteolas estriadas longitudinalmente, subtriangulares, ápices redondeados, moderadamente exsertas en ángulos de 90° del cuerpo de la infrutescencia.

**Comentarios:** El holotipo consiste de una rama fértil que porta tres conos dispuestos sobre diferentes nudos (Figura 7.4, A). Las brácteas son conspicuas, indicando su naturaleza leñosa; son anchas y tienen dos expansiones laterales, cada expansión lateral tiene dos lóbulos largos y delgados de tamaño similar (Figura 7.4, B). La base de la bráctea es cóncava y exhibe una constricción central, dando a la bráctea la apariencia de una “mariposa” (Figura 7.4, C). Las bracteolas están completamente separadas entre ellas y están algo abiertas. Los conos muestran tres o cuatro verticilos de valvas alternadas, cada verticilo aparentemente formado por cuatro unidades fértiles. Las hojas se disponen en verticilos de cuatro, aunque sólo una o dos son visibles en cada nudo (Figuras 7.4, A y G). Se observan sólo dos prominentes filicnias adyacentes a sendos surcos amplios lo que lleva a interpretar que las ramitas eran cuadrangulares en sección transversal (Figuras 7.4, A, D, E y G).

Durante los trabajos de campo recientes (Wilf *et al.*, 2005), se colectaron unos 15 especímenes asignables a *G. archangelskyi*. Este tipo de cono es el más abundante en los sedimentos de Laguna del Hunco. Todos los conos muestran similitud de tamaño, grado de exserción y forma de las bracteolas, número de verticilos por cono y características de las

ramitas portadoras. La única variación observada es el largo del pedúnculo, el cual varía de 0.2-0.7 cm.

Dos conos aislados (Figuras 7.4, J y K), mostraron mayor diferencia en el largo (1.6-1.7 cm.) y en la relación largo/ancho (1:6); por lo cual no fueron considerados en la diagnosis de *G. archangelskyi*. Estos especímenes pueden representar los conos más largos de *G. archangelskyi* o pueden pertenecer a una especie diferente.

### ***Gymnostoma argentinum* Zamaloa et Gandolfo**

#### **(Figura 7.5)**

**Holotipo:** MPEF-Pb-Cz-1472 A y B (Localidad 2, Wilf *et al.*, 2003) (Figura 7.5, A-F).

**Paratipo:** MPEF-Pb-Cz-1456 (nivel estratigráfico desconocido) (Figura 7.5, G y H).

**Localidad del tipo:** Laguna del Hunco, Noroeste de la Provincia del Chubut, Argentina.

**Edad y estratigrafía:** Eoceno Inferior, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Etimología:** del latín, “de Argentina”.

**Repositorio:** Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Provincia del Chubut, Argentina.

**Descripción:** Artículos de aproximadamente 0.5 cm. de largo y 0.12 cm. de ancho; hojas en verticilos aparentemente de 4 (una o dos visibles), hojas con ápices agudos. Infrutescencias globosas, de 0.95-1.25 cm. de largo y 0.9-1.1 cm. de ancho, relación largo/ancho 1:1; seis a siete verticilos por cono, y aparentemente cuatro unidades por verticilo. Brácteas estriadas longitudinalmente y más anchas que altas, bracteolas estriadas de contorno triangular alargado y con ápices agudos, altamente exsertas del cuerpo de la infrutescencia.

**Comentarios:** El material tipo consiste de una impresión/compresión y su contraparte, de una infrutescencia cortamente pedunculada en conexión orgánica con una ramita, la cual sostiene verticilos de, aparentemente, cuatro hojas cada uno. Los artículos tienen amplios surcos y probablemente sean de sección cuadrangular (Figura 7.5, D). Las bracteolas son relativamente largas comparadas con las otras especies de Patagonia (Figuras 7.5, B y C). Esta especie es la única de Patagonia con bractéolas altamente exsertas.

### Inflorescencia masculina de *Gymnostoma* sp.

#### **(Figuras 7.6 A-D)**

**Material estudiado:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina: Localidad 6: MPEF-Pb-Cz-1467.

**Descripción:** Este espécimen consiste en un fragmento de ramita distintiva, de forma

irregular, con abundante material orgánico sobre su superficie. La ramita está dividida y tiene tres ápices. En la porción inferior de la ramita, se advierten claramente cuatro dientes en cada verticilo. El largo de los artículos disminuye desde la base hacia el ápice (0.25 - 0.15 cm.; Figura 7.6, A). En la base de los artículos distales se observan pequeñas compresiones globosas, de las cuales se recuperaron másulas de polen (Figura 7.6, B). Los granos de polen son triangulares, triplicados e irregularmente escarbados, del tipo *Haloragacidites barisii* (Figura 7.6, C y D).

Este espécimen es interpretado como una ramita con tres inflorescencias masculinas terminales compuestas de flores cerradas (Figura 7.6, A), y las másulas de granos de polen serían parte del contenido de las anteras inmaduras.

**Comentarios:** La asignación de estas inflorescencias masculinas a *Gymnostoma* está basada en su conexión orgánica con ramitas de afinidad indudable a *Gymnostoma* y en su exomorfología coincidente con las inflorescencias del género. Además, su íntima asociación con infrutescencias femeninas de *Gymnostoma* (*G. patagonicum* y *G. archangelskyi*) y abundantes ramas vegetativas asignadas al mismo género halladas en los mismos niveles estratigráficos (Localidad 6) refuerzan su ubicación taxonómica dentro del género.

#### Follaje disperso de *Gymnostoma* sp.

##### (Figuras 7.6, E-I)

**Material estudiado:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina: Localidad 6: MPEF-Pb-Cz-1465, 1466, 1475, 1476, 1477, 1478, 1479, 1480, 1481, 1482, 1483, 1485 y 1486; Localidad 22: MPEF-Pb-Cz-1484.

**Descripción:** Ramitas con artículos de 0.15 (0.33) 0.8 cm. de largo y 0.04 (0.05) 0.07 cm. de ancho; prominentes filicnias separadas por surcos profundos, con sección transversal probablemente cuadrangular. Dientes de 0.04 (0.08) 0.12 cm. de largo y 0.02 (0.04) 0.06 cm. de ancho, con ápice agudo y lados levemente convexos. Hojas en verticilos de cuatro.

**Observaciones:** Todas las ramitas estudiadas son morfológicamente homogéneas, sólo un espécimen (MPEF-Pb-Cz-1480) es ligeramente diferente ya que sus artículos son más anchos (superiores a 0.11 cm.) y sus dientes son más largos (cerca de 0.16 (0.18) 0.22 cm.). Las hojas dispuestas en verticilos de cuatro son evidenciadas cuando las ramas se preservan desarticuladas y los dientes están libres (Figura 7.6, H). Varias ramitas tienen brotes axilares o laterales ovoides elongados (Figura 7.6, H). Estas estructuras podrían representar ramitas jóvenes en desarrollo o flores femeninas inmaduras, tales como las ilustradas por Guerin y Hill

(2003, Fig.2, A).

**Comentarios:** El follaje vegetativo disperso fue colectado en las mismas localidades y niveles estratigráficos que las ramitas reproductivas. Comparten los caracteres de *Gymnostoma*, sin embargo, no se puede ubicar ninguna ramita dispersa dentro de una especie en particular de ramita fértil descrita en este trabajo. Por lo tanto, se los designa como *Gymnostoma* sp.

**Tabla 7.2:** CARACTERES DISTINTIVOS DE LAS ESPECIES FÓSILES SUDAMERICANAS DE *GYMNOSTOMA*.

Especies Patagónicas	Infrutescencias							Artículos en conexión		
	Posición	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo/ancho	Exerción bractéola	Forma bractéola	Verticilos por cono	Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo/ancho
<i>G. patagonicum</i>	lateral	0.9-1	0.75-0.8	1.2	leve	redondeada	6-7	0.8-0.9	0.1-0.2	5.7
<i>G. archangelskyi</i>	lateral	1.2-1.5	0.9-1.1	1.3-1.5	media	triangular redondeada	8-9	0.5-0.65	0.12-0.25	3.1
<i>G. argentinum</i>	lateral	0.95-1.25	0.9-1.1	1.1	alta	triangular aguda	6-7	0.5	0.12	4.2

### 7.5. Discusión

A partir del reconocimiento de cuatro géneros en las Casuarinaceae han sido publicados una serie de trabajos tendientes a establecer las diferencias entre los mismos y sus especies (Johnson, 1980, 1982 y 1988; Wilson y Johnson, 1989; Dilcher *et al.*, 1990; Scriven y Christophel, 1990; Scriven y Hill, 1995). En varios, los autores analizaron y sistematizaron los caracteres morfológicos reproductivos y vegetativos de las especies modernas; otros tuvieron como principal objetivo proveer información para interpretar el registro fósil de la familia y sus relaciones filogenéticas. Estos trabajos enfatizaron la importancia de los caracteres cuticulares, especialmente de los estomas, para distinguir géneros y especies. Desafortunadamente los especímenes de Patagonia carecen de cutículas, sin embargo se observaron otros caracteres relevantes como la exomorfología de los órganos reproductivos y de las ramas portadoras.

En particular los trabajos de Dilcher *et al.* (1990) y Scriven y Hill (1995) proveyeron listas de los caracteres morfológicos que pueden ser aplicados a los fósiles, permitiendo de esta manera la distinción a nivel genérico. Estas características incluyen el número de dientes (hojas) por verticilo, la forma de las ramitas en sección transversal, la posición de las infrutescencias, la naturaleza y tamaño de las brácteas, el grado de exerción de las bracteolas y su ángulo de protrusión.

El género *Gymnostoma* se caracteriza por presentar ramitas con sección transversal cuadrada y hojas en verticilos de cuatro (Figura 7.7), las inflorescencias masculinas pueden ser simples o compuestas y se disponen sobre ramas similares a las vegetativas, las inflorescencias femeninas se encuentran sobre ramitas cortas o alargadas similares a las vegetativas, tienen 4 brácteas por verticilo, las cuales son conspicuas y están expandidas lateralmente, siendo más anchas que altas, y las bractéolas son excertas, y se proyectan en ángulos de 90° del eje principal del cono (Wilson y Johnson, 1989; Dilcher *et al.*, 1990; Scriven y Hill, 1995).

*Gymnostoma* es un género tropical con 18 especies registradas en Malasia, Fiji, Nueva Caledonia y noreste de Australia, con sólo una especie endémica de Australia. Morfológicamente *Gymnostoma* es considerado el género más primitivo de la familia y puede ser fácilmente separado de los otros tres géneros por los caracteres antes mencionados (Johnson y Wilson, 1989). Los datos moleculares también apoyan esta hipótesis, ubicando a *Gymnostoma* como el género más basal dentro de la familia y grupo hermano del clado formado por *Centhostoma* + *Casuarina* + *Allocauarina* (Steane *et al.*, 2003).

Todos los representantes fósiles de Casuarinaceae colectados en Laguna del Hunco tienen artículos cuadrangulares y hojas en verticilos de cuatro, con infrutescencias que portan cuatro brácteas por verticilo, brácteas conspicuas expandidas lateralmente y bracteolas que se proyectan en ángulos de 90°. De acuerdo a Johnson (1980) y Dilcher *et al.* (1990) estos caracteres definen *Gymnostoma*, y pueden ser considerados como sinapomorfias para el género; por lo tanto todos los fósiles pueden ubicarse con alto grado de certeza dentro de éste género. La única diferencia encontrada es la posición de la inflorescencia femenina, la cual es lateral en todos los fósiles patagónicos y en sólo una de las especies vivientes (*Gymnostoma* sp. A en Dilcher *et al.*, 1990) y terminal en el resto de las especies vivientes.

Las infrutescencias encontradas en Patagonia forman tres grupos homogéneos que difieren en el tamaño, forma y en la relación largo/ancho de los conos, la forma de las bracteolas y en su grado de excerción, y en el largo de los artículos de las ramitas encontradas en conexión orgánica con los conos. Estas diferencias permiten caracterizar tres especies (Tabla 7.2).

**7.6. Clave para separar las especies fósiles (infrutescencias) de Patagonia**

- A.** Infrutescencia con 6 a 7 verticilos ..... **B**
- B.** Bractéolas redondeadas con excerción leve..... *G. patagonicum*
- BB.** Bracteolas triangulares agudas con excerción alta..... *G. argentinum*
- AA.** Infrutescencia con 8 a 9 verticilos..... *G. archangelskyi*

### 7.7 Comparación con especies fósiles y vivientes

Los fósiles más relevantes de Casuarinaceae descritos hasta ahora, colectados de la región de Australasia, han sido reconocidos como representantes de *Gymnostoma* (Scriven y Hill, 1995). Sin embargo, sólo dos especies, *G. antiquum* Scriven y Hill 1995 y *G. tasmanianum* Guerin y Hill 2003, tienen diagnosis válidas, las cuales están basadas principalmente en caracteres cuticulares. Scriven y Hill (1995) han discutido los fósiles de Casuarinaceae previamente mencionados en la literatura y descartaron varios de ellos por carecer de suficientes datos morfológicos o porque estaban pobremente preservados. Entre los restantes taxones, consideraremos para las comparaciones a *Casuarina stellata* Campbell y Holden 1984 y *C. avenaceae* Campbell y Holden 1984.

*G. antiquum*, del Paleoceno tardío de Nueva Gales del Sur, Australia, está basado en compresiones, algunas con cutícula preservada, halladas en una matriz arcillosa. Aunque estos órganos no se hallaron en conexión orgánica, Scriven y Hill (1995) concluyen que “los artículos de ramitas vegetativas y una infrutescencia madura se confirman como pertenecientes a la misma especie por la similitud de caracteres cuticulares entre las ramitas y el pedúnculo de la infrutescencia”. En el mismo trabajo, estos autores compararon *G. patagonicum* con *G. antiquum*, encontrando que las especies difieren en el tamaño y forma de las infrutescencias, y por lo tanto no son conspecíficas. La reexaminación personal de los materiales de Frenguelli y de nuevos materiales de *G. patagonicum* apoyan tal conclusión. Los conos de *G. antiquum* y *G. archangleskyi* son sólo similares en el tamaño y la morfología general, mientras que los de *G. argentinum* tienen bractéolas más excertas que *G. antiquum*.

*G. tasmanianum*, del Oligoceno temprano de Tasmania, es un “material que está orgánicamente preservado en tres dimensiones” (Guerin y Hill, 2003). Las inflorescencias masculinas están unidas a los artículos, los cuales son idénticos a los de las ramas vegetativas estériles y ninguna de las pocas infrutescencias halladas está en conexión orgánica con los artículos. Dado que los artículos son abundantes en el yacimiento fosilífero y todos pertenecen a la misma especie, los autores consideraron que todos los restos probablemente pertenezcan a la misma especie. *G. tasmanianum* tiene bracteolas altamente excertas por lo tanto es únicamente comparable con *G. argentinum*. Estas dos especies se diferencian por presentar conos y artículos de distintas dimensiones: *G. tasmanianum* tiene conos y artículos mas pequeños que *G. argentinum*.

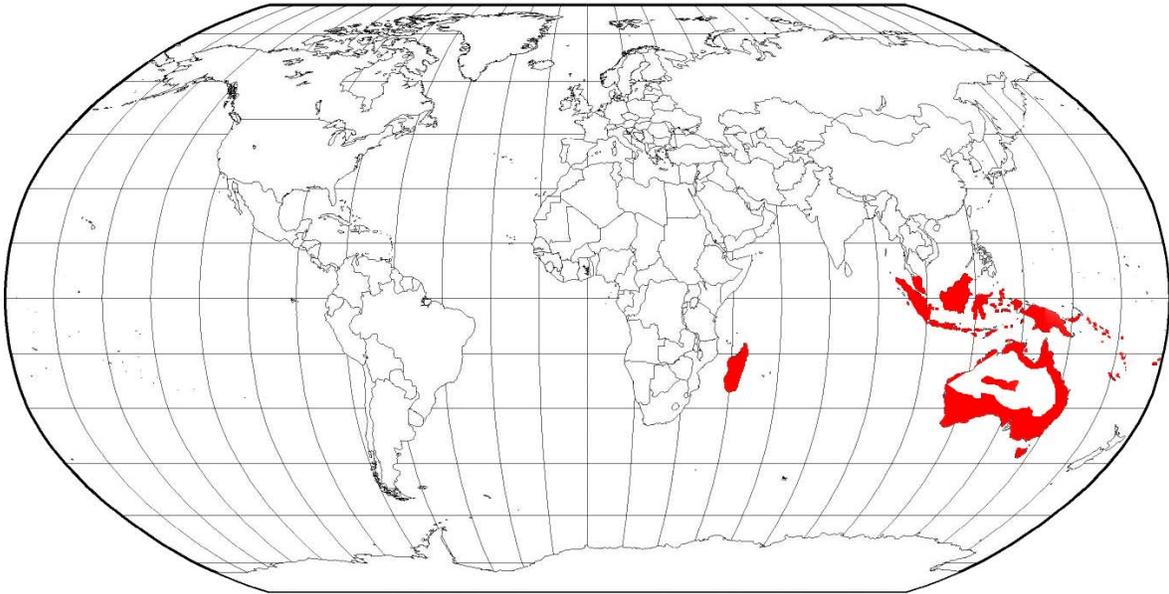
*Casuarina stellata*, del Oligoceno tardío al Mioceno temprano de Nueva Zelanda, consiste de moldes no comprimidos de conos con bractéolas altamente excertas. Campbell y Holden (1984) sólo proveen caracteres a nivel genérico para esta especie, y, a pesar de que asignaron

estos materiales al género *Casuarina*, las comparaciones de estos fósiles las hicieron con varias especies actuales de *Gymnostoma*. Scriven y Hill (1995) sugirieron que *C. stellata* podría tener afinidades más estrechas con *Gymnostoma* que con *Casuarina*. En nuestro caso particular, *C. stellata* es solamente comparable con *G. argentinum* ya que ambos taxones muestran bractéolas altamente excertas, sin embargo *C. stellata* tiene, aparentemente, bracteolas más redondeadas y conos más largos que la especie de Patagonia.

*Casuarina avenaceae*, del Mioceno de Nueva Zelanda, consiste de ramitas comprimidas que portan conos dispuestos lateralmente con bractéolas moderadamente excertas. Estas infrutescencias difieren de *C. patagonicum* y *C. archangelskyi* en el tamaño, forma y número de verticilos por cono, y de *G. argentinum* en el grado de excisión de las bracteolas.

Si bien la morfología de las especies vivientes de *Gymnostoma* es bien conocida, los caracteres útiles para establecer comparaciones con material fósil preservado como compresiones o impresiones están poco documentados. A pesar de que los datos dados por Dilcher *et al.* (1990) y Scriven y Hill (1995) presentan entre sí algunas contradicciones, ellos proveen un marco general para establecer comparaciones con los fósiles de Patagonia. Podemos comparar la relación largo/ancho del cono y el grado de excisión de las bracteolas. De estas comparaciones surgen la siguientes similitudes: *G. patagonicum* con *G. intermedium*, *G. archangelskyi* con *G. leucodon* y *G. sumatrum*, y *G. argentinum* con *G. poissonianum* y *G. rumphianum*. Desafortunadamente, estas similitudes están basadas sólo en los dos caracteres mencionados, y por lo tanto no es suficiente evidencia para reconstruir las relaciones filogenéticas o biogeográficas de los fósiles en detalle.

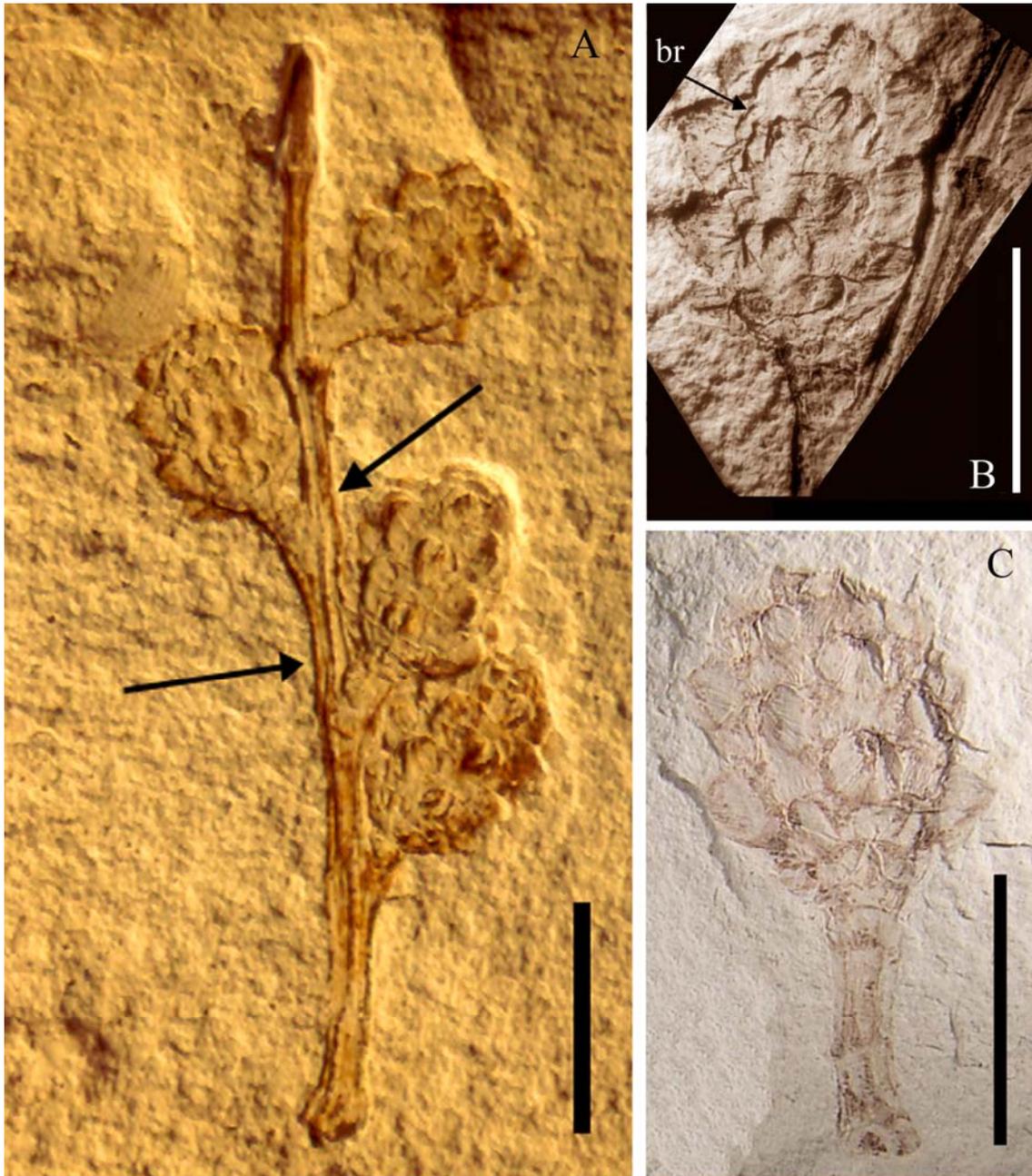
**Figura 7.1:** Distribución actual de Casuarinaceae en el mundo.



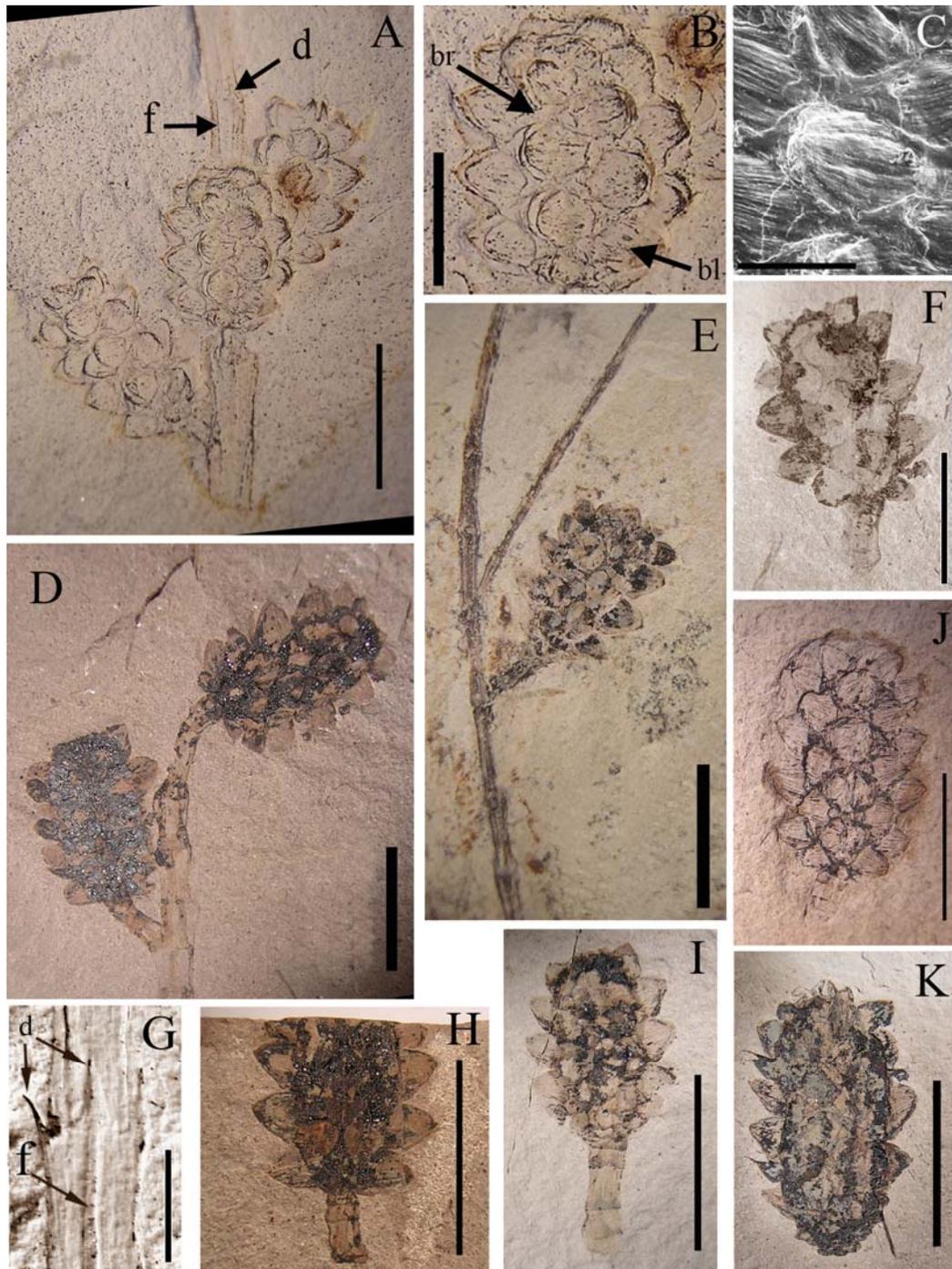
**Figura 7.2:** Mapa con la ubicación de Laguna del Hunco (estrella negra) y los registros de polen tipo *Haloragacidites harrisii*. Las estrellas blancas indican los registros polínicos del Paleoceno y los círculos negros los del Eoceno.



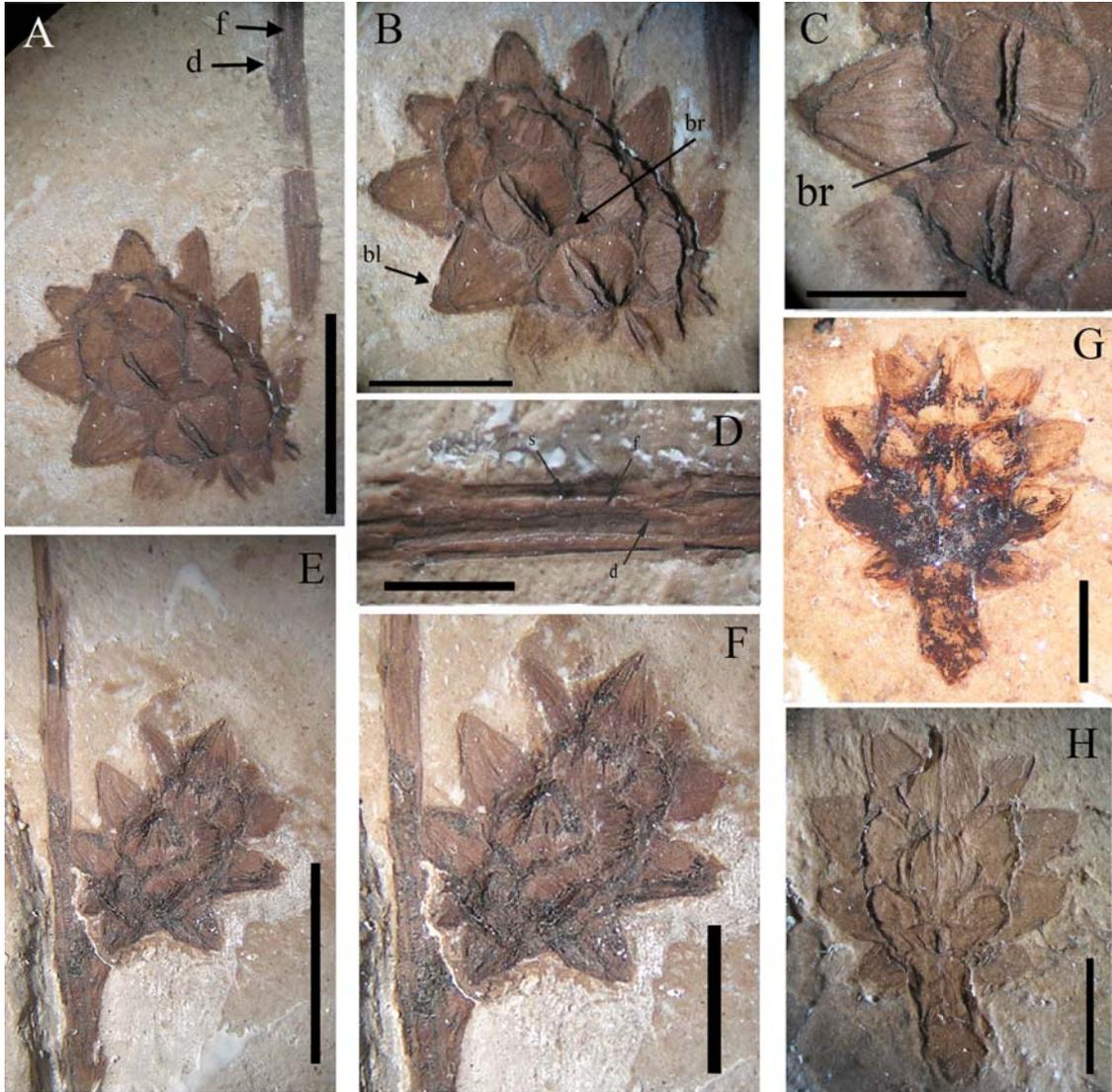
**Figura 7.3:** *Gymnostoma patagonicum* (Frenguelli) Zamalao. **A**, LPPb-20415, Holotipo, ramita con dientes agudos en verticilos de cuatro (flechas) y cuatro infrutescencias en conexión orgánica. **B**, Detalle del segundo cono basal en **A** mostrando las brácteas anchas y conspicuas (br), bracteolas redondeadas y levemente excertas. **C**, MPEF-Pb-Cz-1461, Paratipo  
**Escalas:** **A** 1 cm.; **B** y **C** 0.5 cm.



**Figura 7.4: *Gymnostoma archangelskyi* Zamaloea et Romero. A-C y G, Holotipo. A, ramita con prominentes filicnias (f), dientes en verticilos de 4 (d) y tres infrutescencias (FCENCBPB 168). B, Detalle del “cono” central en A mostrando brácteas anchas y lobuladas (br) y bracteolas (bl) emergiendo a 90°. C, Detalle de un molde de silicona del holotipo mostrando brácteas y bracteolas al SEM (10 kV). D, Paratipo (MPEF-Pb-Cz-1464). E, Paratipo (MPEF-Pb-Cz-977). F, Paratipo (MPEF-Pb-Cz-1457). G, Detalle del holotipo mostrando un artículo con prominentes filicnias (f) y dientes (d) en verticilos de 4. H, Paratipo (MPEF-Pb-Cz-1470). I, Paratipo (MPEF-Pb-Cz-1459). J, FCENCBPB 169. K, MPEF-Pb-Cz-1463. Escalas: A, D, E, F, H, I, J, K 1 cm.; B, 0.5 cm. C, G 0.2 cm.**



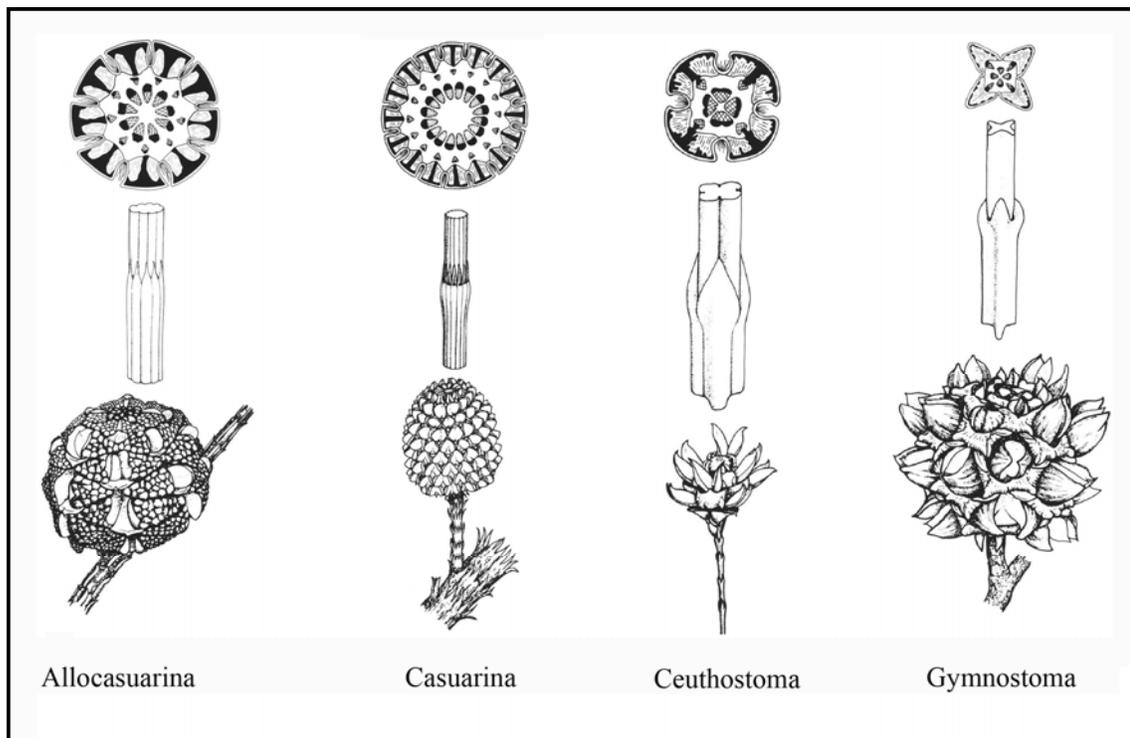
**Figura 7.5** *Gymnostoma argentinum* Zamaloa et Gandolfo. **A-F**, Holotipo. **A**, ramita con prominentes filicnias (f) y dientes (d) y una infrutescencia en conexión (MPEF-Pb-Cz-1472B). **B**, detalle del cono en **A** mostrando brácteas anchas (br) y bracteolas (bl) altamente excertas. **C**, detalle de **B** mostrando brácteas estriadas (br) y bracteolas agudas triangulares. **D**, Detalle de un artículo del holotipo con prominentes filicnias (p), anchos surcos (f) y dientes (d). **E**, Contraparte del holotipo (MPEF-Pb-Cz-1472A). **F**, detalle de la contraparte del holotipo mostrado en **E**. **G-H**, Paratipo (MPEF-Pb-Cz-1456); en **H** se extrajo el material carbonizado de la superficie. **Escala:** **A, E** 1 cm. **B, F, G, H** 0.5 cm. **C, D**, 0.2 cm.



**Figura 7.6: *Gymnostoma* sp. A-D**, inflorescencia masculina y ramas dispersas. **A**, ramita con 3 inflorescencias masculinas terminales (flechas) (MPEF-Pb-Cz-1467). **B**, Grupos de granos de polen de *Haloragacidites harrisii* extraídos de los ápices señalados en **A**. **C**, detalle de los granos de polen. **D**, Polen triporado de contorno triangular en contraste de interferencia. **E-I**, Follaje disperso. **E**, Ramitas formadas por segmentos articulados (MPEF-Pb-Cz-1476). **F**, detalle de artículos señalados en **E** mostrando los dientes (d) en verticilos de 4. **G**, Aspecto general de ramas vegetativas (MPEF-Pb-Cz-1479). **H**, Detalle de rama con un brote (b) y 4 dientes libres (d) en el extremo de un artículo (MPEF-Pb-Cz-1477). **I**, rama con superficie carbonizada (MPEF-Pb-Cz-1481). **Escala**s: **A, E, G** 1 cm; **F, H, I** 0.5 cm; **B, C**, 20  $\mu$ m; **D**, 40  $\mu$ m.



**Figura 7.7:** Los cuatro géneros actuales de Casuarinaceae. Arriba: artículos en sección transversal, centro: vista lateral (notar las hojas en verticilo), y abajo: como femenino.





## CAPÍTULO 8

### EL COMPLEJO

### URTICALES:

### ANALISIS DE LAS

### FAMILIAS

### CELTIDACEAE Y

### ULMACEAE

## CAPITULO 8

### **EL COMPLEJO URTICALES: ANALISIS DE LAS FAMILIAS CELTIDACEAE Y ULMACEAE**

#### **8.1. Introducción**

El complejo Urticales comprende a las familias Cannabaceae, Cecropiaceae, Moraceae, Urticaceae, Ulmaceae y Celtidaceae. Estas familias se encuentran ampliamente distribuidas en las regiones tropicales y templadas del mundo, pero son más diversas en las regiones de clima templado del Hemisferio Norte (Richens, 1978; Figura 8.1). La inclusión de este complejo en esta tesis reside en el hecho de que uno de los taxones mejores representados en la paleoflora de la Laguna del Hunco, *Celtis ameghinoi* Berry 1925, fue asignado originalmente como perteneciente a la familia Celtidaceae aunque en una publicación posterior Berry (1938) se retracta y la incluye dentro de Ulmaceae.

Para confirmar la presencia de Celtidaceae en la paleoflora y re-evaluar la asignación dada por Berry, se re-estudieron los fósiles asignados a la mencionada especie fósil, y se estudiaron nuevos especímenes que debido a los caracteres preservados podrían pertenecer a la especie. Para esto se recurrió a la comparación de los fósiles con especies actuales tal como se hizo para el resto de las familias estudiadas en esta tesis. Se estudió la arquitectura foliar de las especies nativas de la Argentina incluidas los géneros *Celtis* y *Trema* (Celtidaceae) y *Phyllostylon* (Ulmaceae) (Figura 8.2).

Celtidaceae está compuesta por árboles o arbustos leñosos que producen hojas alternas, simples con bases simétricas o asimétricas, con pelos simples; el margen de las mismas puede ser entero o serrado y la venación de primera categoría pinnada usualmente presenta 3 venas principales (Dottori y Hunziker, 1994; Judd *et al.*, 2002). Ulmaceae, a su vez, comprende árboles y plantas leñosas, con hojas simples, alternas, serradas, con bases asimétricas y venación de primera categoría pinnada con venas secundarias terminando en el ápice de los dientes y disponerse las flores en inflorescencias formando fascículos axilares (Dottori y Hunziker, 1994; Judd *et al.*, 2002).

#### **8.2. El registro fósil**

Los únicos fósiles atribuidos a la familia Celtidaceae fueron descriptos inicialmente por Berry (1925), quien describe tres improntas foliares provenientes del yacimiento Laguna del Hunco como *Celtis ameghinoi*. Los ejemplares son hojas simples, ovadas a elípticas, con dientes simples y compuestos, venación de primera, segunda y tercera categorías, pinnada,

craspedódroma y percurrente respectivamente. Años más tarde, en la descripción de la paleoflora del yacimiento Río Pichileufú, Berry (1938) describe *Celtis ameghinoi* como perteneciente a la familia Ulmaceae. Traverso (1951) en su estudio sobre materiales de Laguna del Hunco confirma la presencia de *C. ameghinoi* basado en 59 especímenes, pero no establece comparaciones con especies actuales, sino que se limita a comparar los especímenes con la limitada diagnosis proveída por Berry. Es importante recordar que cuando Berry describe a las paleofloras de la Laguna del Hunco y Pichileufú, no se habían desarrollado en detalle en el Código de Nomenclatura Botánica los artículos de referencia para fósiles, por lo cual las diagnosis eran mínimas y en muchos casos inexistentes.

Berry (1937) describe un endocarpo que asigna a *Celtis* y establece una nueva especie fósil; este endocarpo fue colectado en Réals in Hérault, Francia, cuya edad fue calculada como Eocena. Sin embargo este material está pobremente preservado, por lo cual su ubicación taxonómica es dudosa. Lo mismo ocurre con los frutos fósiles asignados a *Celtis bolivariensis* provenientes del Eoceno Medio de Pijaquay, Dpto. Bolivar en Colombia (Berry, 1934).

Para el Hemisferio Norte, Manchester *et al.* (2002) describieron hojas y frutos de *Celtis aspera* (Celtidaceae) del Paleoceno de Norteamérica (Wyoming, Montana, Dakota del Norte, Saskatchewan) y del este de Rusia (Kamchatka y la Región Amur) en Asia.

**Tabla 8.2:** REGISTRO DEL COMPLEJO URTICALES PALEÓGENO Y NEÓGENO DEL SUR DE AMÉRICA DEL SUR (H=HOJA).

Localidad	Formación	Edad	Tipo	Especie	Autor
<b>Argentina</b>					
Laguna del Hunco, Provincia del Chubut	Tufolitas de Laguna del Hunco	Eoceno inferior (Wilf <i>et al.</i> 2003)	H	<i>Celtis ameghinoi</i>	Berry, 1925
			H	<i>Celtis ameghinoi</i>	Traverso, 1951
Río Pichileufú, Provincia de Río Negro	Formación Ventana	Eoceno medio (Wilf <i>et al.</i> 2005)	H	<i>Celtis ameghinoi</i> <i>Momisia australis</i> (Ulmaceae)	Berry, 1938

### **8.3. Taxonomía**

Existe discrepancia entre los autores con respecto al tratamiento de la familias Ulmaceae y Celtidaceae. Algunos autores consideran que la familia Ulmaceae *sensu lato* incluye a las subfamilias Ulmoideae y Celtidoideae (Cronquist, 1981; Dahlgren, 1983; Thorne, 1992). Cronquist (1981, 1988) sitúa a la familia Ulmaceae en el orden Urticales (Tabla 8.3) y dentro de este orden la coloca junto a las familias Barbeyaceae, Cannabaceae, Moraceae, Cecropiaceae

y Urticaceae. Thorne (1992) utiliza la clasificación de Cronquist a excepción de que excluye el género *Barbeya*, y por lo tanto excluye a la familia Barbeyaceae del orden Urticales (Tabla 8.3). Otros autores tratan a estos taxones como dos familias independientes (Link, 1831; Grundzinskaya, 1967; Judd *et al.*, 2002). Esta separación es apoyada por datos provenientes de diversas disciplinas, tales como fitoquímica (Giannasi, 1978), flores fósiles y paleopalínología (Zavada y Crepet, 1981), palinología (Zavada, 1983), cariolomorfología (Oginuma *et al.*, 1990), morfología y ontogenia de semillas (Takaso y Tobe, 1990), anatomía reproductiva (Dottori, 1994), morfología general (Dottori y Hunziker, 1994; Zavada y Kim, 1996) y biología molecular (Zavada y Kim, 1996; Wiegrefe *et al.*, 1998). APG II (Angiosperm Phylogeny Group, 2003) sitúa a las familias Ulmaceae y Celtidiaceae en el orden Rosales, formando parte del complejo Urticales. Este complejo comprende también a las familias Cannabaceae, Cecropiaceae, Moraceae y Urticaceae. Celtidiaceae es considerado parafilético y sinónimo de Cannabaceae (Celtidaceae es el nombre correcto siguiendo al Código de Nomenclatura) y Urticaceae incluye a todas las Cecropiaceae (APGII, 2003; Tabla 8.3).

**Tabla 8.3:** POSICIÓN TAXONÓMICA DE LAS FAMILIAS ULMACEAE Y CELTIDIACEAE SEGÚN DIFERENTES ESQUEMAS DE CLASIFICACIÓN.

Jerarquía	Cronquist, 1981, 1988	Thorne, 1992	APG, 1998, 2003
División	Magnoliofita	Angiospermas	Angiospermas
Clase	Magnoliopsida	Dicotiledóneas	Eudicotiledóneas
Subclase	Hammamelidae	Rosidae	Rosidas
Orden	Urticales	Urticales	Complejo "Urticales"
Familia	Ulmaceae	Ulmaceae	Ulmaceae Complejo "Urticales"
Subfamilia	Ulmoideae y Celtidoideae	Ulmoideae y Celtidoideae	Complejo "Urticales"

Ulmaceae es monofilética basado en numerosas sinapomorfías morfológicas (Cronquist, 1981; Zavada y Kim, 1996) y se distingue fácilmente de Celtidaceae por sus hojas con venas secundarias que corren directamente al diente (versus venas que forman una serie de ojales), y por numerosas diferencias morfológicas en las flores, frutos, semillas, etc. (Tabla 8.4).

Según Grudzinskaya (1967) Ulmaceae comprende 6 géneros (*Ulmus* L., *Zelkova* Spach, *Holoptelea* Planch., *Planera* Gmel, *Hemiptelea* Planch. y *Phyllostylon* Benth. et Hook), en tanto que Celtidaceae incluye 10 géneros (*Celtis* L., *Gironniera* Gaudich., *Trema* Lour., *Pteroceltis* Maxim., *Ampelocera* Klotzsch., *Parasponia* Miq., *Aphananthe* Planchon, *Chaetacme* Planchon, *Lozanella* Greenm. y *Sparrea* Hunz. et Dottori); por último Cannabaceae tiene 2 géneros *Cannabis* L. y *Humulus* L.

**Tabla 8.4:** CARACTERES PARA DIFERENCIAR ULMACEAE DE CELTIDACEAE DEL COMPLEJO ÚRTICALES (TOMADO DE CRONQUIST 1981 Y JUDD ET AL 2002).

Características	ULMACEAE	CELTIDACEAE
Hojas	Pinnadas, craspedódromas. Las venas secundarias corren directamente al diente.	Broquidódromas, 3 venas principales desde la base. Las venas forman arcos.
Flores	Unisexuales o bisexuales	Unisexuales.
Estilo	3 haces vasculares	1 haz vascular.
Polen	4-6 poros. Exina rugulada.	2-3 poros. Exina lisa.
Material de reserva en Plastidos	En <i>Ulmus</i> los plastidos contienen cristales de proteínas	<i>Celtis</i> contiene almidón.
Metabolitos secundarios	Lígnanos, sesquiterpenos y flavonoles	Quebrachitol y glicoflavonas.
Frutos	Secos, usualmente sámaras.	Carnosos, generalmente drupáceos.
Semillas	Aplanadas, con un embrión recto.	Globosas, con un embrión curvado.
Número cromosómico	14	10 - 11

#### **8.4. Descripciones sistemáticas**

Se presenta una revisión de los taxones fósiles asignados a *Celtis* previamente descriptos para Patagonia y se los compara con fósiles adicionales recientemente coleccionados. Además se comparan con las especies de los géneros *Celtis*, *Trema* (Celtidaceae) y *Phyllosthylon* (Ulmaceae) que habitan en la actualidad en la Argentina.

#### **Morfotipo 1**

#### **(Figura 8.3 A-M)**

**Sinónimo:** *Celtis ameghinoi* Berry 1925

**Sintipos:** National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USNM 219146, 222679 y 222680.

**Localidad de los Sintipos:** Localidad histórica de Laguna del Hunco (Berry 1925, no da la localización precisa, pero pareciera ser la misma localidad 4 de Wilf et al. 2003, Tabla 4.1), Sierra de Huancache, Provincia de Chubut, Argentina.

**Edad y Estratigrafía:** Eoceno temprano, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Material adicional estudiado:** Río Pichileufú (no se conoce la localización precisa), Provincia de Río Negro, Argentina USNM-40395. Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina: **Material flotante:** MPEF-Pb-3040, 3045, 3091-3096, 3139, 3142, 3143, 3144, 3166. **Localidad 2:** MPEF-Pb-3046- 3053, 3097-

3111, 3145-3147. Localidad 3: MPEF-Pb-3054. Localidad 4: MPEF-Pb-3055- 3069, 3112-, 3113- 3126, 3149-3158. Localidad 6: MPEF-Pb-3070, 3071, 3090, 3127- 3131, 3159-3162. Localidad 13: MPEF-Pb-3072-3082, 3132, 3133, 3140, 3163. Localidad 15: MPEF-Pb-3083, 3164. Localidad 16: MPEF-Pb-3084, 3141. Localidad 17: MPEF-Pb-3085, 3086, 3134-3137, 3148. Localidad 18: MPEF-Pb-3087. Localidad 20: MPEF-Pb-3088, 3138. Localidad 22: MPEF-Pb-3089. Colección Paleobotánica Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina LILPB-5797, 5815, 5825, 5878, 5907, 5913, 5916, 5920, 5925, 5931. Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Buenos Aires, Argentina LPPb-739, 741- 746, 759-762, 764, 765, 767, 773, 775, 777, 779, 781, 782, 786, 800, 823, 878, 920, 940, 952, 2469-2478, 2480, 2483, 2485, 2487, 2489-2492, 2494, 2497, 2498, 2500- 2505, 2506, 20417, 20418, 20420, 20437. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Colección Paleobotánica, Argentina, localidad histórica FCENCBPB-213-215, 216 a y b, 217, 218 (A° Chacay), 219 (A° Chacay), 220, 228, 230, 240, 243-246, 247b, 249, 250, 254, 268. .

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, 2.8-13.8 cm. de largo y 1.2-8.5 cm. de ancho, simétricas o con leve asimetría en la base del limbo, nanófilas a notófilas ovadas a elípticas; con base obtusa convexa a redondeada o cordada y ápice agudo acuminado. Margen entero en ¼-1/5 inferior y serrado en el resto de la lámina. Dientes simples y compuestos, en la base tipo ST/ST, y en el medio y ápice tipo ST/FL; algunos ejemplares muestran dientes de tipo FL/FL, ápice de los dientes simple, 1-8 dientes por vena secundaria, 3-7 dientes/cm., los dientes están irregularmente espaciados y separados por senos angulares. Los dientes están irrigados por las venas secundarias, por una bifurcación de las mismas o por venas terciarias, en todos los casos entran al diente de manera medial. Pecíolo normal y marginal, de 4-8 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; con o sin venas agróficas. Venación de segunda categoría craspedódroma, 5-9 pares de venas, las mismas emergen irregularmente en ángulo agudo, en la base de la lámina se observa un par de venas secundarias que emergen a 65-70° mientras que el resto de las venas lo hacen a 40°-55°; con recorrido curvado. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente, opuesta y alterna, venas de curso recto - sinuoso, emergen en ángulo recto-obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas.

## **Morfotipo 2**

### **(Figura 8.4 A-H)**

**Holotipo:** MPEF-Pb-980 (Localidad 15).

**Localidad:** Localidad de Laguna del Hunco, Sierra de Huancache, Provincia de Chubut, Argentina. (Wilf et al. 2003, Tabla 4.1).

**Edad y Estratigrafía:** Eoceno temprano, Tufolitas de Laguna del Hunco.

**Material adicional estudiado:** Laguna del Hunco, Provincia del Chubut, Argentina: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina: Material flotante: MPEF-Pb-172, 1450.

Localidad 2: MPEF-Pb-3168. Localidad 4: MPEF-Pb-3169. Localidad 6: MPEF-Pb-3170.

Localidad 13: MPEF-Pb-3171. Río Pichileufú (no se conoce la localidad precisa), Provincia de Río Negro, Argentina USNM-222678. Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Buenos Aires, Argentina LPPb-766, 772, 898, 943, 2479, 2484, 2493, 2499. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Colección Paleobotánica, Argentina, localidad histórica FCENCBPB-248, 256, 260.

**Descripción:** Hojas simples, pecioladas, 3.8-9.5cm. de largo y 1.8-7.2 cm. de ancho, simétricas, micrófilas a mesófilas, elípticas u ovadas; con base obtusa convexa a redondeada algo cordada y ápice agudo. Margen serrado en toda la lámina. Dientes pronunciados, simples y compuestos ubicados de a pares, muy variables, de tipo ST/ST, ST/FL, FL/FL, CV/CV o FL/CV con el ápice simple a veces mucronado, 1-4 dientes por vena secundaria, 4-5 dientes/cm., los dientes están irregularmente espaciados; separados por senos redondeados o angulares. Los dientes simples y los compuestos principales están irrigados por las venas secundarias o por bifurcaciones de las mismas que entran al diente de manera medial; mientras que los dientes secundarios están irrigados por venas terciarias que entran al diente medialmente. En algunos casos la vena media de los dientes posee venas accesorias. Pecíolo normal y marginal, de 8 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas o con agróficas compuestas. Venación de segunda categoría craspedódroma, 6-10 pares de venas que emergen regular o irregularmente en ángulos agudos (45-80°); el recorrido es recto o curvado. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente opuesta y alterna, de curso recto - sinuoso, emergen en ángulo recto-obtuso de manera inconsistente o muestran un patrón de emergencia que incrementa exmedialmente. Venación de cuarta categoría percurrente opuesta y alterna o reticuladas al azar. Venación de quinta categoría reticulada. Aréolas bien desarrolladas.

**Comentarios:** Las especies actuales de *Celtis* de Argentina se caracterizan por mostrar hojas simétricas, ovadas a elípticas, con base obtusa redondeada, cordada o truncada, y ápice obtuso o agudo; el margen entero es en la porción basal, mientras que  $\frac{3}{4}$  a  $\frac{1}{2}$  de la parte superior-

media es ligeramente serrado ya que se observan unos pocos dientes, los cuales pueden ser simples o compuestos de tipo ST/CV, con ápice simple y separados por senos angulares; la venación de primera categoría es actinódroma basal con 3 venas principales que divergen radialmente desde el mismo punto (Figura A8. 1 D y G; Figura A8.2 A, B, G) tienen venas agróficas simples, la venación de segunda categoría es pinnada con 2-4 pares de venas secundarias craspedódromas o semicraspedódromas, las venas de tercera categoría son percurrentes opuestas o alternas, mientras que las de cuarta y quinta son reticuladas al azar.

*Celtis ameghinoi*, tal como lo describe Berry (1925) se diferencia de las especies actuales argentinas de *Celtis* y *Trema* en numerosos caracteres, siendo los más importantes la venación de primera categoría, el número de venas secundarias, y el tamaño de la lámina. En la especie fósil la venación de primera categoría es pinnada, simple y recta con 5 a 10 pares de venas de segunda categoría craspedódromas. Se comparó también con algunas especies australianas *Celtis* (*C. hildebrandii*, *C. paniculata*, *C. philippensis*, *C. timorensis*) y de *Trema* (*T. aspera*, *T. cannabina*, *T. orientalis* y *T. tomentosa*) que fueron estudiadas en este trabajo, y como en el caso de las especies argentinas se observó que la venación de primera categoría, al igual que el número de venas secundarias difieren de la *Celtis ameghinoi*. La combinación de caracteres de arquitectura foliar encontrados en los fósiles nunca se presenta en las especies actuales de Celtidaceae, por lo que deja claro que *Celtis ameghinoi* no debería ser considerado como perteneciente a *Celtis* o *Trema*. Consecuentemente, se descarta la inclusión de los fósiles de Patagonia dentro de los géneros actuales, y se pone en duda la presencia de Celtidaceae como un componente más de la paleoflora de la Laguna del Hundo. Antes de asegurar su presencia o descartarla completamente se debería realizar un estudio exhaustivo de la arquitectura foliar de todas las especies de Celtidaceae para poder establecer comparaciones definitivas.

Ya que Ulmaceae es parte del complejo Urticales, y Berry consideró que *Celtis ameghinoi* pertenecería a la misma (Berry, 1938), se decidió compararla con la especie *Phyllostylon rabmnooides* que es la única especie argentina perteneciente a esta familia (Erize 1998; Dottori y Hunziker 1994, Zuloaga y Morrone 1999). Las hojas de *Phyllostylon* tienen una venación de primera categoría pinnada, simple y recta como los fósiles (Figura A8.1 A y C); sin embargo se diferencia de estos últimos porque difieren en los tipos de dientes. Las actuales tienen dientes tipo ST/CV, poseen 1 o 2 dientes por vena secundaria, y con ninguno, 1 o 2 dientes por centímetro (Figura A8.1 B); en contraste con los fósiles que muestran una enorme variación de tipos de dientes (ST/ST, ST/FL, FL/FL, CV/CV o FL/CV), con 1 a 8 dientes por vena secundaria, y 3 a 7 dientes por centímetro. Se comparó *C. ameghinoi* con la especie australiana *Aphananthe philippinensis* que muestra venación de primera categoría pinnada, pero posee no

más de 3-4 dientes inconspicuos en el limbo foliar y los mismos poseen una morfología muy diferente a las halladas en los fósiles de Patagonia.

Estudiando los fósiles, se observó que numerosos ejemplares (ver Figura 8.2 A-M) coinciden completamente con la descripción de los fósiles descritos por Berry (1925, 1938) como *Celtis ameghinoi* (Figura 8.2 A-F). Los mismos se caracterizan por poseer la venación de primera categoría pinnada, simple y recta, 5-9 pares de venas de segunda categoría craspedódromas (Tabla 8.5) por lo cual pertenecerían a esta especie fósil. Sin embargo, debido a que los fósiles asignados originalmente a *Celtis ameghinoi*, no deberían ser incluidos en este género moderno, el *Morfotipo 1* pasaría a ser sinónimo de *C. ameghinoi*. *Morfotipo 1* incluye, entonces, a los fósiles descritos por Berry y Traverso y los nuevos ejemplares descritos en esta tesis.

Es posible que el *Morfotipo 1* pueda ser incluido en otra familia del complejo Urticales, ya que posee el típico diente urticoide, pero para confirmar sus afinidades y posición taxonómica se debería hacer una revisión completa de arquitectura foliar de las especies actuales pertenecientes a este complejo, lo cual escapa el objetivo de esta tesis.

**Tabla 8.5:** FÓSILES PERTENECIENTES AL COMPLEJO URTICALES HALLADOS EN EL Terciario de Patagonia.

	Forma	Margen	Dientes	Venación de 1° categoría	Venación de 2° categoría	Venación de 4° categoría
<b>Morfotipo 1</b> ( <i>“Celtis” ameghinoi</i> )	Ovado a elíptico	Entero en 1/4 o 1/5 inferior, y serrado en el resto de la lámina	Simples y compuestos, tipo ST/ST, ST/FL o FL/FL. Disposición regular	Pinnada, simple y recta; con o sin venas agróficas	Craspedodroma, 5-9 pares. Emergen irregularmente en ángulo agudo (base 65°-70°, centro-ápice 40°-55°)	Reticulada al azar
<b>Morfotipo 2</b>	Elíptico a Ovado	Completamente serrado	Simples y compuestos, pronunciados, ubicados de a pares; tipo ST/ST, ST/FL, FL/FL, CV/CV o FL/CV	Pinnada, simple y recta; con o sin venas agróficas	Craspedodroma, 6-10 pares. Emergen regular o irregularmente en ángulo agudo (45-80°)	Reticulada al azar o percurrente opuesto y alterno
<i>Celtis aspera</i> <i>Manchester et al 2002</i>	Ovadas a lanceoladas	Serrado	Simples, tipo ST/ST y CV/CV o combinación de ambos	Pinnada, simple y recta; con o sin venas agróficas	Craspedodroma, 6-9 pares. Emergen en ángulo agudo (20°-45°)	Forman un patrón cuadrangular o pentagonal.

Entre los fósiles estudiados, también se observó que varios coincidían con los caracteres generales del *Morfotipo 1*, sin embargo otros caracteres no, por lo que se considera que probablemente pertenezcan a otra especie. El *Morfotipo 2* (Figura 8.4 A-H) difiere del *Morfotipo 1* (Figura 8.3 A-M) en que posee margen completamente serrado, con dientes muy

pronunciados, dispuestos de a pares (Figura 8. 4 C, E y H), dientes de tipo CV/CV y FL/CV, 6 a 10 pares de venas de segunda categoría que emergen en ángulo de 45-80°. La disposición de dientes en pares se ha observado en algunas especies de *Ulmus*, como por ejemplo en *U. americana*, *U. pumila* y en *U. rubra*, pero en esta última especie los dientes se disponen de a tres (Figura 8.5 A-B).

Comparando el Morfotipo 2 con los géneros actuales de la Argentina, se observó que difiere del género *Celtis* en que posee una venación de primera categoría pinnada; en cambio *Celtis* muestra una venación de primera categoría acródroma basal (Figura A8.1 D, E, G, I y Figura A8.2 A, B, C, E, G, I). Las especies de los géneros *Trema* y *Phyllostylon* muestran una relación largo/ancho mucho mayor que este morfotipo, y poseen una morfología de dientes muy diferente (tipo ST/CV, Figura A8.1 B y Figura A8.2 K). En la especie fósil los dientes son de tipo FL/FL, CV/CV o FL/CV. Cabe mencionar que *Trema* posee los dientes distribuidos de manera regular, y en *Phyllostylon* y en el morfotipo 2 se distribuyen de manera irregular.

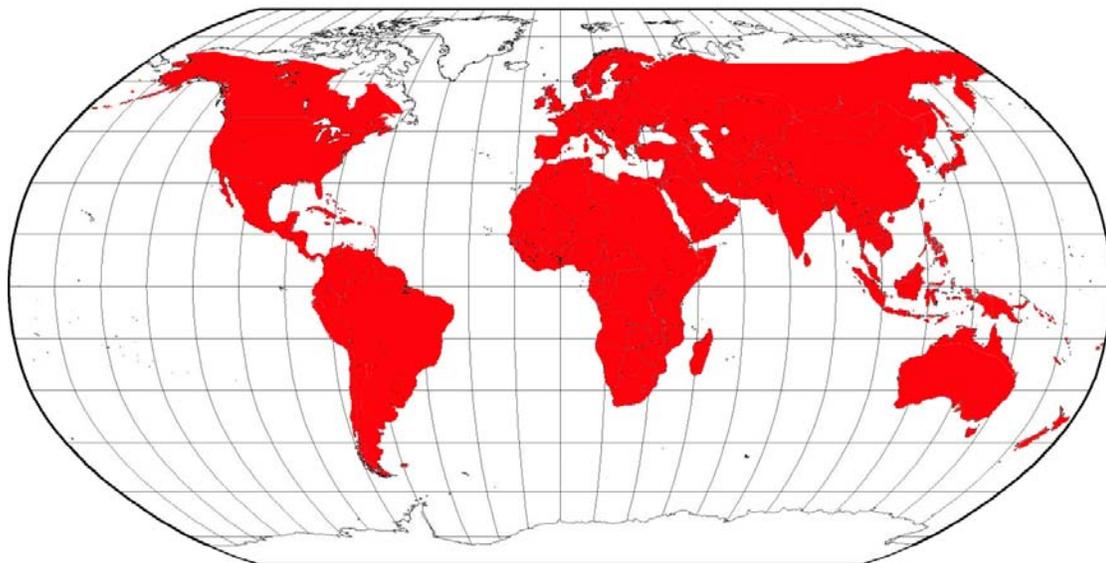
Se estudiaron algunas especies de la familia Urticaceae de distribución australiana. Las especies *Nothocnide repanda*, *Dendrocnide photunophylla* y *D. corallodesme* muestran hojas con margen entero, en contraposición con los fósiles que muestran margen completamente serrado o dientes en los  $\frac{3}{4}$  de la parte superior de la lámina. *Pipturus argenteus* posee margen crenado. *Dendrocnide moroides* difiere de los morfotipos fósiles de Patagonia en que muestra hojas peltadas. Las especies *Urtica incisa* (Figura 8.5 C-E) y *Dendrocnide cordifolia* (Figura 8.5 F-H) muestran dientes con la misma morfología (FL/FL o ST/FL) que los morfotipos de Laguna del Hunco. El tamaño y la forma de las hojas, los tipos y disposición de los dientes, como los patrones de venación, incluyendo el de tercera categoría, revelan que *Dendrocnide cordifolia* es la especie más semejante al Morfotipo 2.

Los fósiles descritos por Manchester *et al.* (2002) para USA y Rusia como *Celtis aspera* muestran hojas asociadas a frutos globosos; las improntas foliares corresponden a hojas simples, simétricas o con base levemente asimétrica, ovadas a lanceoladas, con base redondeada o cordada, ápice agudo y atenuado, margen serrado con dientes simples y no glandulares, del tipo ST/ST y CV/CV o combinación de ambos, venación de primera categoría pinnada, 6-9 pares de venas de segunda categoría, craspedodromas, que emergen en ángulos agudos (20°-45°); venación de tercera categoría percurrente opuesta; las venas de cuarta categoría forman un patrón cuadrangular o pentagonal. *Celtis aspera* Manchester se diferencia de los Morfotipos 1 y 2 en que muestra un margen completamente aserrado, con únicamente dientes simples del tipo ST/ST y CV/CV o combinación de ambos, la venación de segunda categoría emerge en ángulos agudos de 20 a 45° y la venación de cuarta categoría

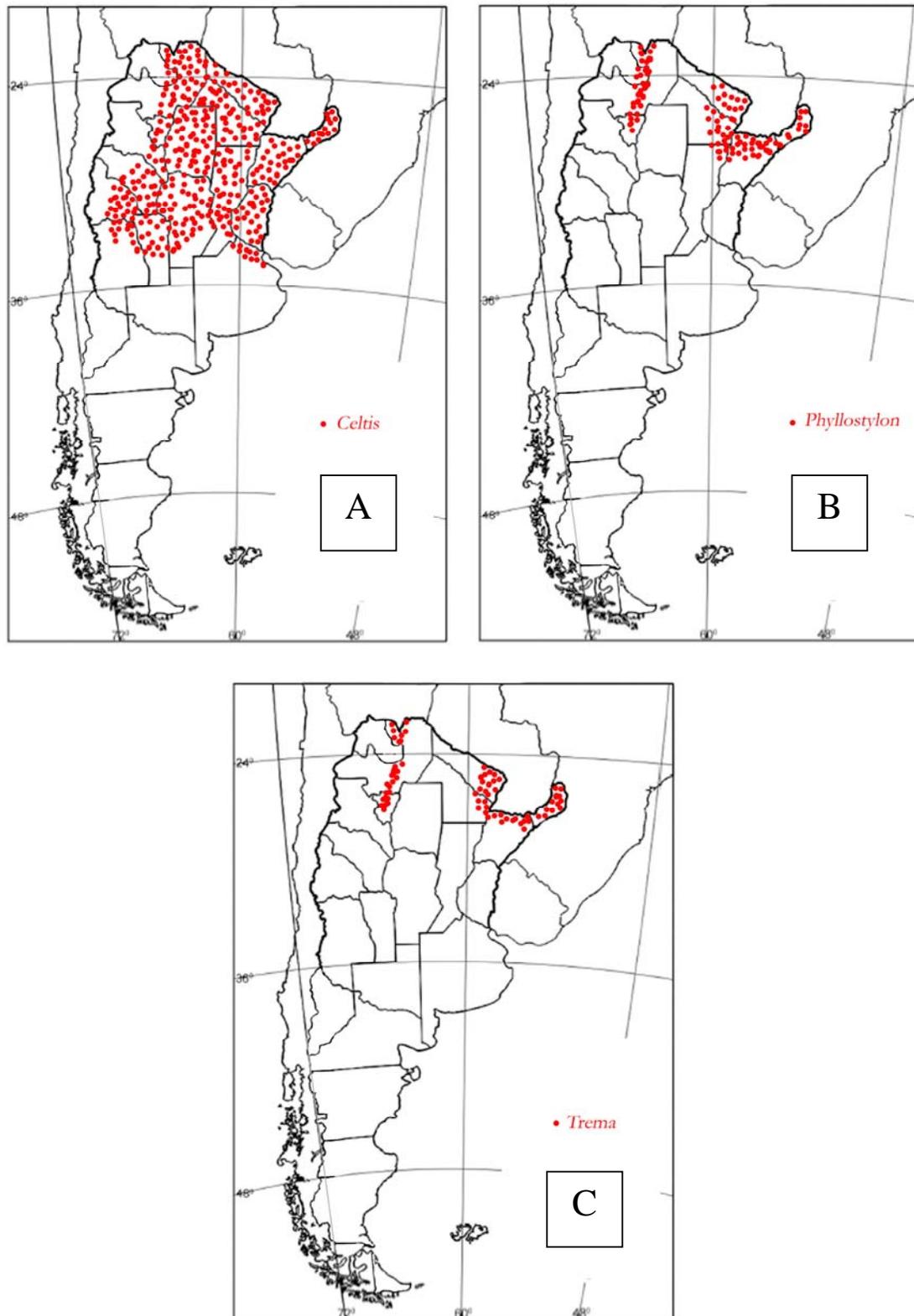
muestra un patrón cuadrangular o pentagonal; mientras que el *Morfotipo 1* posee un margen entero en  $\frac{1}{4}$  o  $\frac{1}{5}$  inferior, y aserrado en el resto de la lámina, con dientes simples y compuestos del tipo ST/ST, ST/FL o FL/FL (Figura 8.3 K, L), la venación de segunda categoría emerge en ángulos agudos de 40 a 70°, y la venación de cuarta categoría posee un patrón reticulado al azar. En cuanto al *Morfotipo 2* las diferencias se basan en que éste muestra dientes simples y compuestos del tipo ST/ST, ST/FL, FL/FL, CV/CV o FL/CV, con venas de segunda categoría que emergen en ángulos agudos de 45 a 80° y la venación de cuarta categoría muestra un patrón reticulado al azar o percurrente opuesto y alterno. Se descarta la posibilidad de que los materiales de Patagonia puedan ser incluidos en esta especie fósil.

Una breve mención sobre la familia Cannabaceae es necesaria, debido a que APG II (2003) considera a Cannabaceae como parafilético y sinónimo de Celtidaceae. Si bien se realizaron comparaciones con *Cannabis* y *Humulus*, los dos únicos géneros dentro de Cannabaceae, se llegó a la conclusión de que los materiales de la Laguna del Hunco y Río Pichileufú no pueden ser considerados como miembros de los mismos. *Cannabis* posee hojas palmaticompuestas en tanto que *Humulus* posee hojas simples palmatilobadas, condiciones nunca observadas en los fósiles.

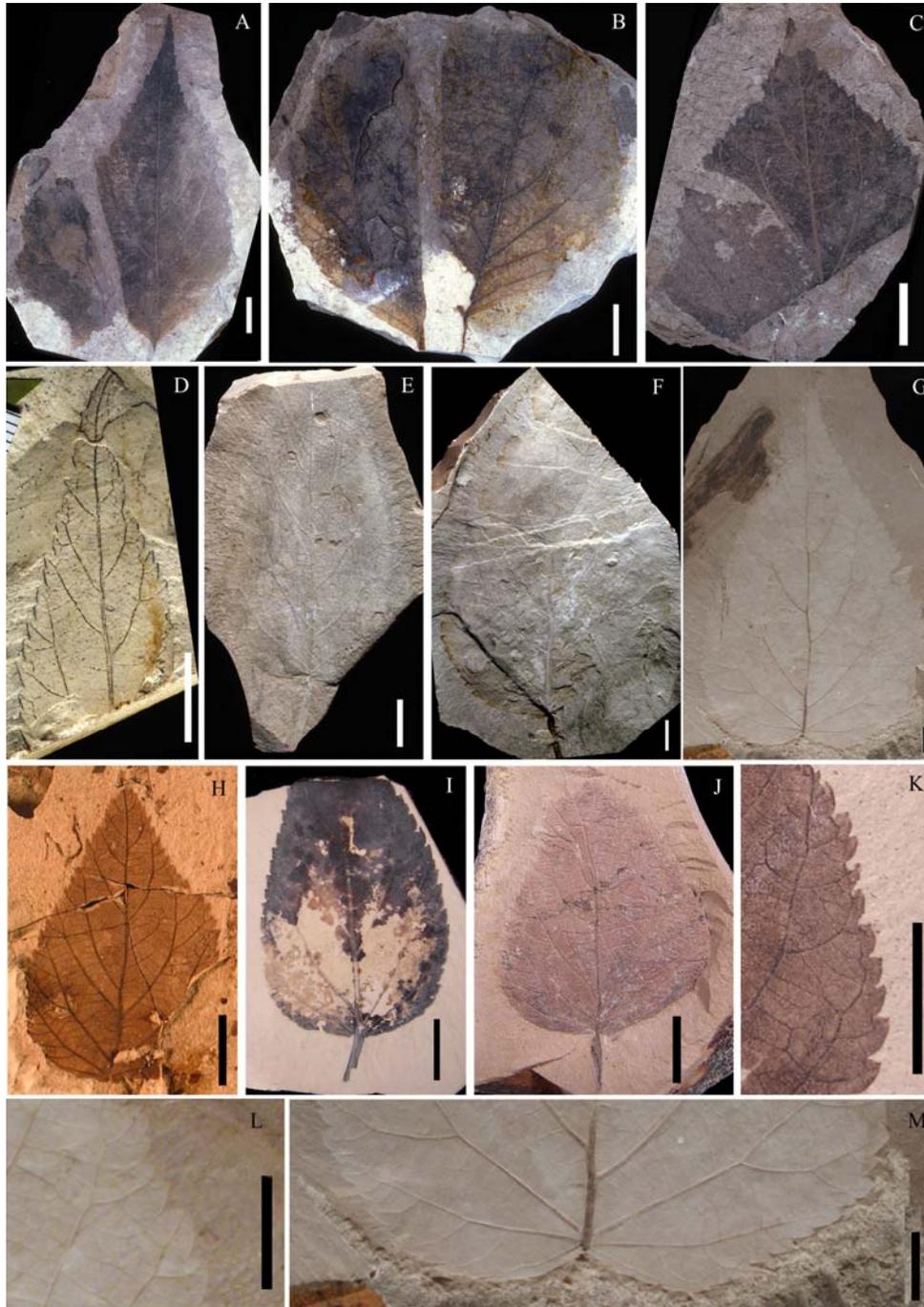
**Figura 8.1:** Distribución mundial del Complejo Urticales.



**Figura 8.2:** Distribución genérica de Celtidaceae y Ulmaceae nativos de la Argentina. **A,** *Celtis*. **B,** *Phyllostylon*. **C,** *Trema*.



**Figura 8.3: A-M, Morfotipo 1. A-C, USNM-40395, ejemplares procedentes de Río Pichileufú, descritos por Berry (1938). A, notar el ápice agudo acuminado. C, observar la forma elíptica de la impronta y el ápice agudo acuminado. D, USNM-219146. E, USNM-222680. F, USNM-222679. G, MPEF-Pb-3069, impronta foliar con el limbo completo, notar la forma de la base cordada. H, MPEF-Pb-3050, observar la forma de la base redondeada. I, MPEF-Pb-3045, notar la forma de la base redondeada. J, MPEF-Pb-3139, impronta con base levemente asimétrica. K, MPEF-Pb-3104, detalle de dientes. L, MPEF-Pb-3069, detalle de venación de dientes. M, MPEF-Pb-3069, detalle de base de la hoja.**  
**Escala A-M 1.0 cm.**



**Figura 8.4: A-H, Morfotipo 2. A-C, MPEF-Pb-3170, A, impronta foliar, notar el peciolo fuerte y prominente. B, contracara de A. C, Detalle de dientes, notar que se ubican de a pares, esparcidos irregularmente. D-E, MPEF-Pb-3171. D, Impronta foliar, notar la disposición en pareja de los dientes. E, Detalle de venación en dientes, observar que los dientes principales están irrigados medialmente por venas de segunda categoría o por bifurcaciones de las mismas; y los dientes secundarios están irrigados medialmente por venas de tercera categoría. F-H, MPEF-Pb-980. F, Impronta foliar, notar la forma ovada de la misma. G, Detalle de base del limbo foliar, observar la base amplia asimétrica y la venación de segunda categoría fuertemente percurrente opuesta y alterna. H, Detalle de dientes, notar la disposición irregular de los mismos. Escalas: A-H 1.0 cm.**

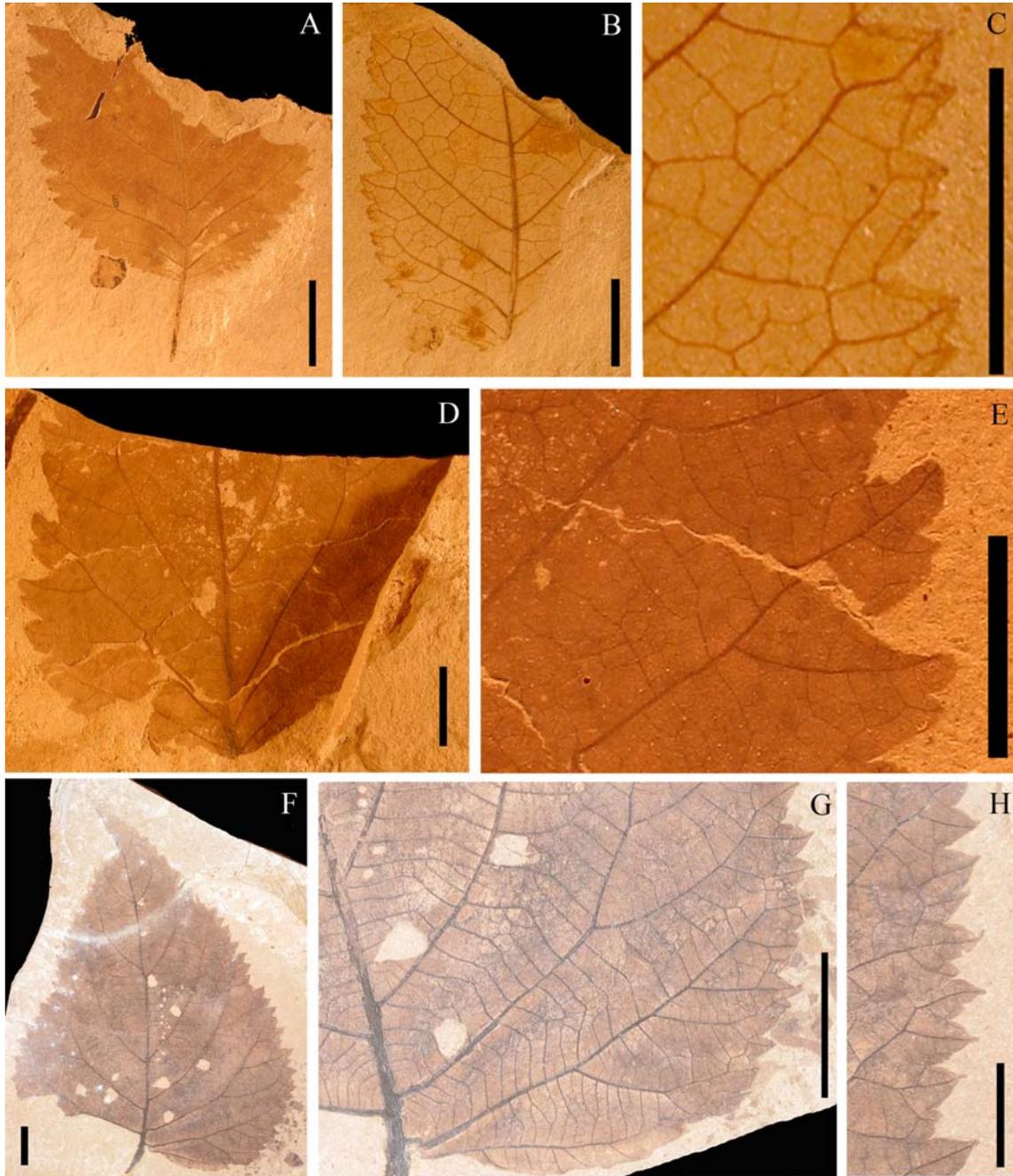
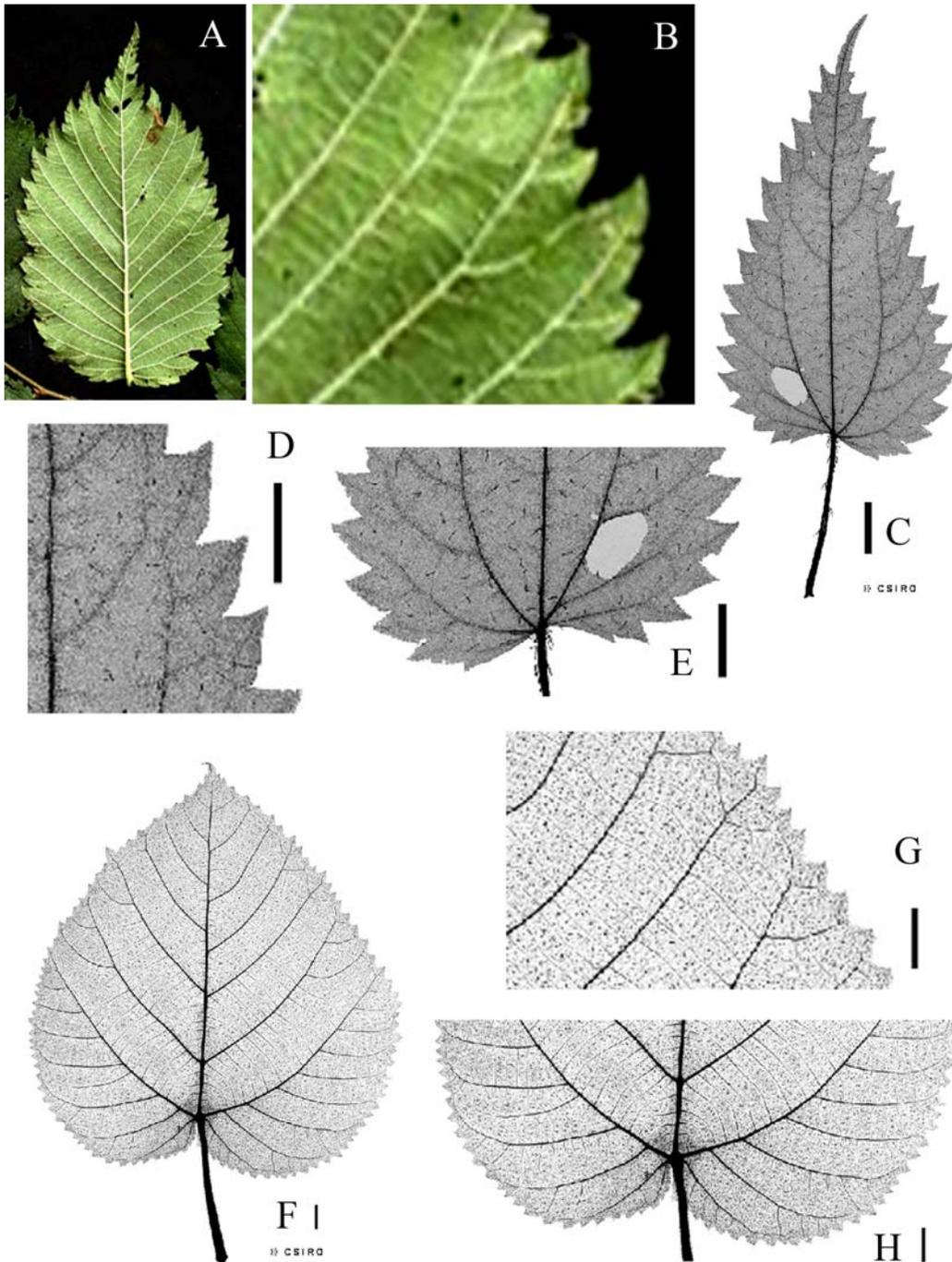


Figura 8.5: A-B, *Ulmus rubra*. A, vista general de una hoja. B, Detalle de dientes, notar que los mismos se distribuyen de a tres (dientes de tercer orden). C-E, *Urtica incisa*. C, Vista de hoja diafanizada. D, Detalle de venación y tipo de dientes. E, Detalle de base de la hoja. F-H, *Dendrocnide cordifolia*. F, Vista de hoja diafanizada. G, Detalle de disposición y tipo de dientes. H, Detalle de base de la hoja, notar la base cordada y la venación de tercera categoría incrementa exmedialmente. Escalas 1 cm. Figuras C-H tomadas de Hyland et al 2002 para CSIRO.



## ANEXO CAPITULO 8 (A8)

### ARQUITECTURA FOLIAR DE ESPECIES ACTUALES DE LOS GÉNEROS CELTIS, TREMA Y PHYLLOSTYLON NATIVOS DE LA ARGENTINA

Debido a que no se encontraron estudios de Arquitectura foliar para las especies de los géneros *Celtis*, *Trema* ni *Phyllostylon* distribuidos en la Argentina, fue necesario realizar un estudio completo de las especies incluidas en cada uno de ellos, y de este modo poder realizar las comparaciones con las especies fósiles.

En este anexo se incluyen las descripciones de las especies actuales distribuidas únicamente en la Argentina de los géneros de *Phyllostylon*, *Celtis* y *Trema*.

#### Complejo Urticales APG II 2003

#### Familia Ulmaceae Mirbel, 1815

#### Género *Phyllostylon* Bentham y Hooker, 1880

#### *Phyllostylon rhamnoides* (Poiss.) Taubert 1890

#### (Figura A8.1 A-C)

**Sinónimos:** *Samaroceltis rhamnoides* J. Poiss.

**Distribución:** Provincias de Chaco, Corrientes, Formosa, Jujuy, Salta, Santa Fe y Tucumán. También en México, Bolivia, centro de Brasil y Paraguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Corrientes:** Schinini, Tressens 17728, 16/08/1979, F 2146663 (on-line). **Tucumán:** Venturi 1907 SI, (CG-336). **Salta:** Río Pescado, F. Rial Alberti, 14/11/1946, BAB. Parque Nacional Finca El Rey, cerca camino de acceso a A° los Nogues, Correa Luna y J. Valdés 06/12/1956, Herbario de Parques Nacionales 1714 (BAB). **Bolivia:** **Santa Cruz,** Curuyuqui, S 18° 46' y W 62° 18', Gentry y Peña 75244, 26/10/1991 F 2111439 (on-line).

**Descripción:** Hojas simples, alternas, brevemente pecioladas, 2.2–3.6 de cm. de largo y 1.1–2.2 cm. de ancho, lamina coriácea, levemente asimétricas en la base, nanofilos a microfilos, elípticas a ovadas; con base obtusa redondeada, levemente cordada y, ápice agudo a acuminado. Margen entero en la base y serrado en la mitad superior de la lámina. Dientes compuestos, tipo ST/CV (Recto/convexo) con el ápice simple, uno o dos dientes por vena secundaria, ninguno o 1 o 2 dientes/cm., los dientes están irregularmente espaciados, y separados por senos angulares. Los dientes están irrigados por las venas secundarias o por una bifurcación de las mismas, en los dos casos entran al diente de manera medial. Pecíolo breve y marginal, de 3-4 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría pinnada, simple y recta; sin venas agróficas. 6-7 pares de venas secundarias, craspedodromas o

semicraspedodromas; las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base 60-70° y, en el ápice 55°-65°); curvadas de manera no uniforme, unidas a la vena secundaria superadyacente en ángulo agudo. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias. Venas de tercera categoría percurrente alterno y opuesto, a veces forman un reticulado al azar, de curso recto - sinuoso, emergen en ángulo recto-obtuso de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Venación de sexta categoría reticulada al azar, a veces ramificadas. Aréolas bien desarrolladas, 4-5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo u octavo. Venación última marginal ojalada completa.

**Familia Celtidaceae** Link 1831

**Género *Celtis*** Linnaeus, 1753

***Celtis chichape*** (Wedd.) Miquel 1853

**(Figura A8.1 D-F)**

**Sinónimos:** *Celtis pubescens* var. *chichape* Baehni

*Celtis tala* f. *obtusata* Chodat

*Celtis tala* var. *chichape* Planch.

*Momisia chichape* Wedd.

**Distribución:** Provincias de Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Salta y Santa Fe. También en Paraguay, sur de Bolivia, en la Caatinga (Brasil), y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Corrientes:** Burkart 6857 SI. Dep. Mercedes, Ea. Rincón de Capi Vari, 71 km NE de Mercedes, S 28° 47' y W 57° 50', Leg. Tressens, Medina, Schinini y Soler Llinas, 15/08/1995, CTES-5270.

**Descripción:** Hojas simples, 2.5–5.6 de cm. de largo y 1.5–2.9 cm. de ancho, lámina papirácea - coriácea, simétricas, microfilos elípticos a ovados; con base obtusa redondeada, levemente cordada y, ápice obtuso. Margen entero en la base y serrado en los 3/4 superior de la lámina. Dientes simples y compuestos, tipo ST/CV (Recto/convexo) con el ápice simple, uno o dos dientes por vena secundaria, 3-4 dientes/cm, los dientes están irregularmente espaciados, y separados por senos angulares. Los dientes están irrigados por una bifurcación de las venas secundarias, o por venas de tercer orden, en ambos casos entran al diente de manera medial. Pecíolo normal y marginal, de 6 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría actinodroma basal (3 venas principales divergen radialmente desde el mismo punto); presenta venas agróficas simples. 2-3 pares de venas secundarias, craspedodromas o semicraspedodromas; las venas de segunda categoría emergen irregularmente en ángulo agudo (en la base 45° y, en el ápice 80°-85°); curvadas de manera no uniforme. Las venas superiores

se unen a las venas secundarias superadyacentes en ángulo agudo formando arcos. Numerosos domacios, ubicados en el ángulo de emergencia de las venas secundarias. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias. Venas de tercera categoría percurrentes y opuestas (algunas alternas), de curso recto - sinuoso, emergen en ángulo recto de manera uniforme. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Venación de sexta categoría reticulada al azar, a veces ramificada. Aréolas bien desarrolladas, 4-5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo u octavo. Venación última marginal ojalada completa.

*Celtis iguanaea* (Jacquin) Sargent 1895

(Figura A8.1 G-J)

**Sinónimos:** *Celtis aculeata* Sw.

*Celtis glycyarpa* Mart. ex Miq.

*Celtis sellowiana* Miq.

*Celtis spinosa* Spreng.

*Celtis tala* var. *gaudichaudiana* Planch.

*Celtis triflora* (Klotzsch) Miq.

*Rhamnus iguanaeus* Jacq.

**Distribución:** Provincias de Buenos Aires, Catamarca, Corrientes, Entre Ríos, Jujuy, Misiones, Salta y Tucumán. También en Bolivia, Brasil y Uruguay. Desde México hasta la Argentina.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Buenos Aires:** Isla Martín García, camino de la selva septentrional costera, hacia la selva interior oeste, 11/01/1996, Leg. Hurrell y Belgrano 2635 (BAB). **Jujuy:** Fabris 2920, LP-929379. Dep. Santa Bárbara, Sierra de Santa Bárbara, 15/07/1962, Leg. E. de la Sota 2945 (BAB). **Misiones:** Dep. Iguazú, Reserva forestal Parque Nac. Iguazú, 19 Km. SE Pto. Iguazú, Camino “El Ñandú”, S 25° 43' y W 54° 26', 01/02/1976, Leg. Romznczuk et al 625 (BAB). **La Rioja:** Castellanos s/n, MACN-33526. **Ecuador:** **Francisco De Orellana,** Estación científica Yasuní, Río Tiputini, al NO de la confluencia con el R. Tivacuno, Este de la carretera Repsol-YPF, km 7 desvío hacia el pozo Tivacuno, Goroka Villa 1119, 21/08/2001, F 2246267 (Herbarium on-line). **México:** **Tamaulipas,** vecindades de Victoria, Palmer 584, mayo-junio de 1907, F 217849 (Herbario on-line). **Paraguay:** **Caazapá,** localidad de Yataity, 46 km NE de Yute, S 26° 22' y W 56° 5', Schinini, Vanni y Cáceres 27761, 23/03/1993, F 2152911 (Herbario on-line). **Perú:** **Madre de Dios,** Parque Nacional del Manu, Foster y Janson 8356, 13/04/1981, F 1944869 (Herbario on-line).

**Descripción:** Hojas simples, 2.6-9.5 de cm. de largo y 1.4–3.7 cm. de ancho, lamina papirácea, simétricas, microfilos a notofilos, elípticas a ovadas; con base obtusa truncada, levemente cordada y, ápice agudo atenuado o levemente acuminado. Margen entero en el 1/3 inferior de la lámina, y serrado en los 2/3 superior de la lámina. Dientes simples y compuestos, tipo ST/CV (Recto/convexo) con el ápice simple, 1, 2 o 3 dientes por vena secundaria, 1-4 dientes/cm., los dientes están irregularmente espaciados, y separados por senos angulares. Los dientes están irrigados por las venas secundarias, por una bifurcación de las mismas, o por venas de tercera categoría, en todos los casos entran al diente de manera medial. Pecíolo normal y marginal, de 6 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría actinodroma basal (3 venas primarias divergen radialmente desde la base el mismo punto); presenta venas agróficas simples. 3 pares de venas secundarias, craspedodromas o semicraspedodromas; la venación de segunda categoría emerge de manera regular en ángulo agudo (45°); venas curvadas de manera uniforme. Numerosos domacios, ubicados en el ángulo de emergencia de las venas secundarias. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias. Venas de tercera categoría percurrentes opuesto (algunas alternas), de curso recto-sinuoso, emergen en ángulo recto de manera uniforme. Venación de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar. Venación de sexta categoría ramificada. Aréolas bien desarrolladas, 4-5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo u octavo. Venación última marginal ojalada completa.

*Celtis pallida* Torr. var. *Pallida* Hunziker y Dottori 1976

(Figura A8.2 A-D)

**Sinónimos:** *Celtis spinosa* var. *pallida* (Torr.) M.C. Johnst

*Celtis tala* var. *pallida* (Torr.) Planch.

**Distribución:** Provincias de Catamarca, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, La Pampa, La Rioja, Santiago del Estero, Santa Fe, San Juan, San Luis y Tucumán. También en Paraguay, pero es rara. Con área disyunta: en América del norte ocupa distritos áridos del sur de U.S.A. y zona de matorrales de México.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Chaco:** Dep. Gral. Güemes, entre Colonia Castelli y Fortín Lavalle, Col. Ragonese y Castiglioni N° 7096, 18/10/1949, BAB-74070. **Córdoba:** Dep. Calamuchita, embalse Río Tercero, sobre ruta 8. Cel. M.N. Correa et al 6162, 12/11/1974 (BAB). **La Rioja:** en cerros al este de Famatina, Col. A. Krapovickas 7237, 03/04/1949 (BAB).

**Descripción:** Hojas simples, 1.8–3.2 de cm. de largo y 0.8–1.8 cm. de ancho, lamina coriácea, simétricas, nanofilos a microfilos, elípticas a ovadas; con base obtusa redondeada, levemente

cordada y, ápice agudo atenuado. Margen entero en algunas hojas y aserrado en la mitad superior en otras. Pecíolo normal y marginal, de 3-5 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría actinodroma basal (3 venas principales divergen radialmente desde la base en el mismo punto); presenta venas agróficas simples. 3 pares de venas de segunda categoría, broquidodromas; las mismas emergen irregularmente en ángulo agudo (35°-50°); curvadas de manera no uniforme. Con domacios en el ángulo en donde emergen las venas secundarias. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente opuesto y alterno, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto de manera uniforme. Venación de cuarta categoría reticulada al azar. Venas de quinta categoría reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, 4-5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o dos veces. Venación de mayor orden sexto o séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

*Celtis pubescens* (Kunth) Sprengel 1825

(Figura A8.2 E-F)

**Sinónimos:** *Celtis boliviensis* Planch.  
*Celtis brasiliensis* (Gardner) Planch.  
*Celtis diffusa* Planch.  
*Celtis flexuosa* var. *glabrifolia* Griseb.  
*Mertensia brasiliensis* Gardner,  
*Mertensia pubescens* Humb. & Bonpl.

**Distribución:** Provincias de Catamarca, Chaco, Corrientes, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta, Santa Fe y Tucumán. También en Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Corrientes:** Dep. Berón de Astrada, Quicho, Col. G. J. Schwarz 335, 12/07/1944, BAB 71817. **Salta:** Dep. Metán, al norte del Río Concha, sobre ruta 34. Col. M. N. Correa et al 5999, 30/10/1974, MC-2386 (BAB). Dep. La Viña, Finca Ampascachí, 3 km al este del pueblo homónimo, L. J. Novara, 20/01/1983, Museo de Cs. Nat. de Salta BAB 3042. **Tucumán:** Viaducto Cadillal, Col. Dawson y Cortejarena 1782, 03/11/1947, BAB 71456.

**Descripción:** Hojas simples, 3.1–7.0 de cm. de largo y 2.1–4.5 cm. de ancho, lamina papirácea o coriácea, simétricas, microfilos a notofilos, ovadas a elípticas; con base obtusa redondeada, levemente cordada y, ápice agudo acuminado. Margen entero en la base y serrado en la mitad superior. Dientes simples y compuestos, tipo ST/CV (recto/convexo) con el ápice simple, uno o dos dientes por vena secundaria, 4-5 dientes/cm, los dientes están irregularmente espaciados, y separados por senos angulares. Los dientes están irrigados por las venas

secundarias o por una bifurcación de las mismas, en los dos casos entran al diente de manera medial. Peciolo normal y marginal, de 6 mm de largo y 1-3 mm de ancho. Venación de primera categoría actinodroma basal (5 venas primarias divergen de manera radial desde la base el mismo punto); presenta venas agróficas simples. 3-4 pares de venas secundarias, semicraspedodromas; las venas de segunda categoría emergen en forma regular y en ángulos agudos (45°-50°); curvadas de manera uniforme. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias o con una compuesta. Venación de tercera categoría percurrente alternas, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto de manera uniforme. Venas de cuarta y quinta categoría reticuladas al azar. Aréolas bien desarrolladas, 4-5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo u octavo. Venación última marginal ojalada completa.

*Celtis tala* Planchon 1848

(Figura A8.2 G-I)

**Sinónimos:** *Celtis spinosa* var. *weddelliana* (Planch.) Baehni

*Celtis tala* var. *gilliesiana* Planch.

*Celtis tala* var. *weddelliana* Planch.

*Celtis weddelliana* (Planch.) Romanczuk

*Momisia integrifolia* Wedd.

**Distribución:** Provincias de Buenos Aires, Catamarca, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Salta, Santiago del Estero, San Juan, San Luis y Tucumán. También en el sur de Brasil (Estado Rio Grande do Sul) y Uruguay.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **San Juan:** Dep. Valle Fértil, Quebrada del Río Tumanas, S 30° 52' y W 67° 25', Col. Piccinini y Leguizamón 1789, 11/11/1970 (BAB). **San Luis:** Burkart 10943 SI. **Buenos Aires:** Cabrera 1875 SI. Isla Martín García, camino al cementerio, 09/01/1996, Col. Hurrell y Belgrano N° 2619 (BAB). Partido Merlo, Libertad x Pontevedra, Leg. Mazzuconi N° 515, 06/03/1954 (BAB).

**Descripción:** Hojas simples, 3.2-4.0 de cm. de largo y 1.5-2.0 cm. de ancho, lamina papirácea, simétricas, microfilos elípticos; con base obtusa redondeada, levemente cordada y, ápice agudo atenuado, acuminado. Margen entero o aserrado en la mitad superior pero con pocos dientes. Dientes simples, tipo ST/CV (recto/convexo) con el ápice simple, ninguno o un diente por vena secundaria, ninguno o 1 diente/cm., los dientes están separados por senos angulares. Los dientes están irrigados por las venas secundarias o por una bifurcación de las mismas, en los dos casos entran al diente de manera medial. Peciolo normal y marginal, de 6 mm de largo y 1 mm de ancho. Venación de primera categoría actinodroma basal (3 venas principales divergen

de manera radial desde la base); presenta venas agróficas simples, las mismas forman arcos. 3 pares de venas de segunda categoría, craspedodromas o semicraspedodromas; las venas secundarias emergen regularmente en ángulo agudo (50°-55°); curvadas de manera no uniforme. Con domacios en el ángulo en donde emergen las venas secundarias. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente opuesto y alterno, de curso recto o sinuoso, emergen en ángulo recto de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categoría reticulada al azar. Aréolas bien desarrolladas, 4-5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas una o dos veces. Venación de mayor orden sexto o séptimo. Venación última marginal ojalada incompleta.

**Género *Trema* Loureiro 1790**

***Trema micrantha* (L.) Blume 1853**

**(Figura A8.2 J-L)**

**Sinónimos:** *Celtis micrantha* (L.) Sw.

*Rhamnus micranthus* L.

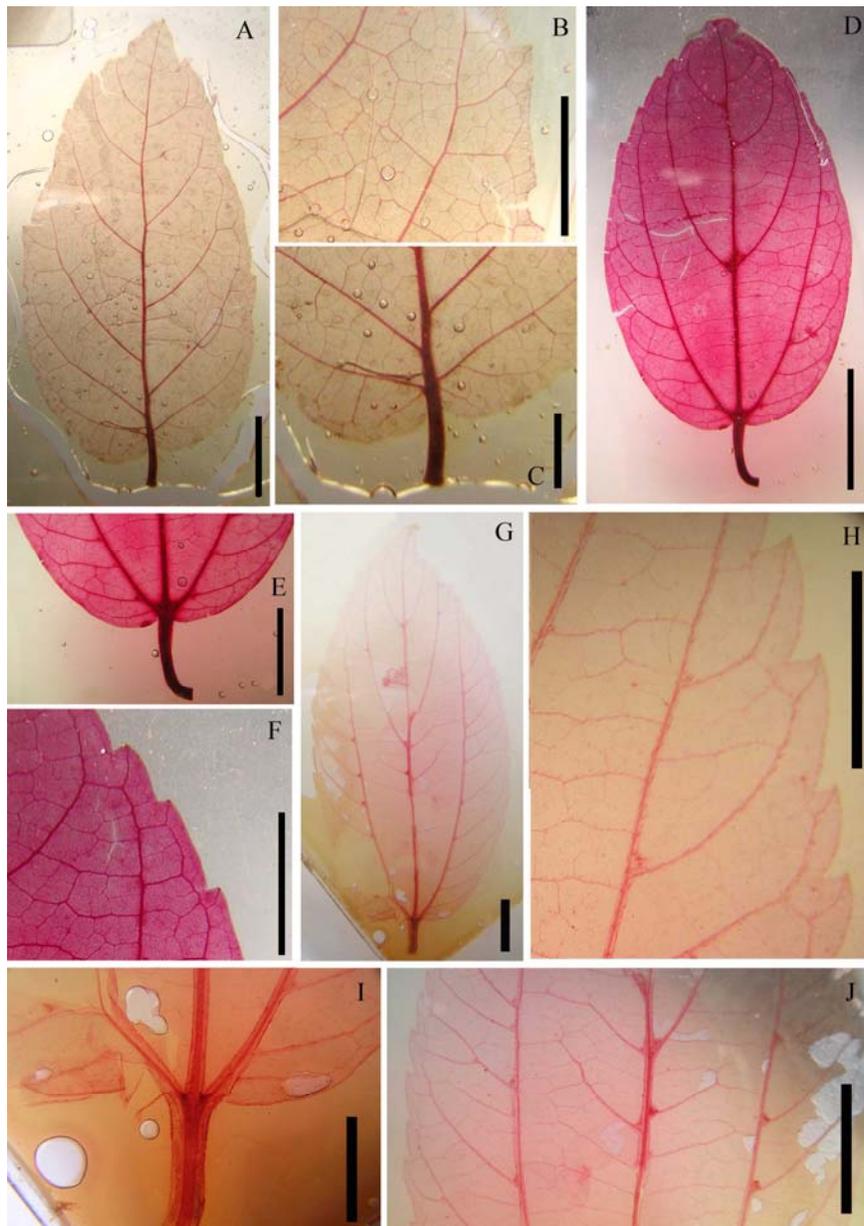
**Distribución:** Provincias de Chaco, Corrientes, Formosa, Misiones, Salta y Tucumán. También en Bolivia, Brasil y Paraguay. Desde la península de Florida en América del norte llega a Sudamérica tropical y subtropical.

**Especímenes estudiados:** **Argentina:** **Misiones:** Dep. El Dorado, Localidad El Dorado, Escuela Aerotécnica, Leg. C. Quarín N° 241, 06/01/1972 (BAB). Dep. Iguazú, Reserva forestal Parque Nac. Iguazú, 1 Km. S del cruce con ruta 101, S 25° 44' y W 54° 26', Leg. C. Romanczuk et al N° 639, 01/02/1976 (BAB). **Tucumán:** Dep. Tafí, localidad Yerba Buena, a orillas del Río Seco, 550 m.s.m., Col. S. Ventura, 23/11/1924, BAB-40390.

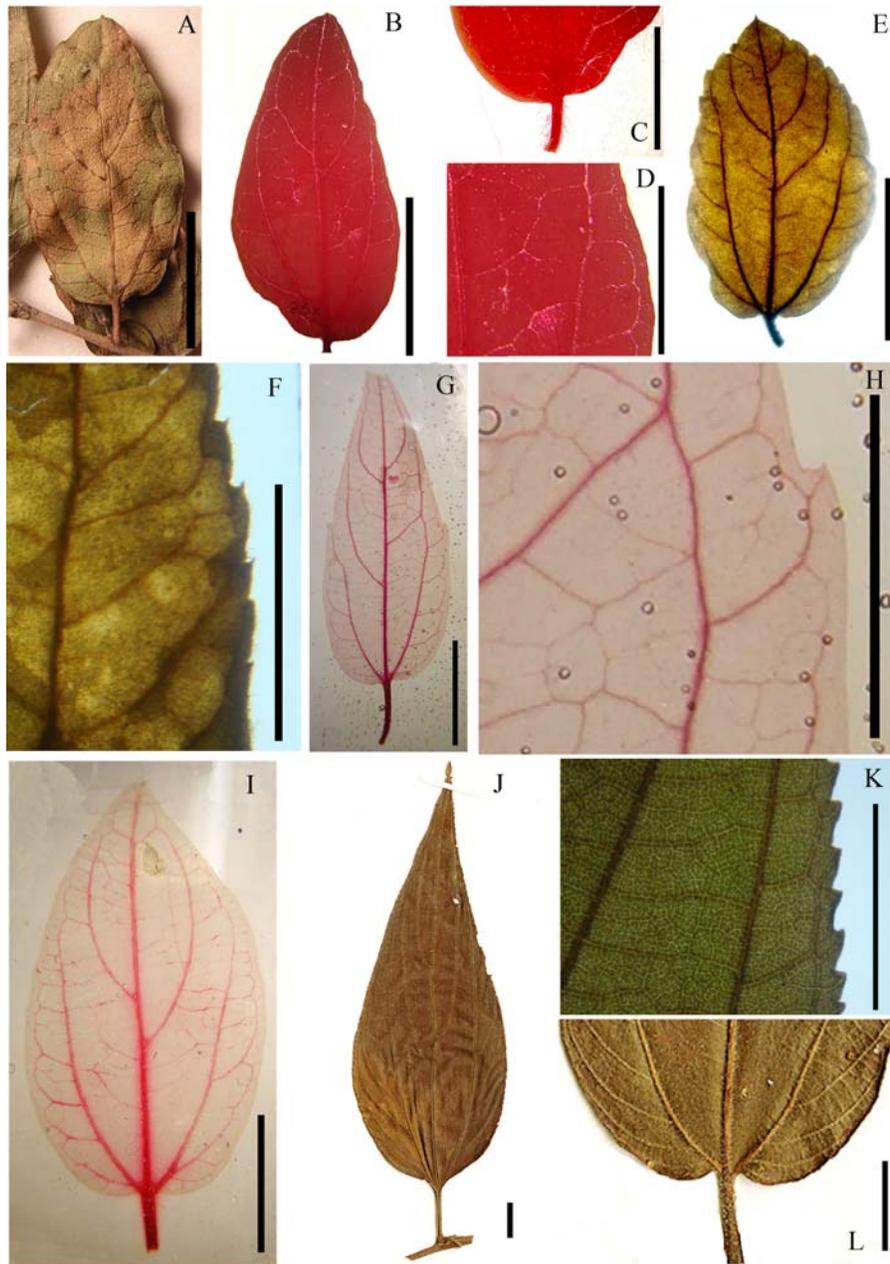
**Descripción:** Hojas simples, alternas, pecioladas, de 6.4–11.7 de cm. de largo y 2.1-4.0 cm. de ancho, lamina papirácea, asimétricas en la base, microfilos a notofilos, ovadas a elípticas; con base obtusa redondeada a truncada, en algunas levemente cordadas y, ápice agudo largamente acuminado. Margen aserrado. Dientes compuestos, tipo ST/CV (recto/convexo) con el ápice simple, 7-12 dientes por vena secundaria, 5-7 dientes/cm., los dientes están regularmente espaciados, y separados por senos angulares. Los dientes están irrigados por las venas secundarias o por una bifurcación de las mismas, en los dos casos entran al diente de manera medial. Pecíolo normal y marginal, de 8-10 mm de largo y 2-3 mm de ancho. Venación de primera categoría actinodroma basal (3 venas primarias divergen radialmente desde la base en el mismo punto); presenta venas agróficas simples, las mismas forman arcos. 3 pares de venas de segunda categoría, semicraspedodromas; las venas emergen de forma regular en ángulo agudo (30°); curvadas de manera uniforme. Con domacios en el ángulo en donde emergen las

venas secundarias. Áreas intercostales bien desarrolladas sin venas intersecundarias. Venación de tercera categoría percurrente opuesto y alterno, de curso recto - sinuoso, emergen en ángulo recto de manera inconsistente. Venación de cuarta y quinta categorías reticulada al azar. Aréolas bien desarrolladas, 4-5 lados y, orientadas al azar. Vénulas ramificadas dos o más veces. Venación de mayor orden séptimo. Venación última marginal ojalada completa.

**Figura A8.1: A-C, *Phyllostylon rhamnoides*** (Ullmaceae), Venturi SI-1907. **A**, Vista general de hoja diafanizada. **B**, Detalle de un diente de la hoja. **C**, Detalle de la base de la hoja, notar que es obtusa redondeada y levemente cordada. **D-F, *Celtis chichape*** (Celtidaceae), Burkart SI-6857. **D**, Hoja diafanizada, observar que el margen es entero en la base y serrado en los 3/4 superior de la lámina. **E**, Detalle de base, se observan 3 venas principales que divergen radialmente desde el mismo punto originando una venación actinodroma basal. **F**, Detalle de venación de dientes compuestos (tipo ST/CV), observar que están irrigados por una bifurcación de las venas secundarias, o por venas de tercer orden, en ambos casos entran al diente de manera medial. **G-J, *Celtis iguanea*** (Celtidaceae), LP-929379. **G**, Hoja diafanizada. **H**, Detalle de los dientes compuestos (tipo ST/CV), están irrigados por las venas secundarias, por una bifurcación de las mismas, o por venas de tercera categoría, en todos los casos entran al diente de manera medial. **I**, Detalle de base. **J**, Detalle de domacios, notar que se ubican en el ángulo de emergencia de las venas secundarias. **Escala: A, D, G 1.0 cm; B, C, E, F, H, I, J 0.5 cm.**



**Figura A8.2: A-D, *Celtis pallida* var. *pallida*.** **A**, BAB-74070, Hoja de ejemplar de herbario, observar los dientes en la parte superior de la hoja. **B**, Correa 6162 (BAB), Hoja diafanizada, notar el margen entero en toda la hoja. **C**, Detalle de base de la hoja. **D**, Detalle de arquitectura de la hoja. **E-F, *Celtis pubescens***, BAB-71456. **E**, Hoja de ejemplar de herbario. **F**, Detalle de venación de alto orden. **G-I, *Celtis tala*.** **G**, Burkart SI-10943, hoja diafanizada, notar que posee dos dientes en todo el limbo foliar. **H**, Burkart SI-10943, detalle de venación de un diente simple (tipo ST/CV), notar que esta irrigado medialemente por una bifurcación de una vena de segunda categoría. **I**, Cabrera SI-1875, hoja diafanizada, observar que presenta el margen entero. **J-L, *Trema micrantha* (Celtidaceae).** **J**, Field Museum of Natural History N° 1976469, hoja de ejemplar de herbario. **K**, Venturi BAB-40390, detalle de venación. **L**, Field Museum of Natural History 2072361, detalle de base de la hoja, notar las 3 venas basales que originan una venación acródroma basal. **Escala:** **A, B, E, G, I, J** 1 cm.; **C, D, F, H, K, L** 0,5 cm.





## CAPITULO 9

## CONSIDERACIONES

## FINALES

## CAPITULO 9

### CONSIDERACIONES FINALES

#### PROTEACEAE

La familia Proteaceae está representada en la paleoflora de Laguna del Hunco por especies fósiles pertenecientes a la subfamilia Grevilleoideae y a las tribus Macadamieae y Oriteae y, posiblemente, Embothriaceae. Se confirma la presencia de *Lomatia occidentalis* (Berry) Frenguelli, *L. patagonica* Frenguelli, *L. preferruginea* Berry, *Orites bivascularis* (Berry) Romero *et al.*, *Roupala patagonica* Durango de Cabrera y Romero, y un género nuevo. Las especies fósiles asignadas previamente a *Embothrium* carecen de sinapomorfías, por lo cual se recomienda tratarlas como dudosas, al menos hasta que se colecten materiales adicionales que permitan la confirmación taxonómica al mencionado género. Queda claro que las tribus Macadamieae y Oriteae ya estarían bien establecidas en el Eoceno temprano, lo mismo ocurriría para la tribu Embothriaceae si los fósiles asignados a *Embothrium* realmente pueden ser incluidos en el género.

Las hojas fósiles de las Proteaceae argentinas se caracterizan por ser altamente variables, simples y/o compuestas, ovadas a oblongo lanceoladas o elípticas, con ápice agudo y obtuso, base aguda decurrente o truncada, y textura coriácea. Pueden ser simétricas o asimétricas, con margen entero o serrado, en éste último caso con dientes simples y/o compuestos. Todas presentan venación de primera categoría pinnada, simple y recta, sin venas agróficas, la de segunda categoría varía entre craspedódroma-semicraspedódroma y camptódroma-broquidódroma y las venaciones de tercera y cuarta categoría son reticuladas, aunque a veces las de tercera pueden ser alternadas y opuestas. Finalmente las aréolas están bien desarrolladas y con vénulas ramificadas dos o más veces.

Las infrutescencias fósiles tienen las sinapomorfías del género *Orites* (folículos elípticos con pedúnculos triangulares que dejan cicatrices rómbicas dispuestas de manera espiralada sobre el eje principal), por lo cual su inclusión dentro del género puede asegurarse.

Desde el punto de vista biogeográfico, Proteaceae es considerada junto con la familia Nothofagaceae típicos ejemplos de distribución disyunta y son usadas con regularidad para explicar modelos biogeográficos. Proteaceae es un grupo relictual del Gondwana, mostrando distribución disyunta (Figura 4.2) siendo sus centros de mayor diversidad Australia y el sur de África. Remarcablemente, sólo miembros de la tribu Macadamieae (subfamilia Grevilloideae) están establecidos en África, América del Sur y Australia, y en cada caso muestran un alto endemismo genérico. Macadamieae se distribuye predominantemente en Australia, al oeste del

Pacífico y este de Asia con un total de 34 géneros, de los cuales 30 son endémicos, destacándose *Gevnina* que en la actualidad tiene distribución disyunta entre el NE de Australia, este de Chile y Argentina (Prance y Plana, 1998). Johnson y Briggs (1963, 1975) propusieron que la familia se habría originado en el norte de Gondwana y la radiación original tuvo lugar en un clima templado-cálido y húmedo. Posteriormente los mismos autores (Johnson y Briggs, 1981) sugirieron que el ancestro de las subfamilias podría haber evolucionado en Gondwana antes de la separación de las masas continentales. También sugirieron que la mayoría de las tribus y subtribus podrían haber evolucionado a comienzos del Cretácico Superior, y que el lugar más probable de la subsecuente divergencia sería Australia, dado que allí se encuentran representadas todas las subfamilias. El polen fósil sugiere que la familia Proteaceae se originó en el norte de Gondwana durante el Cenomaniano y radió por rutas todavía no identificadas a altas latitudes en el sur durante el Turoniano (Dettman y Jarzen, 1998). Aparentemente las subfamilias y muchos de los géneros modernos se podrían haber diferenciado y radiado durante el Santoniano-Maastrichtiano (Dettman y Jarzen, 1990). El registro polínico fósil apoya la hipótesis de que la familia ya estaba diversificada en el Cretácico Superior (Dettmann y Jarzen, 1998). Según Weston y Crisp (1994), que concuerdan con la hipótesis de Dettman y Jarzen, se observa además un marcado descenso en la diversidad y abundancia de polen proteáceo, y la pérdida de algunas características tales como la polinización anemófila debido al incremento en tamaño del grano de polen (Muller, 1979) que les permite el transporte y colonización a larga distancia. Asimismo, Weston y Crisp (1994) mencionan la existencia de eventos vicariantes causados por el rompimiento continental que influyó en un cambio climático. Prance y Plana (1998) propusieron que las Proteaceae pudieron haber arribado a América del Sur vía dos posibles rutas: 1- En el sur de América del Sur (Argentina y sur de Chile) los géneros *Embothrium*, *Lomatia* y *Orites* podrían haber arribado a través de la ruta Australia-Antártida-América del Sur. Estos tres géneros tienen un registro fósil bien conocido en Australia (Hill y Christophel, 1988; Carpenter y Hill, 1988; Jordan *et al.*, 1991; Jordan, 1995; Carpenter y Jordan, 1997; Pole, 1993, 1994 y 1997; Jordan *et al.*, 1998; Vadala y Greenwood, 2001) y en América del Sur (Berry, 1932; Frenguelli, 1943 a; Romero *et al.*, 1988; Ancibor, 1989). De acuerdo a Raven y Axelrod (1974) ésto es una evidencia de la existencia de una conexión terrestre entre Australia-Antártida-América del Sur. Por consiguiente, pudo haberse establecido un intercambio de elementos incluyendo a las Proteaceae (Hill *et al.*, 1995) y 2- El género *Roupala*, endémico de América del Sur tropical, probablemente arribó a América del Sur antes del rompimiento de Gondwana y por lo tanto del enfriamiento climático posterior al Eoceno. La presencia de elementos tropicales de bosques montanos, sustentan la existencia de

condiciones ambientales benignas en la Patagonia durante el Eoceno Inferior, permitiendo la evolución de formas que hoy están restringidas a áreas tropicales. Esto coincide con la interpretación de Menéndez (1971) respecto a la existencia de géneros correspondientes a regiones tropicales o subtropicales observadas en las paleofloras de Río Pichileufú y Laguna del Hunco y con los análisis paleoclimáticos más recientes de Wilf *et al.* (2003, 2005). Raven y Axelrod (1974) sugirieron que *Roupala* pudo haber descendido de un ancestro africano que migró a América del Sur a través del norte de América del Sur durante el Mioceno. Sin embargo, el descubrimiento de *Roupala* en la paleoflora de Laguna del Hunco sugiere otra ruta de dispersión, desde el sur hacia el norte (Durango de Cabrera y Romero, 1988). Troncoso (com. pers.) encontró restos fósiles de *Roupala* en la localidad de Bullileo, cerca de la desembocadura del Río Longaví, Séptima Región, Chile. La localidad de Bullileo está asignada al miembro Malla-Malla, Formación Cura Mallín, de edad miocena (Muñoz y Niemeyer, 1984). Estos hallazgos en sedimentos más jóvenes y en latitudes más bajas con respecto a la paleoflora de Laguna del Hunco avalan una posible migración desde el sur hacia el norte para este género, en donde las condiciones ambientales fueron más favorables.

## MYRTACEAE

La familia Myrtaceae está representada en la Argentina por especies fósiles y modernas pertenecientes a las tribus Myrteae, Eucalypteae y Metrosidereae, de las cuales las dos primeras ya tendrían representantes en Argentina en el Eoceno temprano. Se confirma la presencia de las especies fósiles *Eucalyptus patagonicus* Frenguelli, *Eucalyptus* sp 1 (infrutescencias) y *E.* sp 2 (hojas), *Psidium araciforme* Berry, *Myrcia deltoidea* Engelhardt, *Eugenia* sp, *Myrcianthes* sp, y un género indeterminado. Las especies ?*Myrcia obovata* Berry, ?*Myrceugenia tertiaria* Berry y ?*Carpolithus chubutensis* Durango de Cabrera y Figueroa Romero son consideradas como dudosas, por lo que se sugiere citarlas con precaución. Otras especies fósiles previamente asignadas como miembros de Myrtaceae tanto de la Patagonia argentina y chilena como de Antártida necesitan ser re-estudiadas para confirmar su posición taxonómica y así refinar las hipótesis biogeográficas, pero la confirmación de sus afinidades requieren no sólo colecciones adicionales sino también la revisión de paleofloras de otras edades, lo cual escapa el objetivo de esta tesis.

Es remarcable el hallazgo de fósiles adicionales asignables al género *Eucalyptus*. Si bien se conocía con anterioridad su presencia en Patagonia (Frenguelli, 1953), los sedimentos en los cuales se encontró tienen una edad Miocena; estos nuevos materiales no sólo permitieron

reconfirmar la presencia del género en Argentina y determinar la existencia de dos especies fósiles nuevas, sino también confirmar la presencia del género para el Eoceno Temprano. Los caracteres preservados permiten destacar que las infrutescencias estaban formadas por umbelastros compuestos por 3-5-7 frutos, es en los frutos en los cuales se pueden observar la cicatriz caliptral y el anillo estaminal considerados como sinapomorfías del género *Eucalyptus* subgénero *Symphyomyrtus*. Esto indicaría que para el Eoceno el género *Eucalyptus* ya estaba diversificado. El estudio de la arquitectura foliar de los fósiles asignados a la especie *Myrcia chubutensis* Berry, permitió establecer que los mismos no presentan caracteres del género moderno *Myrcia*, sino de *Eucalyptus*, por lo cual se estableció la sinonimia a *Eucalyptus chubutensis*. Esta sinonimia queda reforzada por los materiales adicionales estudiados en los cuales se observaron caracteres diagnósticos como lo son las venas de segunda categoría, la presencia de la vena intramarginal y las glándulas, combinación observada únicamente en *Eucalyptus*. Estos registros constituyen los más antiguos a nivel mundial para el género.

Generalizando, las hojas asignadas en este trabajo a la familia Myrtaceae se caracterizan por ser simples, de ápice y base variables, de textura membranácea a coriácea y de margen entero; su modelo de venación está caracterizado por la venación de primera categoría pinnada, simple y recta careciendo de venas agróficas, la venación de segunda categoría es siempre camptódroma-broquidódroma con o sin una vena paramarginal, pueden tener uno o dos venas intramarginales o ninguna mientras que las venaciones de tercera y cuarta categorías son percurrente alterna, alterna-opuesta, reticulada o ramificada y las areolas varían entre no desarrolladas y desarrolladas completamente y con vénulas ramificadas una, dos o más veces.

La familia Myrtaceae es considerada un grupo relictual de Gondwana (Johnson y Briggs 1981) y aunque tiene distribución cosmopolita el número de especies es mayor en el Hemisferio Sur (Hora 1978; Johnson y Briggs, 1979, 1981). Sus centros de alta diversidad se hallan en Australia, Asia, América del Sur y América Central. Significativamente, la mayoría de los géneros actuales que producen frutos capsulares están confinados en Australia, Nueva Caledonia, Nueva Zelanda y SE de Asia, con un pequeño número de especies de la tribu Metrosidereae en algunas islas del Pacífico, América del Sur y África; mientras que las especies que producen frutos carnosos muestran una distribución típica pantropical (Basinger et al 2007). Esta distribución podría sugerir que la diversificación de la mayoría de los grupos que poseen frutos capsulares, quizás haya ocurrido posteriormente a la dispersión del ancestro de las Myrtaceae. Dettmann (1989) sugirió que las Myrtaceae con frutos capsulares tendrían un origen en las floras cretácicas de Antártida, y de allí migraron a América del Sur y a Australia durante el Cenozoico. La presencia de *Eucalyptus* en los sedimentos Eocenos de Laguna del

Hunco y su ausencia en la flora actual de Sudamérica sugeriría una distribución pantropical temprana de los primeros linajes de Myrtaceae con una extinción subsiguiente.

Christopell (1994), Ladiges et al (2003) y Greenwood y Christopell (2005) sugirieron que los patrones actuales de distribución de la familia Myrtaceae se originaron durante el Cenozoico como respuesta a las fuerzas tectónicas y al desplazamiento continental, los cuales crearon puentes y barreras sumados a cambios climáticos importantes. Estos fenómenos habrían modificado grandemente los ambientes en Sudamérica, Antártida y Australia, produciendo tanto extinciones (por ejemplo la de *Eucalyptus* en Sudamérica) como apariciones de nuevas especies.

En el Paleoceno Superior de North Dakota, USA (Crane et al 1990) y en el Eoceno Medio del sur de British Columbia (Pigg et al 1992), Canadá, se hallaron frutos fósiles con semillas anatómicamente preservadas que fueron asignados a *Psidium*, y son los más antiguos del mundo para éste género. Sin embargo, los fósiles hallados en Laguna del Hunco asignados a *Psidium*, corresponderían a los registros más antiguos de hojas.

*Eugenia* está establecido en África, América del Sur y Central y Australia, pero la mayor diversidad se detecta en América con más de 300 especies. Johnson y Briggs (1981) hipotizaron que el género *Eugenia* probablemente entró a Australia desde el norte, y aparentemente mostró muy poca especiación dentro del continente (Briggs y Johnson 1979, 1981). El hallazgo del género en los sedimentos de Laguna del Hunco invita a revisar con mayor cuidado esta hipótesis.

## BIXACEAE

Se registra por primera vez la presencia de la familia Bixaceae en la paleoflora de Laguna del Hunco. La misma está representada por especies pertenecientes a las tribus Bixaeae y Cochlospermeae. Se determina la presencia de *Bixa* sp 1 y *B.* sp 2, *Cochlospermum previtifolium* Berry y *Cochlospermum* sp. La presencia de hojas y frutos fósiles asignables a *Cochlospermum* se conocía con anterioridad, pero no existía registro fósil previo de *Bixa*. Tanto los frutos asignados a *Cochlospermum* como las inflorescencias asignadas a *Bixa* mantienen las sinapomorfías necesarias para ubicarlas dentro de los mencionados géneros. Desafortunadamente, los restos reproductivos y vegetativos no se encontraron en conexión orgánica, lo que no nos permite ubicarlos en especies únicas, por lo cual se sugiere establecer diferentes especies.

Las hojas fósiles de Bixaceae se caracterizan por su arquitectura foliar en general, pero

específicamente las especies asignadas a *Bixa* poseen el patrón de venación de segunda categoría camptódroma, y de tercera y cuarta percurrente, mientras que las especies de *Cochlospermum* tienen venación de segunda categoría camptódroma, de tercera percurrente o reticulada al azar, y las de cuarta y quinta categorías reticuladas al azar.

La confirmación de esta familia como un componente de la paleoflora de Laguna del Hunco refuerza la hipótesis de una ruta de dispersión de elementos tropicales desde América del Sur hacia Antártida, y posiblemente también en la ruta inversa. En Antártida, se registraron también fósiles asignados como afines a *Cochlospermum*. Birkenmajer y Zastawniak (1986 a) describen fragmentos de hojas como afines a este género colectados en la Formación Dalmor Bank, Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur, cuya edad ha sido calculada como el límite Paleoceno- Eoceno. Sin embargo debido a su condición fragmentaria y al hecho de que la edad está todavía en disputa este registro debe ser tomado con precaución. Otro hallazgo de fragmentos de hojas asignadas a *Cochlospermum* en Antártida fue el realizado por Birkenmajer et al. (1983) en la flora de edad Oligocena Mount Wavel en la misma isla, pero estas son de un tamaño algo menor que los ejemplares de Laguna del Hunco. Estos hallazgos sugieren una antigua conexión entre Antártida y América del Sur.

La confirmación o no de los fósiles asignados a *Cochlospermum* en Antártida nos permite discutir diferentes escenarios biogeográficos. Romero (1978) considera a *Cochlospermum* como un elemento subtropical dentro de las “paleofloras mixtas”. Estas paleofloras son las que dominaron durante el Paleoceno en la Península Antártica e islas circundantes, y posteriormente las dominantes en el Eoceno en la Patagonia (Zastawniak 1981, Zastawniak et al 1985, Birkenmajer y Zastawniak 1983, 1986a, 1989). Birkenmajer et al. (1985, 1986b, 1987, 2005) construyeron una escala climatoestratigráfica de las fases recurrentes cálida o interglaciar y fría o glacial para la Antártida, y observaron que desde el final del Eoceno hasta mediados del Oligoceno ocurrió una glaciación importante en la Península Antártica. De acuerdo a ello y si consideramos correcta la asignación, *Cochlospermum* provienen de dos formaciones cuyas edades varían entre el límite Paleoceno-Eoceno y Oligoceno-Mioceno. Se puede hipotetizar que al menos *Cochlospermum* podría haber vivido en Antártida durante la fase anterior a la glaciación del Eoceno, la cual correspondería a una época interglaciar en donde habrían condiciones ambientales más benignas para su existencia. Una vez establecida la glaciación, *Cochlospermum* no habría subsistido en esas condiciones. Los hallazgos de *Cochlospermum* en la Flora de Mount Wavel cuya edad está en el límite Oligoceno-Mioceno confirmará la hipótesis de Birkenmajer et al (2005) en la cual sugieren que durante el Oligoceno Superior y todo el Mioceno Inferior ocurrió una época interglaciar con temperaturas cálidas. Lo interesante es

observar el hecho de que exista *Cochlospermum* antes y después de las glaciaciones (Birkenmajer y Zastawniak, 1989), esto podría indicar que *Cochlospermum* aparentemente recolonizaría la Antártida en las épocas interglaciares de condiciones ambientales más favorables, y probablemente habría utilizado un puente que existiría entre Tierra del Fuego y la Península Antártica, en un estado previo a la apertura del pasaje de Drake, o bien su supervivencia se haya debido a que se retrajo a zonas de refugio donde las temperaturas no declinaron tanto, tal como lo hicieron varios géneros durante las glaciaciones cuaternarias (por ejemplo la vegetación endémica de los tepuis venezolanos).

Por otro lado, si consideramos a los fósiles *aff. Cochlospermum* hallados en la Flora de Dufayel Island (Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur) como erróneos, los registros más antiguos de la familia serían los de Laguna del Hunco en Argentina y los de Caleta Cochlogüe en Chile, mientras que los fósiles más modernos serían los de la Flora de Mount Wavel en Antártida. Esto indicaría una ruta de dispersión de norte a sur, desde América hacia Antártida, en el período comprendido entre el Eoceno y el Oligoceno. Queda evidenciado que antes de aceptar una u otra teoría, se impone el reestudio profundo y definitivo de los materiales antárticos.

### **CASUARINACEAE**

El estudio taxonómico de la familia Casuarinaceae revela la presencia del género *Gymnostoma*, considerado como el más primitivo de la familia. Se concluye que Casuarinaceae, hoy extinta en Argentina, constituye un elemento más que refuerza la hipótesis de una alta diversidad y amplia distribución de la familia en paleolatitudes medias australes durante el Paleógeno, proveyendo asimismo datos invaluable para la reconstrucción evolutiva de la familia.

Los caracteres distintivos hallados en numerosas ramas, infrutescencias, y flores estaminadas con polen, permiten identificar a estos restos como pertenecientes al género *Gymnostoma*, estando representado por al menos 3 especies. Los fósiles descritos en esta tesis son de especial interés ya que representan los únicos megafósiles de Casuarinaceae registrados fuera de la región de Australia y son los registros más antiguos para ramas vegetativas e inflorescencias masculinas con polen del mundo. Si bien todos los megafósiles de Patagonia provienen del Eoceno temprano del yacimiento Laguna del Hunco, los granos de polen dispersos de Casuarinaceae han sido encontrados en al menos 5 localidades de Patagonia (en latitudes que van de 37° a 46° S), en sedimentos cuyas edades van desde el Paleoceno temprano al Eoceno. Esta diversidad y abundancia puede ser interpretada como evidencia de

que *Gymnostoma* fue un importante componente y estaba bien establecido en las floras regionales, al menos para el Eoceno temprano en Patagonia.

La ausencia de Casuarinaceae en la “flora mixta” de Río Pichileufú, levemente más joven (47.5 m.a.) pero igualmente diversa (Wilf *et al.*, 2005), localizada a 160 Km. al noroeste de Laguna del Hunco y en una paleolatitud casi similar, sugiere que la familia se extinguió en Patagonia poco después del óptimo climático del Eoceno temprano. La evidencia palinológica también apoya esta interpretación.

### **CELTIDACEAE**

Al revisar los fósiles asignados a la especie fósil *Celtis ameghinoi* Berry se observó que no poseen las sinapomorfías de la familia Celtidaceae, por lo cual se descarta la presencia de esta familia en la paleoflora en estudio. Cabe mencionar que dentro de lo que Berry denominó “*Celtis ameghinoi*” se hallaron 2 morfotipos, los cuales podrían pertenecer a diferentes familias. Estos fósiles deben ser reevaluados y comparados con especies actuales de otras familias incluidas en el complejo Urticales (sensu APG 2003), en especial con especies de las familias Ulmaceae y Urticaceae con los cuales parecen compartir más caracteres.

El hecho de que se haya descartado la presencia de esta familia, históricamente reconocida como presente en la paleoflora de Laguna del Hunco, es de gran importancia ya que nos lleva a reevaluar en el futuro la posible presencia de otras familias en la paleoflora.

### **CONCLUSIONES**

Basado en los resultados presentados en los capítulos anteriores, se confirma que la paleoflora de Laguna del Hunco incluye especies asignables a las familias Proteaceae, Myrtaceae, Casuarinaceae, y Bixaceae. Se concluye además que los fósiles previamente asignados a la especie *Celtis ameghinoi* no pueden ser considerados como miembros de la familia Celtidaceae, por lo cual se descarta la presencia de la familia en estos sedimentos por el momento.

Queda claro que la paleoflora de la Laguna del Hunco estuvo compuesta al menos por miembros de la Región Neotropical (tales como *Bixa*, *Cochlospermum*, *Eugenia*, *Myrcianthes* y *Psidium*), de la Región Antártica-Subantártica (como *Embothrium*, *Lomatia*), en conjunto con elementos endémicos de la Región Australiana (*Gymnostoma*, *Eucalyptus*, *Akania*). Esto estaría reforzando la hipótesis de que la paleoflora de la Laguna del Hunco era una paleoflora mixta,

tal como fue sugerido anteriormente por otros autores, o tal vez esta combinación de elementos de distintas regiones podría estar indicando la presencia de una paleoflora de transición, en la cual se observan elementos con distintos requerimientos ecofisiológicos, los cuales todavía se estarían adaptando a las nuevas características climáticas asociadas con los cambios geológicos.

Las extinciones de los géneros *Gymnostoma* y *Eucalytus* en América, en adición a la de *Akania*, podrían relacionarse a los cambios paleoambientales/paleoclimáticos y paleoecológicos que fueron causados no sólo por el deterioro global de las temperaturas y las precipitaciones observado durante el Eoceno medio-superior, sino también por los grandes cambios geológicos.

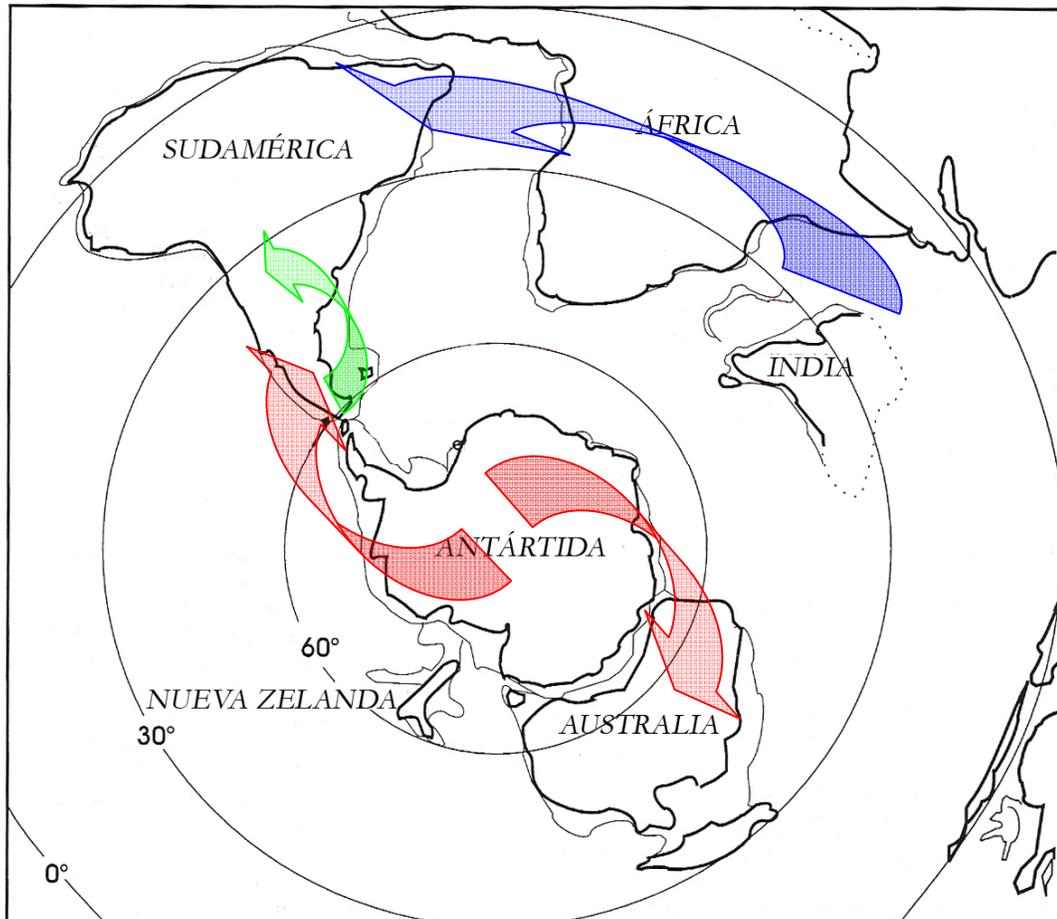
Los datos obtenidos en este estudio en conjunto con una revisión extensiva bibliográfica, permiten hipotetizar posibles patrones de distribución y rutas probables de distribución para las familias estudiadas. La hipótesis que surge a partir de esta tesis es que probablemente hayan existido tres rutas de dispersión para las familias estudiadas (Figura 9.1), a saber: 1- Ruta Americana, 2- Corredor Sudamérica-Antártica-Australia y 3- Ruta Boreal o Africana (por Conexión América – África – India - Australia).

1- Ruta Americana: sería la que habrían tomado los grupos posiblemente originarios del Hemisferio Norte o del Norte de Sudamérica que evolucionaron a partir de antiguos linajes que arribaron a Patagonia durante el Cretácico, a través de un corredor tropical establecido entre Norte América y Sudamérica y que, por su distribución en climas tropicales, no pudieron migrar desde otras regiones del Gondwana.

2) Corredor de Sudamérica – Antártida – Australia: seguido por grupos que migrarían por conexión Sudamérica-Antártida-Australia, característicos de climas templados de América y Australia (*Lomatia*, *Orites*, *Eucalyptus*, *Cochlospermum* y *Gymnostoma*). Las rutas migratorias propuestas podrían ser en sentido SE → NO para el oeste de la Antártida mientras que para la parte este lo serían en sentido inverso. Estas dispersiones podrían haberse establecido en un intercambio terrestre de elementos hacia ambos lados.

3) Ruta Boreal o Africana (por Conexión América – África – India - Australia): seguida por grupos que migrarían por conexión América – África – India - Australia, característicos de climas tropicales y subtropicales (*Eugenia* y *Psidium*). Debido a sus requerimientos climáticos estos grupos no podían dispersarse por la vía Antártica a altas paleolatitudes.

**Figura 9.1:** PROBABLES RUTAS DE DISTRIBUCIÓN PARA LAS FAMILIAS ANALIZADAS. EN VERDE RUTA AMERICANA; EN ROJO CORREDOR DE SUDAMÉRICA – ANTÁRTIDA – AUSTRALIA; Y EN AZUL RUTA BOREAL O AFRICANA (O CONEXIÓN AMÉRICA-ÁFRICA, INDIA, AUSTRALIA).





## **BIBLIOGRAFÍA**

- Alverson, W. S., K. G. Karol, D. A. Baum, M. W. Chase, S. M. Swensen, R. McCourt y K. J. Sytsma. 1998. Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: evidence from rbcL sequence data. *American Journal of Botany* 85: 876-887.
- Ancibor, E. 1989. Determinación xilológica de una raíz petrificada de Proteaceae de la Formación Río Turbio (Eoceno) Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 25: 289-295.
- Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531-553.
- Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- Anzótegui, L. 2002. Hojas de Myrtaceae de la Formación San José (Mioceno Medio), provincia de Tucumán, Argentina. *Ameghiniana* 39: 321-330.
- Aragón, E. y M. M. Mazzoni. 1997. Geología y estratigrafía del complejo volcánico piroclástico del Río Chubut medio (Eoceno), Chubut, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 52: 243-256.
- Aragón, E. y Romero, E. J.. 1984. Geología, paleoambientes y paleobotánica de yacimientos terciarios del occidente de Río Negro, Neuquén y Chubut. *9º Congreso Geológico Argentino. Actas* 4: 475-507. San Carlos de Bariloche.
- Archangelsky, S. 1962. Conceptos y métodos en Paleobotánica. *Publicaciones de la Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Serie técnica y didáctica* 9: 1-34.
- Archangelsky, S. 1967. Estudio de la Formación Baqueró, Cretácico Inferior de Santa Cruz, Argentina. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 5, *Paleontología* 32: 64-171.
- Archangelsky, S. 1973. Palinología del Paleoceno de Chubut. I Descripciones Sistemáticas. *Ameghiniana* 10: 339-399.
- Archangelsky, S. 1974. Sobre la edad de la tafoflora de Laguna del Hunco, Chubut. *Ameghiniana* 11: 413-417.
- Ardie, R. J. 1964. Geological history. En Priestley R., R. J. Ardie y G de Q. Robin (Eds.) *Antarctic Research*: 117-162. London.
- Askín, R. A. y A. M. Baldoni. 1998. The Santonian through Paleogene Record of Proteaceae in the Southern South America–Antarctic Peninsula Region. *Australian Systematic Botany* 11: 373–390.

- Bande, M. B., R. C. Mehrotra y U. Prakash. 1986. Occurrence of Australian element in the Deccan Intertrappean flora of India. *Palaeobotanist* 35: 387-389.
- Banks, M. R. y N. Ahmad. 1959. Notes on the Cainozoic history of western Tasmania - 'Malanna' glaciation. *Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 93: 117-127.
- Basinger, J. F., D. R. Greenwood, P. G. Wilson y D. C. Christophel. 2007. Fossil flowers and fruits of capsular Myrtaceae from the Eocene of South Australia. *Canadian Journal of Botany* 85: 204-215.
- Beeskow, A., H. del Valle y C. M. Rostagno. 1987. Los sistemas fisiográficos de la región árida y semiárida de la Provincia del Chubut. *Subsecretaría de Estado de Ciencia y Técnica (SECYT)*. Bariloche. Argentina.
- Bernardello, L. M. 1984. Proteaceae. En Hunziker A.T. (Ed.). Los géneros de fanerógamas de Argentina: claves para su identificación. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 23: 213-214.
- Berry, E.W. 1922. The flora of the Concepción Arauco coal measures of Chile. *John Hopkins University, Studies in Geology* 4: 73-142.
- Berry, E. W. 1924. A fossil *Celtis* from Colombia. *Torreya* 24:44-46.
- Berry, E. W. 1925. A Miocene flora from Patagonia. *John Hopkins University, Studies in Geology* 6: 183-233.
- Berry, E. W. 1926. *Cocos* and *Phymatocaryon* in the Pliocene of New Zealand. *American Journal of Science* 12:181-184.
- Berry, E. W. 1928. Tertiary fossil plants from the Argentine Republic. *Proceedings of the United States National Museum* 73:1-27.
- Berry, E. W. 1932. Fossil plants from Chubut territory collected by the Scarrit Patagonian expedition. *American Museum of Natural History Novitates* 53: 1-10.
- Berry, E. W. 1935. A fossil *Cochlospermum* from northern Patagonia. *Bulletin of Torrey Botanical Club* 62: 65-67.
- Berry, E. W. 1937 a. An upper Cretaceous flora from Patagonia. In Contributions to Paleobotany of South America. *John Hopkins University Studies in Geology* 12:11-31
- Berry, E. W. 1937 b. Reid on *Celtis*. *Science* 186: 349.
- Berry, E. W. 1938. Tertiary flora from the Río Pichileufú, Argentina. *Geological Society of America, Special Paper* 12: 1- 149.
- Bertels, A. 1980. Foraminíferos y ostrácodos de las "Lutitas de Río joyel" (Oligoceno) de la cuenca de Ñirihuau, Provincia de Río Negro, República Argentina. *Ameghiniana* 17: 49-52.

- Birkenmajer, K., A. Gazdzcki, K. P. Krajewski, A. Przybycin, A. Solecki A. Tatur y Ho Il Yoon. 2005. First Cenozoic glaciers in West Antarctica. *Polish Polar Research* 26: 3-12.
- Birkenmajer, K., W. Narebski, M. Nicoletti y C. Petrucciani. 1983. Late Cretaceous through Late Oligocene K-Ar ages of the King George Island Supergroup volcanics, South Shetland Islands (West Antarctica). *Bulletin of the Polish Academy of the Sciences, Earth Sciences* 30: 133-143.
- Birkenmajer, K., A. Gazdzcki, H. Kreuzer y P. Muller. 1985. K-Ar dating of the Melville Glaciation (Early Miocene) in West Antarctica. *Bulletin of the Polish Academy of the Sciences, Earth Sciences* 33:15-23.
- Birkenmajer, K., M. C. Delitala, W. Narebski, M. Nicoletti y C. Petrucciani. 1986 b. Geochronology of Tertiary island-arc volcanics and glaciogenic deposits, King George Island, South Shetland Islands (West Antarctica). *Bulletin of the Polish Academy of the Sciences, Earth Sciences* 34: 257-273.
- Birkenmajer, K. y E. Luczkowska. 1987. Foraminiferal evidence for a Lower Miocene age of a glaciomarine and related strata, Moby Dick Group, King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Studia Geologica Polonica* 90: 81-123.
- Birkenmajer, K. y E. Zastawniak. 1986 a. Plant remains of the Dufayel Island Group (Early Tertiary?), King George Island, South Shetland Islands (west Antarctica). *Acta Palaeobotanica* 26: 33-54.
- Birkenmajer, K. y E. Zastawniak. 1989. Late Cretaceous Early Tertiary Floras of King George Island, West Antarctica: their stratigraphic distribution and palaeoclimatic significance. En Crame, J. A. (Ed.). *Origins and evolution of the Antarctic biota. Geological Society of London Special Publications* 47: 217-226.
- Biró Bagóczy, L. 1982. Revisión y redefinición de los “estratos de Quiriquina”, Campaniano-Maastrichtiano, en su localidad tipo, en la isla Quiriquina, 36° 37' Lat. Sur, Chile, Sudamérica, con un perfil complementario de Cocholgüe. *Contribuciones del Departamento de Geociencias, Universidad de Concepción* 5: 29-64.
- Blakely, W. F. 1934. A key to the Eucalypts. *The Workers Trustees*, Sydney.
- Boelcke, O. 1992. Plantas vasculares de la Argentina (nativas y exóticas). *Editorial Hemisferio Sur*. Buenos Aires.
- Brussa, C. A. 1994. *Eucalyptus*. Especies de cultivo más frecuente en Uruguay y regiones de clima templado. *Editorial Hemisferio Sur*, Buenos Aires.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Tomo 2. *Editorial ACME*, Buenos Aires.

- Calderón de Rzedowski, G. 1994. Cochlospermaceae. *En Flora del Bajío y de Regiones Adyacente, Fascículo* 28: 1-6. México.
- Campbell, J. D. 1985. Casuarinaceae, Fagaceae, and other plant macrofossils from Kaikorai leaf beds (Miocene) Kaikorai Valley, Dunedin, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 23: 311-320.
- Campbell, J. D. y A. M. Holden. 1984. Miocene casuarinacean fossils from Southland and Central Otago, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 22: 159-167.
- Carpenter, R. J. 1994. Cuticular morphology and aspects of the ecology and fossil history of North Queensland rainforest Proteaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 116: 249-303.
- Carpenter, R. J. y R. S. Hill. 1988. Early tertiary *Lomatia* (Proteaceae) Macrofossils from Tasmania, Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 56: 141-150.
- Carpenter, R. A., Hill, R. y G. Jordan. 1994. Cenozoic vegetation in Tasmania: macrofossil evidence. En Hill, R. S. (Ed.), *History of the Australian Vegetation. Cretaceous to Recent. Cambridge University Press*: 276-298.
- Carpenter, R. J. y G. J. Jordan. 1997. Early Tertiary macrofossils of Proteaceae from Tasmania. *Australian Systematic Botany* 10: 533-563.
- Carpenter, R. J., G. J. Jordan y R. Hill. 1994. *Banksiaephyllum taylorii* (Proteaceae) from the late Paleocene of New South Wales and its relevance to the origin of Australia's scleromorphic flora. *Australian Systematic Botany* 7: 385-392.
- Carpenter, R. J. y M. S. Pole. 1995. Eocene Plant Fossils from the Lefroy and Cowan Paleodrainages, Western Australia. *Australian Systematic Botany* 8: 1107-1154.
- Casamiquela, R. M. 1961. Un Pipoideo fósil de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata, Serie Paleontología* 4: 71-123.
- Casamiquela, R. M. 1965. Nuevos ejemplares de *Shelania pasculi* (Anura, Pipoidea) del Eoterciario de la Patagonia. *Ameghiniana* 4: 40.
- Cazau, L.; Manzini, D.; Cangini, J. y L. Spalletti. 1989. Cuenca de Ñirihuau. En Chebli, G y Spalletti, L. (Eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas. Correlación Geológica* 6: 299-318.
- Christophel, D. C. 1980. Occurrence of *Casuarina* Megafossils in the Tertiary of South-eastern Australia. *Australian Journal of Botany* 28: 249-259.
- Christophel, D. C. 1994. The early Tertiary macrofloras of continental Australia. En Hill, R. S. (Ed.), *History of the Australian vegetation: Cretaceous to Recent. Cambridge University Press*: 262-275.

- Christophel, D. C., W. K. Harris y A. K. Syber. 1987. The Eocene flora of the Anglesea Locality, Victoria. *Alcheringa* 11: 303-323.
- Christophel, D. C. y S. Lys. 1986. Mummified leaves of two new species of Myrtaceae from the Eocene of Victoria, Australia. *Australian Journal of Botany* 34: 649-662.
- Christophel, D. C., L. J. Scriven y D. R. Greenwood. 1992. An Eocene megafossil flora from Nelly Creek, South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 116: 65-76.
- Cladera, G. 1998. Estratigrafía del Cretácico Inferior en la zona de Meseta Baqueró, Provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Tesis de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (Inédito)*.
- Cladera, G; R. Andreis y S. Archangelsky. 1999. Baqueró Group: A new stratigraphic proposal for the Cretaceous of Santa Cruz province, Argentina. *7° International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Buenos Aires, Abstracts*: 1.
- Cladera, G; R. Andreis, S. Archangelsky y N. R. Cúneo. 2002. Estratigrafía del Grupo Baqueró, Patagonia (provincia de Santa Cruz, Argentina). *Ameghiniana* 39: 3-20.
- Coetze, J. A. y J. Muller. 1984. The phytogeographic significance of some extinct Gondwana pollen types from the Tertiary of the Southwestern Cape (South Africa). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 1088-1099.
- Coira, B. 1979. Descripción geológica de la Hoja 40d, Ingeniero Jacobacci, provincia de Río Negro. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* 168.
- Colhoun, E. A., G. Van der Geer, R. S. Hill y T. Bird. 1989. Interglacial pollen and plant macrofossils from Langdon River, western Tasmania. *New Phytologist* 111: 531-548.
- Corner, E. J. H. 1976. The seeds of dicotyledons. *Cambridge University Press, Volumen 1 y 2*.
- Crane, P. R.; S. R. Manchester y D. L. Dilcher. 1990. A preliminary survey of fossil leaves and well-preserved reproductive structures from the Sentinel Butte Formation (Paleocene) near Almont, North Dakota. *Fieldiana, Geological Publication* 1418: 63.
- Cronquist, A. 1981. In An integrated system of classification of flowering plants. *Columbia University Press, New York*.
- Cronquist, A. 1988. The Evolution and Classification of flowering Plants. *The New York Botanical Garden*.
- Dahlgren, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nordic Journal of Botany* 3: 119-149.

- Day, R. W., W. G. Whitaker, C. G. Murray, I. H. Wilson y K. G. Grimes. 1983. Queensland Geology. A companion volume to the 1: 2 500 000 scale geological map (1975). *Publications of the Geological Survey of Queensland*, 383: 1-194.
- De Candolle, A. P. 1828. Myrtaceae. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 3: 207-296.
- Dettmann, M. E. 1989. Antarctica: Cretaceous cradle of austral temperate rainforests?. En Crame, J. A. (Ed.), *Origins and Evolution of the Antarctic Biota. Geological Society of London Special Publication* 147: 89-105.
- Dettmann, M. E. y D. M. Jarzen. 1990. The Antarctic/Australian rift valley: Late Cretaceous cradle of northeastern Australian relicts?. *Review of Palaeobotany and Palynology* 65: 131-144.
- Dettmann, M. E. y D. M. Jarzen. 1991. Pollen evidence for late Cretaceous differentiation of Proteaceae in southern polar forests. *Canadian Journal of Botany* 69: 901-906.
- Dettmann, M. E. y D. M. Jarzen. 1998. The Early History of the Proteaceae in Australia: the Pollen Record. *Australian Systematic Botany* 11:401-438.
- Dilcher, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Botanical Review* 40: 1-157.
- Dilcher, D. L., D. C. Christophel, H. Omroa Bhagwandin y L. J. Scriven. 1990. Evolution of the Casuarinaceae: Morphological comparisons of some extant species. *American Journal of Botany* 77: 338-355.
- Dimitri, J. M. y E. N. Orfila. 2000. Tratado de morfología y sistemática vegetal. *Editorial Acme S.A.C.I.*, Buenos Aires.
- Dizeo de Strittmatter, C. G. 1973. Una nueva técnica de diafanización. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15: 126-129.
- Dottori, N. 1994. Anatomía reproductiva en Ulmaceae sensu lato. IV. Fertilización, ontogenia de la semilla y plántula en *Phyllostylon rhamnoides* y *Celtis tala*. *Kurtziana* 23: 25-52.
- Dottori, N. y A. T. Hunziker. 1994. Ulmaceae y Celtidaceae. *Flora Fanerogámica de Argentina Fascículo* 2, 63 y 63a: 1-11. *Proflora, Conicet*.
- Doubinger, J. 1972. Evolution de la flore (pollens et spores) au Chili central (Arauco), du Crétacé supérieur au Miocène. *Compte Rendu Société de Biogéographie* 427:17-25.
- Doubinger, M. y A. Chotin. 1975. Etude palynologique de lignites tertiaries du basin D'Arauco-Concepción (Chili). *Revista Española de Micropaleontología* 7: 549-565.
- Douglas, A. W. 1995. Morphological features: Eleagnaceae, Proteaceae I. En P. McCarthy (Ed.). *Flora of Australia, Melbourne: ABRS/CSIRO*: 16: 6-14.

- Durango de Cabrera, J. y E. J. Romero. 1988. *Roupala patagonica* n. sp. de Laguna del Hunco (Paleoceno), Provincia Chubut, Argentina. 5° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas 3: 121-124.
- Durango de Cabrera, J. y M. R. Figueroa Romero. 1990. *Carpolithus chubutensis* n. sp. morfogénero del paleoceno de Chubut, República Argentina. 5° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas 7: 189-194
- Dusén, P. 1899. Über die Tertiäre Flora del Magellansländer I. En Nordenskjöld, O. (Ed.) *Wissenschaftliche Ergebnisse der Expedition Magellansland 1895-1897*. 8d I: 27-108.
- Dusén, P. 1908. Über die tertiäre Flora der Seymour-Insel. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903*. III: 1-27.
- Elliot, D. H. y T. A. Trautman. 1982. Lower Tertiary strata on Seymour Island. En Craddock, C. (Ed.), *Antarctic Geoscience University Wisconsin Press*, Madison 287-297.
- Engelhardt, H. 1891. Über Tertiäripflanzen von Chile. *Abhandlungen der Senkenbergischen Naturforschenden Gessellschaft* 16: 629-692.
- Engelhardt, H. 1905. Bemerkungen zu chilenischen Tertiäripflanzen. *Abhandlungen der Senkenbergischen Naturforschenden Gessellschaft, Isis Dresden* 1905: 69-72.
- Erize, F. 1998. Palo amarillo (*Phyllostylon rhamnoides*). El nuevo libro del Árbol (especies forestales de la Argentina occidental). Editorial El Ateneo, 120 pp.
- Ettingshausen, C. von. 1888. Contributions to the Tertiary flora of Australia. *Memoirs of the Geological Survey of New South Wales, Palaeontology* 2: 1-189.
- Ettingshausen, C. von. 1891. Contributions to the knowledge of the fossil flora of New Zealand. *Transactions of the New Zealand Institute* 23: 237-310.
- Fensterseifer, H.C., E. Soliani, M. A. F. Hansen y F. L. Troian, F. L. 1988. Geología e estratigrafía da associacao de rochas do setor centro-norte da península Fildes, Ilha Rei George, Shetland do Sul, Antártica. Ser. Cient. *Instituto Antártico Chileno* 38: 29-43.
- Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. Vol. II. Buenos Aires.
- Fiori, A. 1938. Filliti terziare Della Patagonia II, Filliti del Rio Ñirihuau. *Giornale di Geologia, Annali del Museo Geologico di Bologna* 14: 41-117.
- Fiori, A. 1940. Filliti terziare Della Patagonia III, Filliti di Chenque-Ñiyéu. *Giornale di Geologia, Annali del Museo Geologico di Bologna* 14: 94-143.
- Fitzsimons, S. J., E. A. Colhoun, G. van der Geer y R. S. Hill. 1990. Definition and character of the Regency Interglacial and Early-Middle Pleistocene stratigraphy in the King Valley, western Tasmania, Australia. *Boreas* 19: 1-15.

- Foster, A. S. 1953. Techniques for the study of venation patterns in the leaves of angiosperms. *Proceedings of the International Botanical Congress* 1950: 586-587.
- Frenguelli, J. 1943a. Proteáceas del Cenozoico de Patagonia. *Notas Museo de La Plata* 8: 201-213.
- Frenguelli, J. 1943b. Restos de *Casuarina* en el Mioceno de El Mirador, Patagonia Central. *Notas del Museo de La Plata* 8: 349-354.
- Frenguelli, J. 1953a. Restos del género “*Eucalyptus*” en el Mioceno del Neuquén. *Notas del Museo de La Plata* 16: 209-213.
- Frenguelli, J. 1953b. La flora fósil de la región del alto Río Chalía en Santa Cruz Patagonia. *Notas del Museo de La Plata* 16: 239-257.
- Frenguelli, J. y L. R. Parodi. 1941. Una Chusquea fósil de El Mirador (Chubut). *Notas del Museo de La Plata* 32: 235-238.
- Frutos, J.; P. Mencarini, M. Pincheira, Y. Bourret y G. Alfaro. 1982. Geología de la isla Quiriquina. 3º *Congreso Geológico Chileno*, Concepción-Chile, *Actas* III: F307-F338.
- Gandolfo, M. A.; S. A. Marensi y S. N. Santillana. 1998. Flora y paleoclima de la Formación La Meseta (Eoceno medio), Isla Marambio (Seymour), Antártida. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 5: Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*: 155-162.
- Gandolfo, M. A., M. C. Zamaloa, C. C. González, N. R. Cúneo, P. Wilf y E. J. Romero. 2004. Early history of Casuarinaceae in the Paleogene of Patagonia, Argentina. *International Organization of Paleobotany Seventh Quadrennial Conference*, Bariloche, Argentina, *Abstracts*: 36-37.
- Gayó, E., L. F. Hinojosa y C. Villagran. 2005. On the persistence of tropical paleofloras in central Chile during the Early Eocene. *Review of Palaeobotany and Palynology* 137: 41-50.
- George, A. S. 1998. *Proteas* in Australia. An overview of the current state of taxonomy of the Australian Proteaceae. *Australian Systematic Botany* 11: 257-266.
- George, A. S. y B. P. M. Hyland. 1995. *Orites*. En McCarthy, P. (Ed.), *Flora of Australia*, CSIRO Australia: Melbourne. *Volume 16: Eleagnaceae, Proteaceae*: 1346-1352.
- Giannasi, D. E. 1978. Generic relationships in the Ulmaceae based on flavonoid chemistry. *Taxon* 27: 331-344.
- Golluscio, R.A., R.J.C. León y S.B. Perelman. 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del oeste del Chubut. Su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 21: 299-324.

- González, C. C., M. A. Gandolfo y N. R. Cúneo. 2004. Leaf Architecture and Epidermal characters of the Argentinean species of Proteaceae. *International Journal of Plant Sciences* 165: 521-536.
- González, C. C., M. A. Gandolfo, M. C. Zamaloa, N. R. Cúneo, P. Wilf y K. Johnson. 2006. Revision of the Proteaceae macrofossil record from Patagonia, Argentina. *The Botanical Review* 73: 1-32.
- González Bonorino, F. 1972. Geología de la región de San Carlos de Bariloche: un estudio de las formaciones terciarias de Grupo Nahuel Huapi. *Fundación Bariloche*.
- González Bonorino, F. 1973. Geología del área entre San Carlos de Bariloche y Llao-Llao, provincia de Río Negro. *Fundación Bariloche, Depto. Recursos Naturales y Energía, Publicación* 16.
- González Díaz, E., 1979. La edad de la Formación Ventana en el área al norte y al este del Lago Nahuel Huapi. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 34: 113-124.
- Gradstein, F. M., F. P. Agterberg, J. G. Ogg, J. Hardenbol, P. van Veen, J. Thierry y Z. Huang. 1994. A Mesozoic time scale. *Journal of Geophysical Research* 99: 24051-24074.
- Graham, A. 1987. Tropical American Tertiary floras and Paleoenvironments: Mexico, Costa Rica, and Panamá. *American Journal of Botany* 74: 1519-1531
- Greenwood, D. R. y D. C. Christopell. 2005. The origins and Tertiary history of Australian “tropical” rainforests. Cap. 18. En Bermingham, E., C. Dick y C. Moritz (Eds.), *Tropical rainforests: past, present and future*. Chicago University Press III: 336-373. Chicago.
- Groeber, P. 1942. Rasgos geológicos de la región ubicada entre los paralelos 41° y 44° y entre los meridianos 67° y 71°. *1° Congreso Panamericano de Ingeniería, Minas y Geología. Actas II*: 368-379, Chile.
- Groeber, P. 1954. La serie andesítica Patagónica: sus relaciones, posiciones y edad. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 9: 39-42.
- Grundzinskaya, I. A. 1967. The Ulmaceae and reasons for distinguishing the Celtidoideae as a separate family Celtidaceae Link. *Botanicheskii Zhurnal* 52: 1723-1749.
- Guantay, M. A. 2004 a. Morfo-anatomía y arquitectura foliar de *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg (Myrtaceae). *Lilloa* 41: 85-92.
- Guantay, M. A. 2004 b. Morfo-anatomía y arquitectura foliar de *Myrrhinium atropurpureum* var. *octandrum* Benth. (Myrtaceae). *Lilloa* 41: 31-39.
- Guerin, G. y R. S. Hill. 2003. *Gymnostoma tasmanianum* sp. nov., a fossil Casuarinaceae from the Early Oligocene of Little Rapid River, Tasmania, Australia. *International Journal of Plant Sciences* 164: 629-634.

- Gunckel Luer, H. 1957. Proteáceas fósiles de la Patagonia. *Academia Chilena de Ciencias Naturales*: 23–27.
- Harden, G. J. 1990. Proteaceae. En Harden, G. J. (Ed.), *Flora of New South Wales, New South Wales University Press, Volumen 1*: 1-71. Sydney.
- Heywood, V. H. 1978. Flowering plants of the world. *Mayflower Books*, New York.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60: 18–33.
- Hickey, L.J. y J.A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of Missouri Botanical Garden* 62: 538-589.
- Hickey, L. J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. En Metcalfe, C. R. y L. Chalk (Eds.), *Anatomy of the dicotyledonous*. 2º Edición, Clarendon, London: 25-39.
- Hill, R. S. 1988. Australian Tertiary angiosperm and gymnosperm leaf remains – an updated catalogue. *Alcheringa* 12: 207-219.
- Hill, R. S. 1990 a. Tertiary Proteaceae in Australia: A re-investigation of *Banksia adunca* and *Dryandra urniformis*. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 102: 23–28.
- Hill, R. S. 1990 b. Evolution of the modern high latitude Southern Hemisphere flora: Evidence from the Australian microfossil record. En Douglas, J.G y D. C. Christophel (Eds.). *Proceedings of the Third International Organization of Palaeobotany Conference*. A-Z, Melbourne: 31-42
- Hill, R. S. 1994. The history of selected Australian taxa. En Hill, R. S. (Ed.), *Australian Vegetation History: Cretaceous to Recent*. Cambridge University Press: 390-419. Cambridge.
- Hill, R. S. 1998. Fossil evidence for the onset of xeromorphy and scleromorphy in Australian Proteaceae. *Australian Systematic Botany* 11: 391-411.
- Hill, R. S. y R. J. Carpenter. 1991. Extensive past distribution for major Gondwanic floral elements: microfossil evidence. En Banks, M. R., S. J. Smith, A. E. Orchard y G. Kantvilas (Eds.). *Aspects of Tasmanian Botany. A tribute to Winifred Curtis*. Royal Society of Tasmania, Hobart: 239-247.
- Hill, R. S. y D. C. Christophel. 1988. Tertiary leaves of the tribe Banksieae (Proteaceae) from south-eastern Australia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 97: 205-227.
- Hill, R. S. y M. K. Macphail. 1983. Reconstruction of the Oligocene vegetation at Pioneer, north eastern Tasmania. *Alcheringa* 7: 281-299.
- Hill, R. S. y H. E. Merrifield. 1993. An Early Tertiary macroflora from West Dale, southwestern Australia. *Alcheringa* 17: 285-326.

- Hill, R. S. y L. J. Scriven. 1995. The angiosperm dominated woody vegetation of Antarctica: a review. *Review of Palaeobotany and Palynology* 86: 175-198.
- Hill, R. S., L. J. Scriven y G. J. Jordan. 1995. The fossil record of Australian Proteaceae. *Flora of Australia* 16: 21–30.
- Hinojoa, L. F. 2003. Un nuevo modelo para la evolución de la vegetación Terciaria del sur de Sudamérica. XLVI Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Chile. XII Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile. 11-14 Noviembre, Puyehue, Osorno, Chile: R-87.
- Hinojoa, L. F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile* 32: 95-115.
- Hinojosa, L. F. and C. Villagran. 1997. History of the southern South American forests. 1. Paleobotanical, geological and climatic background on Tertiary of southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 225-239.
- Hinojosa, L. F. y C. Villagran. 2005. Did the South American Mixed Paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of The Andes during the Tertiary? *Palaeogeography; Palaeoclimatology; Palaeoecology* 217: 1-23.
- Holden, A. M. 1982. Fossil Lauraceae and Proteaceae from Longford Formation, Murchison, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 12:79-90.
- Hora, F. B. 1978 Myrtaceae. En Heywood, V. H. (Ed.), *Flowering plants of the world. Mayflower Books*: 161-162. New York.
- Hünicken, M. 1955. Depósitos Neocretácicos y Terciarios del extremo SSW de Santa Cruz (Cuenca Carbonífera de Río Turbio). *Revista del Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino 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 de la Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de la Universidad de Córdoba* 27: 139-227
- Hunziker, A. T. 1984 a. Bixaceae. En Hunziker, A. T. (Ed.), *Los géneros de fanerógamas de Argentina: claves para su identificación*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 23:71-72.
- Hunziker, A. T. 1984 b. Cochlospermaceae. En Hunziker, A. T. (Ed.), *Los géneros de fanerógamas de Argentina: claves para su identificación*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 23: 106.
- Hyland, B. P. M., T. Whiffin, D. C. Christophel, B. Gray y R. W. Elick. 2002. Australian Tropical Rain Forest Plants: Trees, Shrubs and Vines. *CSIRO Publishing, La Trobe*

University, Centre for Plant Biodiversity Research and the University of Adelaide. Versión en CD.

- Johnson, L. A. S. 1980. Notes on Casuarinaceae. *Telopea* 2: 83-84.
- Johnson, L. A. S. 1982. Notes on Casuarinaceae II. *Journal of Adelaide Botanical Garden* 6: 73-87.
- Johnson, L. A. S. 1988. Notes on Casuarinaceae III: The new genus *Ceuthostoma*. *Telopea* 3: 133-137.
- Johnson, L. A. S. y B. G. Briggs. 1963. Evolution in the Proteaceae. *Australian Journal of Botany* 11:21-61.
- Johnson, L. A. S. y B. G. Briggs. 1975. On the Proteaceae: the evolution and classification of a southern family. *Botanical Journal of the Linnean Society* 70: 83-182.
- Johnson, L. A. S. y B. G. Briggs. 1979. Evolution in the Myrtaceae – Evidence from inflorescence structure. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 102:157-256.
- Johnson, L. A. S. y B. G. Briggs. 1981. Three old southern families: Myrtaceae, Proteaceae and Restoniaceae. En Keast, A. (Ed.), *Ecological biogeography of Australia*. The Hague: 429-469.
- Johnson, L. A. S. y K. L. Wilson. 1989. Casuarinaceae: a synopsis. En Crane, P. R. y S. Blackmore (Eds.), *Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelidae*. *Systematic Association Special Volume* 40, Serie B. Clarendon Press: 167-188. Oxford.
- Jordan, G. J. 1992. Macrofossil evidence for quaternary plant extinction and vegetation changes in Western Tasmania. *Thesis of the University of Tasmania, Australia (inédito)*.
- Jordan, G. J. 1995. Early-Middle Pleistocene leaves of extinct and extant Proteaceae from western Tasmania, Australia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 118: 19-35.
- Jordan, G. J., R. J. Carpenter y R. S. Hill. 1991. Late Pleistocene vegetation and climate near Melaleuca Inlet, south-western Tasmania. *Australian Journal of Botany* 39: 499-511.
- Jordan, G. J., R. J. Carpenter y R. S. Hill. 1998. The macrofossil record of Proteaceae in Tasmania: a review with new species. *Australian Systematic Botany* 11: 465-501.
- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens y M. J. Donoghue. 2002. Plant systematics - a phylogenetic approach, 2ª Edición. *Sunderland Massachusetts: Sinauer*.
- Klucking, E. P. 1988. Leaf venation patterns, Myrtaceae. Volume 3. Cramer, Berlin, Germany.

- Ladiges, P. Y., F. Udovicic y G. Nelson. 2003. Australian biogeographical connections and the phylogeny of large genera in the plant family Myrtaceae. *Journal of Biogeography* 30: 989-998.
- Lage, J. 1982. Descripción geológica de la hoja 43c, Gualjaina, provincia del Chubut. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* 189.
- Lange, R. T. 1978. Carpological evidence for fossil *Eucalyptus* and other Leptospermeae (subfamily Leptospermoideae of Myrtaceae) from a Tertiary deposit in the South Australian arid zone. *Australian Journal of Botany* 26: 221-233.
- Leaf Architecture Working Group. 1999. Manual of leaf architecture: morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. *Smithsonian Institution, Washington, D.C.*
- León, R.J.C., D. Bran, M. Collantes, J. M. Paruelo y A. Soriano. 1998. Grandes Unidades de vegetación de la Patagonia. *Ecología Austral* 8: 125-144.
- Lesquereux, L. 1872. An enumeration with descriptions of some Tertiary fossil plants from specimens procured in the explorations of Dr. F.V. Hayden in 1870. *United States Geology and Geography Survey Territory. Annual Report for 1871, volume 5.*
- Lesta, P. J. y Ferello, R. 1972. Región extraandina de Chubut y norte de Santa Cruz. *Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*: 601-653.
- Li, H. M. 1994. Early Tertiary fossil Hill flora from Fildes Peninsula of King George Island, Antarctica. En Shen, Y. B.(Ed.), *Stratigraphy and Palaeontology of Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica, Science Press: Beijing* 133-171.
- Link, H. F. 1831. Handbuch zur Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse. *Haude und Spener (S. J. Josephy)*, Berlin.
- Llorens, M. 2005. Palinología de la Formación Punta del Barco, Cretácico Inferior de Santa Cruz. *Tesis de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Inédito).*
- MacGinitie, H. D. 1969. The Eocene Green River flora of northwestern Colorado and northeastern Utah. 1969. *University of California, Publication of Geology Sciences* 83: 1-140.
- Maheshwari, H.K. y B.N. Jana. 1983: Cretaceous spore pollen complexes from India. *Palaeontological Society of India, Special publication* 2: 158-192.
- Maiden, J. H. 1902-1931. A critical revision of the genus *Eucalyptus*. *The Government Printer*. 8 volumes. Sydney.
- Malumián, N. 1999. La sedimentación y el volcanismo terciarios en la Patagonia extraandina. En Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina, Subsecretaría de minería de la*

- nación, Servicio Geológico Minero Argentino e Instituto de Geología y Recursos Minerales, *Anales* 29, capítulo 18: 557-578.
- Manchester, S. R., D. I. Dilcher y S. L. Wing. 1998. Attached leaves and fruits of myrtaceous affinity from the Middle Eocene of Colorado. *Review of Palaeobotany and Palynology* 102: 153-163.
- Manchester, S. R., M. A. Akhmetiev y T. M. Kodrul. 2002. Leaves and fruits of *Celtis aspera* (Newberry) comb. nov. (Celtidaceae) from the Paleocene of North America and Eastern Asia. *International Journal of Plant Science* 163: 725-736.
- Mancini, C. D. y M. Serna. 1985. Geological and geophysical evaluation of the Ñirihuau Basin. Argentina. *ESSO Exploration Inc. (Inédito)*.
- Mangieri, H. R. y M. J. Dimitri. 1961. Los eucaliptos en la silvicultura. Buenos Aires, *Editorial Acme*.
- Makinson, R. O. 1990. Myrtaceae. En Harden, G. J. (Ed.), *Flora of New South Wales, Royal Botanical Gardens Sydney. Volume 2*: 71-197.
- Martinez, G. A. 1988. Estudio estratigráfico y paleoambiental de la sucesión terciaria en la pampa María Santísima, Depto. Sarmiento, Provincia de Chubut, República Argentina. *Tesis de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (Inédito)*.
- Mazzoni M. M., E. Aragón y J. C. Merodio. 1989. La Ignimbrita Barda Colorada del Complejo piroclástico-volcánico del Río Chubut medio. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 43: 246-258.
- McNamara, K. J. y J. K. Scout. 1983. A new species of *Banksia* (Proteaceae) from the Eocene Merlinleigh Sandstone of the Kennedy Range, Western Australia. *Alcheringa* 7: 185-193.
- McQueen, D. R. 1954. Fossil leaves, fruits and seeds from the Wanganui Series (Pliocene-Pleistocene) of New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zealand* 82: 667-676.
- Menéndez, C. 1971. Floras terciarias de la Argentina. *Ameghiniana* 8: 357-370.
- Moore, P. R. y R. J. McKelvey. 1971. Pliocene and Quaternary sediments from Weymoth, Auckland. *Tane* 17: 181-195.
- Morley, B. 1978. Proteaceae. En Heywood, V. H. (Ed.), *Flowering plants of the world. Mayflower Books*: 169-170. New York.

- Movia, C. y A. D. Rotman. 1984. Myrtaceae. En Correa, M. N. (Ed.), *Flora Patagónica, Colección Científica Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)* Volumen 8, parte 5: 253-269.
- Muller, J. 1979. Form and function in angiosperm pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 593-632.
- Muñoz, J. y H. Niemeyer. 1984. Hoja Laguna del Maule, Regiones del Maule y Biobío. *Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile*, N° 64: 1-98.
- Nishida, M. 1984 a. The anatomy and affinities of the petrified plants from the Tertiary of Chile, III. Petrified woods from Mocha Island, Central Chile. En Nishida, M. (Ed.), *Contributions to the Botany of the Andes, Academia Scientific Books* 1: 98-110. Tokyo.
- Nishida, M. 1984 b. The anatomy and affinities of the petrified plants from the Tertiary of Chile, IV. Dicotyledonous woods from Quiriquina Island near Concepción. En Nishida, M. (Ed.), *Contributions to the Botany of the Andes, Academia Scientific Books* 1: 111-141. Tokyo.
- Nishida, M, H. Nishida y H. Rancusi. 1988. Notes on the petrified plants from Chile (I). *Journal of Japanese Botany* 63: 39-48.
- Nulló, F. E. 1978. Descripción geológica de la Hoja 41d, Lipetrén, provincia de Río Negro. Servicio Geológico Nacional, Boletín 158.
- Oginuma, K., P. H. Raven y H. Tobe. 1990. Karyomorphology and relationships of Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales). *Botanical Magazine* 103: 113-131. Tokyo.
- Oliver, W. R. B. 1928. The flora of the Waipaoa Series (Later Pliocene) of New Zealand. *Transactions of the New Zealand Institute* 59: 287-304.
- Oliver, W. R. B. 1936. The Tertiary flora of the Kaikorai Valley, Otago, New Zealand. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand* 66: 284-304.
- Orlando, H. A. 1963. La flora fósil en las inmediaciones de la Península Ardley, Isla 25 de Mayo, Islas Shetlands del Sur. *Instituto Antártico Argentino* 79.
- Orlando, H. A. 1964. The fossil flora of the surroundings of Ardley Peninsula (Ardley Island) 25 de Mayo Island (King George Island), South Shetland Islands. En Ardie, R. J. (Ed.), *Antarctic Geology*: 629-636. North-Holland: Amsterdam.
- Palma Heldt, S. 1980. Contribución al conocimiento palinológico de los mantos carboníferos del Terciario de Arauco-Concepción, Chile. 2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y Primer Congreso Latinoamericano de Paleontología, *Actas* 2: 175-192.

- Papú, O. H. 1989. Estudio palinológico de la Formación Paso del Sapo (Cretácico superior), valle medio del Río Chubut. Granos de polen, consideraciones estadísticas, paleo ecológicas y paleo ambientales. *Ameghiniana* 25: 193-202.
- Pascual, R. 1984. La sucesión de las Edades-mamífero de los climas y del diastrofismo Sudamericanos durante el Cenozoico: Fenómenos concernientes. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 36: 15-37. Buenos Aires.
- Passalía, M. G., E. J. Romero y J. L. Panza. 2001. Improntas foliares del Cretácico de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 38: 73-84
- Paruelo, J. M., E.G. Jobbagy y O.E. Sala. 1998. Biozones of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral* 8: 145-153.
- Petersen, C. S. 1946. Estudios Geológicos en el río Chubut medio. *Dirección General de Minas y Geología, Boletín* 59. Buenos Aires.
- Pigg, K. B., R. A. Stockey y S. L. Maxwell. 1992. *Paleomyrtinaea*, a new genus of permineralized fruits and seeds from the Eocene of British Columbia and Paleocene of North Dakota. *Canadian Journal of Botany* 71: 1-9.
- Pineda, V. 1983. Evolución Paleogeográfica de la Península de Arauco durante el Cretácico Superior-Terciario. *Tesis del Departamento de Geología y Geofísica. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas. Universidad de Chile. Chile.*
- Pole, M. 1989. Early Miocene flora from Central Otago, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 19: 121-125.
- Pole, M. 1991. A modified terminology for angiosperm leaf architecture. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 21: 297-312.
- Pole, M. 1992. Eocene vegetation from Hasties, north-eastern Tasmania. *Australian Systematic Botany* 5: 431-475.
- Pole, M. 1993. Early Miocene flora of the Manuherikia Group, New Zealand, 9. Miscellaneous leaves and reproductive structures. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 23: 345-392.
- Pole, M. 1994. An Eocene macroflora from the Taratu Formation at Livingstone, North Otago, New Zealand. *Australian Journal of Botany* 42: 341-367.
- Pole, M. S. 1997. Paleocene plant macrofossils from Kakahu, South Canterbury, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 27: 371-400.
- Pole, M. 1998. The Proteaceae record in New Zealand. *Australian Systematic Botany* 11:343-372.

- Poole, I., R. J. Hunt y D. J. Cantrill. 2001. A fossil wood flora from King George Island: Ecological implications for Antarctic Eocene vegetation. *Annals of Botany* 88: 33-54.
- Poole, I., A. M. W. Mennega y D. J. Cantrill. 2003. Valdivian ecosystems in the Late Cretaceous and Early Tertiary of Antarctica: further evidence from myrtaceous and eucryphiaceous fossil wood. *Review of Palaeobotany and Palynology* 2509:1-19.
- Poppendieck, H. H. 1980. A monograph of the Cochlospermaceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 101: 191-265.
- Poppendieck, H. H. 1981. Cochlospermaceae (This monograph provides a study of this small pantropical family, including historical survey, taxonomic treatment, and distribution, speciation, and variation patterns). *Flora Neotropica, Monografía* 27: 1-34.
- Prance, G. T. y V. Plana. 1998. The American Proteaceae. *Australian Systematic Botany* 11: 287-299.
- Proserpio, C. A. 1978. Descripción Geológica de la Hoja 42d, Gastre, Provincia del Chubut. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* 159. Buenos Aires.
- Pryor, L. D. y L. A. S. Johnson. 1971. A classification of the Eucalypts. *Australian National University*, Canberra.
- Rabassa, J. 1974. Geología de la reigón Pilcaniyeu-Comallo, Río Negro. *Fundación Bariloche, Departamento de Recursos Naturales, Publicación* 17.
- Raven, P. H. y D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 539-673.
- Richens, 1978. Ulmaceae. En Heywood, V. H. (Ed.), *Flowering plants of the world. Mayflower Books*: New York.
- Romero, E. J. 1978. Paleoecología y Paleofitogeografía de las tafofloras del cenofítico de Argentina y Areas vecinas. *Ameghiniana* 15: 209-227.
- Romero, E. J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.
- Romero, E. J. 1993. South American paleofloras. En Goldblatt, P. (Ed.). *Biological Relationships between Africa and South America. Yale University Press, New Haven*: 62-85
- Romero, E. J. y M. H. Arguijo. 1981. Adición a la tafoflora del yacimiento "Bariloche" (Eoceno), Provincia de Río Negro, República Argentina. 2º *Congreso Latino-Americano Paleontología*, Porto Alegre. *Anales*: 489-495.
- Romero, E. J. y M. Dibbern. 1982. Arquitectura foliar de las especies de Myrtaceae de la provincia de Buenos Aires. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 20: 255-266.

- Romero, E. J., M. C. Dibbern y M. A. Gandolfo. 1988. Revisión de *Lomatia bivascularis* (Berry) Frenguelli (Proteaceae) del yacimiento de la Laguna del Hunco (Paleoceno), Provincia del Chubut. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Libro de Actas: 125–130.
- Rotman, A. D. 1976 a. Revisión del género *Campomanesia* en la Argentina (Myrtaceae). *Darwiniana* 20: 327-340.
- Rotman, A. D. 1976 b. Revisión del género *Psidium* en la Argentina (Myrtaceae). *Darwiniana* 20: 418-444.
- Rotman, A. D. 1984. Myrtaceae. En Hunziker, A. T. Los géneros de fanerógamas de Argentina- Claves para su identificación. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 23: 192-197.
- Rotman, A. D. 1999. Myrtaceae. En Zuloaga, F. O. y O. Morrone (Eds.), Catalogo de las plantas vasculares de la República Argentina II, Fabaceae-Zygophyllaceae (Dicotyledoneae). *Monographs in Systematic Botany, Missouri Botanical Garden Press, Vol* 74: 859-872. <http://www.darwin.edu.ar/Publicaciones/CatalogoVascII/CatalogoVascII.asp>
- Rotman, A. D. 2000. Myrtaceae parte 1: Subfam. I. Leptospermoideae y Subfam. II. Myrtoideae, parte 1, Subtribu I. Myrtinae. En *Flora Fanerogámica Argentina, Proflora, Conicet, Fascículo 70*: 1-23.
- Rotman, A. D. 2001. Myrtaceae parte 2: Subfam. II. Myrtoideae, Subtribu II. Eugeniinae. En *Flora Fanerogámica Argentina, Proflora, Conicet, Fascículo 78*: 1-24.
- Rotman, A. D. 2003. Myrtaceae parte 3: Subfam. II. Myrtoideae, Subtribu III. Myrciinae, Incertae sedis: *Luma*. En *Flora Fanerogámica Argentina, Proflora, Conicet, Fascículo 80*: 1-15.
- Rozefelds, A. C. 1996. *Eucalyptus* phylogeny and history: a brief summary. *Tasforests* 8: 15-26
- Santos Biloni, J. 1990. Árboles autóctonos argentinos de las selvas, bosques y montes de la Argentina. *Tipográfica Editora Argentina*, Buenos Aires.
- Scriven, L. y D. C. Christophel. 1990. A numerical study of extant and fossil *Gymnostoma*. En Douglas, J. G. y D. C. Christophel (Eds.), *Proceedings of the Third International Organization of Palaeobotany Conference*. A-Z Printers: 137-147. Melbourne
- Scriven, L. J. y R. S. Hill. 1995. Macrofossil Casuarinaceae: their identification and the oldest macrofossil record, *Gymnostoma antiquum* sp. nov., from the Late Paleocene of New South Wales, Australia. *Australian Systematic Botany* 8: 1035-1053.
- Shen, Y. 1994. Subdivision and correlation of Cretaceous to Paleogene volcano-sedimentary sequence from Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica. En

- Shen, Y. (Ed.), *Stratigraphy and palaeontology of Fildes Peninsula, King George Island. State Antarctic Committee Monograph* 3: 1-36.
- Sleumer, H. 1954. Proteaceae americanae. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 76: 139-211.
- Sleumer, H. 1984. Proteaceae. En Correa, M. N. (Ed.), *Flora Patagónica, Tomo 4*: 19-27. *Colección científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)*. Argentina.
- Smellie, J. L., R. J. Pankhurst, M. R. A. Thomson y R. E. S. Davies. 1984. The geology of the South Shetland Islands, VI. Stratigraphy, geochemistry and evolution. *British Antarctic Survey Sciences Report* 87: 1-85.
- Soliani, E., K. Kawashita, H. Fensterseifer, M. A. Hansen y F. Troian. 1988. K<sup>40</sup>Ar ages of the Winkel Point Formation (Fildes Peninsula Group) and associated intrusions, King George Island, Antarctica. *Servicios Científicos del Instituto Antártico Chileno* 38: 133-139.
- Soriano, A. 1949. El límite entre las provincias botánicas Patagónica y Central en el Territorio del Chubut. *Lilloa* 20: 193-202
- Soriano, A. 1950. La vegetación del Chubut. *Revista Argentina de Agricultura* 17: 30-66.
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 10: 323-347
- Spegazzini, C. 1917. Ramillete de plantas argentinas nuevas o interesantes. *Physis* 3:169-170.
- Steane, D. A., K. L. Wilson y R. S. Hill. 2003. Using matK sequence data to unravel the phylogeny of Casuarinaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28:47-59
- Sytsma, K. J., A. Litt, M. L. Zjhra, J. C. Pires, M. Nepokroeff, E. Conti, J. Walker y P. G. Wilson. 2004. Clades, clocks and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the Southern Hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* 165, S 4: S85-S105.
- Takaso, T. y H. Tobe. 1990. Seed coat morphology and evolution in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales). *Botanical Magazine* 103: 25-41. Tokyo.
- Tanai. 1986. Contribución al estudio de la estratigrafía y Paleontología de Arauco. *Annales del 1º Congreso Panamericano de Ingeniería, Minería y Geología, Tomo 2*: 580-632. Santiago.
- Thorne, R. F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Botanical Review* 58: 225-348.
- Traverso, N. E. 1951. La flora fósil de El Mirador (Chubut) conservada en el Museo de La Plata. *Tesis de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Inédito)*.

- Troncoso, A. A. 1986. Nuevas órgano–especies en la Tafoflora Terciaria Inferior de península Fildes, isla Rey Jorge, Antártica. *Instituto Antártico Chileno (INACH), Serie Científica* 34: 23-46.
- Troncoso, A. A. 1991. Paleomegafloora de la Formación Navidad, Miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile Central Occidental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 42: 131-168.
- Troncoso, A. y E. Barrera. 1980. Polen del Eoceno de Osorno, Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 37: 179-203.
- Troncoso, A. y E. Romero. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo Sur de Sudamérica durante el Cenofítico. *Simp de Paleobotánica y Palinología, VI Congr Lat de Botánica. Monographs in Systematic Botany. The Missouri Botanical Garden* 68: 149-172.
- Truswell, E. M. 1990. Cretaceous and Tertiary vegetation of Antarctica: A palynological perspective. En Taylor, T. N. y E. L. Taylor (Eds.), *Antarctic Paleobiology. Its role in the reconstruction of Gondwana. Springer-Verlag* 71-88. New York.
- Turner, J. C. M. 1975. Descripción de la Hoja 44d. Sierra de Languiñeo, provincia de Chubut. *Servicio Geológico Nacional, Inédito*. Buenos Aires.
- UNESCO. 1977. Atlas of World Water Balance, París.
- Vadala, A. J. y D. R. Greenwood. 2001. Australian Paleogene vegetation and environments: evidence for Paleo-Gondwanic elements in the fossil records of Lauraceae and Proteaceae. En Metcalfe, I.; Smith, J. M. B. y Davidson, I. (Eds.), *Faunal and Floral migrations and evolution in SE Asia-Australasia. Swets and Zeitlinger Publishers: Lisse, The Netherlands*: 196-221.
- Villagran, C. y L.F. Hinojosa. 1997. History of the forests of southern South America. 2. Phytogeographical analysis. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.
- Volkheimer, W. 1965. Bosquejo geológico de noroeste de Chubut extraandino (Zona Gastre- Gualjaina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 20: 326-350.
- Volkheimer, W. 1973. Observaciones geológicas en el área de Ingeniero Jacobacci y adyacencias, provincia del Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 28: 13-36.
- Volkheimer, W. y Lage, J. 1981. Descripción Geológica de la Hoja 42c, Cerro Mirador, provincia del Chubut. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* 181.
- Walton, J. 1928. A method of preparing sections of fossil plants contained in coal-balls or in other types of petrifications. *Nature*: 122: 571-572.

- Watson, L. y M. J. Dallwitz. 1992. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Versión 2005 (<http://delta-intkey.com>)
- Weberling, F. 1999. Movimiento de los continentes y separación e intercambio de sus floras - Buenos Aires. *Sociedad Argentina de Botánica*.
- Weston, P.H. y M.D. Crisp. 1994. Cladistic biogeography of Waratahs (Proteaceae: Embothriaceae) and their allies across the Pacific. *Australian Systematic Botany* 7:225-249.
- Wiegrefe, S. J.; K. J. Sytsma y R. P. Gories. 1998. The Ulmaceae, one family or two? Evidence from chloroplast DNA restriction site mapping. *Plant Systematic Evolution* 210: 249-270.
- Wilf, P., N. R. Cúneo, K. Johnson, J. Hicks, S. Wing y J. Obradovich. 2003. High plant diversity in Eocene South America: evidence from Patagonia. *Science* 300: 22-125.
- Wilf, P.; C. C. Labandeira, K. R. Johnson y N. R. Cúneo. 2005. Richness of plant–insect associations in Eocene Patagonia: A legacy for South American biodiversity. *PNAS* 102: 8944-8948.
- Wilf, P., K. Johnson, N. R. Cúneo, M. E. Smith, B. S. Singer y M. A. Gandolfo. 2005. Eocene Plant Diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *The American Naturalist* 165: 634-650.
- Wilson, P. G., M. M. O'Brien, P. A. Gadek y C. J. Quinn. 2001. Myrtaceae revisited: a reassessment of infrafamilial groups. *American Journal of Botany* 88: 2013-2025.
- Wilson, P. G., M. M. O'Brien, M. M. Heslewood y C. J. Quinn. 2005. Relationships within Myrtaceae sensu lato based on a matK phylogeny. *Plant Systematic Evolution* 251: 3-19
- Wilson, K. L. y L. A. S. Johnson. 1989. Casuarinaceae. En George, A. S. (Ed.), *Flora of Australia, Volumen 3 (Hamamelidales to Casuarinales)*: 100-176. *Australian Government Publishing Service, Canberra*.
- Wrigley, J. W. y M. Fagg. 1991. Banksias, Waratahs and Grevilleas, and all Other Plants in the Australian Proteaceae Family. 2° Edición. *Angus and Robertson: North Ryde*.
- Xifreda, C. C. y A. M. Sanso. 1999. Proteaceae. En Zuloaga, F. O. y O. Morrone (Eds.), *Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina II, Fabaceae-Zygophyllaceae (Dicotyledoneae)*. *Monographs in Systematic Botany, Missouri Botanical Garden Press, Volume 74*: 962-964. <http://www.darwin.edu.ar/Publicaciones/CatalogoVascII>
- Zachos, J. C., M. Pagani, L. C. Sloan, E. Thomas y K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65Ma to present. *Science* 292: 686-693.

- Zamaloa, M. C. 1993. Early Tertiary *Gymnostoma* (Casuarinaceae) megafossils in Patagonia, Argentina. *Southern Temperate Ecosystems Conference, Hobart, Tasmania*.
- Zamaloa, M. C. y R. R. Andreis. 1995. Asociación palinológica del Paleoceno Temprano (Formación Salamanca) en Estancia Laguna Manantiales, Santa Cruz, Argentina. 6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Libro de Actas 1:301-305.
- Zamaloa, M.C., M.A. Gandolfo, C.C. Gonzalez, E.J. Romero, R.N Cúneo and P. Wilf. 2006. Casuariniaceae from the Eocene of Argentina. *International Journal of Plant Sciences* 167: 1279-1289.
- Zastawniak, E. 1981. Tertiary leaf flora from the Point Hennequin Group of King George Island (South Shetland Islands) Antarctica Preliminary report. *Studia Geologica Polonica* 72: 97-112.
- Zastawniak, E., R. Wrona, A. Gazdzicki y K. Birkenmajer. 1985. Plant remains from the top part of the Point Hennequin Group (Upper Oligocene), King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Studia Geologica Polonica* 81: 143-164.
- Zavada, M. S. 1983. Pollen morphology of Ulmaceae. *Grana* 22: 23-30.
- Zavada, M.S. y W. Crepet. 1981. Investigations of Angiosperms from the Middle Eocene of North America: Flowers of the Celtidoideae. *American Journal of Botany* 68:924-933.
- Zavada, M. S. y M. Kim. 1996. Phylogenetic analyses of Ulmaceae. *Plant Systematic Evolution* 200: 13-20.
- Zuloaga, F. O. y Morrone, O. 1999. Bixaceae - Cochlospermaceae. Catalogo de las plantas vasculares de la República Argentina II, Fabaceae-Zygophyllaceae (Dicotyledoneae). *Monographs in Systematic Botany, Missouri Botanical Garden Press, Volumen* 74: 374, 546, 547. <http://www.darwin.edu.ar/Publicaciones/CatalogoVascII/CatalogoVascII.asp>