



Taxaceoxylon katuatenkum sp. nov. en la Formación Koluel-Kaike (Eoceno inferior - medio), Chubut, Argentina: un componente de los bosques subtropicales paleógenos de Patagonia

Mariana BREA^{1,4}, Eduardo BELLOSI^{2,4} y Marcelo KRAUSE^{3,4}

Abstract. *TAXACEOXYLON KATUATENKUM* SP. NOV. FROM THE KOLUEL-KAIKE FORMATION (LOWER - MIDDLE EOCENE), CHUBUT, ARGENTINA: A COMPONENT OF PALEOGENE SUBTROPICAL FORESTS OF PATAGONIA. This paper describes a silicified trunk fragment, *Taxaceoxylon katuatenkum* sp. nov., collected from Kilómetro 170 locality, SE of Sarmiento city (Chubut, Argentina). This fossil stem is the second record in Argentina of the *Taxaceoxylon* genus, and comes from pyroclastic sediments of the Lower - Middle Eocene Koluel-Kaike Formation of central Patagonia. This fossil record indicates that the Taxaceae and/or Cephalotaxaceae families were more widespread in the past than today and that these families were not confined to the Northern Hemisphere. According to the paleobotanical and paleopedological information of the Koluel-Kaike Formation, this new taxon of Taxaceae and/or Cephalotaxaceae would have been a component of the forests developed in humid and warm environments of central Patagonia during the Lower - Middle Eocene. This subtropical flora expanded in South America at mid latitude (47° S), represents the transition between the rainforests and dry forests (megathermal palaeocommunities) during the Early Eocene Climatic Optimum (EECO), and the savannas with palms and grasslands developed by the Middle - Late Eocene.

Resumen. Se describe en este trabajo un fragmento de tallo silicificado, *Taxaceoxylon katuatenkum* sp. nov., coleccionado en la localidad Kilómetro 170, al SE de Chubut (Argentina). Este leño corresponde al segundo registro en Argentina del género *Taxaceoxylon* y proviene de sedimentos piroclásticos del Eoceno inferior - medio de la Formación Koluel-Kaike en Patagonia central. Tal registro fósil indica que las familias Taxaceae y/o Cephalotaxaceae tuvieron una distribución más amplia en el pasado y que estas familias no estuvieron confinadas al Hemisferio Norte. De acuerdo a la información paleobotánica y paleopedológica de la Formación Koluel-Kaike, esta nueva especie de Taxaceae y/o Cephalotaxaceae habría sido un componente de los bosques desarrollados en ambientes cálidos y húmedos de Patagonia central durante el Eoceno temprano-medio. Esta flora de carácter subtropical, expandida en América del Sur hasta latitudes medias (47° S), representa la transición entre la vegetación de bosques lluviosos y bosques esclerófilos megatérmicos durante el Óptimo climático del Eoceno temprano (EECO), y las sabanas con palmeras y pastizales desarrollados en el Eoceno medio a tardío.

Key words. Patagonia. Eocene. Fossil wood. Taxaceae or Cephalotaxaceae. Paleoclimate. Koluel-Kaike Formation.

Palabras clave. Patagonia. Eoceno. Leño fósil. Taxaceae o Cephalotaxaceae. Paleoclima. Formación Koluel-Kaike.

Introducción

La transición Cretácico-Terciario y el Paleógeno temprano corresponden a un momento significativo donde ocurren marcados cambios de la composición

florística global, que van a producir el conjunto ancestral que dará origen posteriormente a la vegetación moderna. Este rango de tiempo geológico coincide con la mayor actividad tectónica y volcánica asociada con la ruptura del supercontinente de Gondwana (Poole, 2000).

En la Cuenca San Jorge (Patagonia central) se produce durante el Mastrichtiano-Daniano la primera transgresión marina atlántica, cuyo registro sedimentario se conoce con el nombre de Formación Salamanca (Ihering, 1907). A continuación de este evento marino, se instaló un sistema de sedimentación continental entre el Paleoceno tardío y el Eoceno medio, representado por el Grupo Río Chico, constituido por tres formaciones, Formación Peñas Coloradas, Las Flores y Koluel-Kaike (Legarreta y

¹Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas, Diamante. CICYTTP-Diamante, Dr. Materi y España SN, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina, cidmbrea@infoaire.com.ar

²Museo Argentino de Ciencias Naturales. Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina. ebellosti@sei.com.ar

³Museo Paleontológico Egidio Feruglio. Av. Fontana 140, 9100 Trelew, Chubut, Argentina. krausemarcelo@yahoo.com

⁴Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

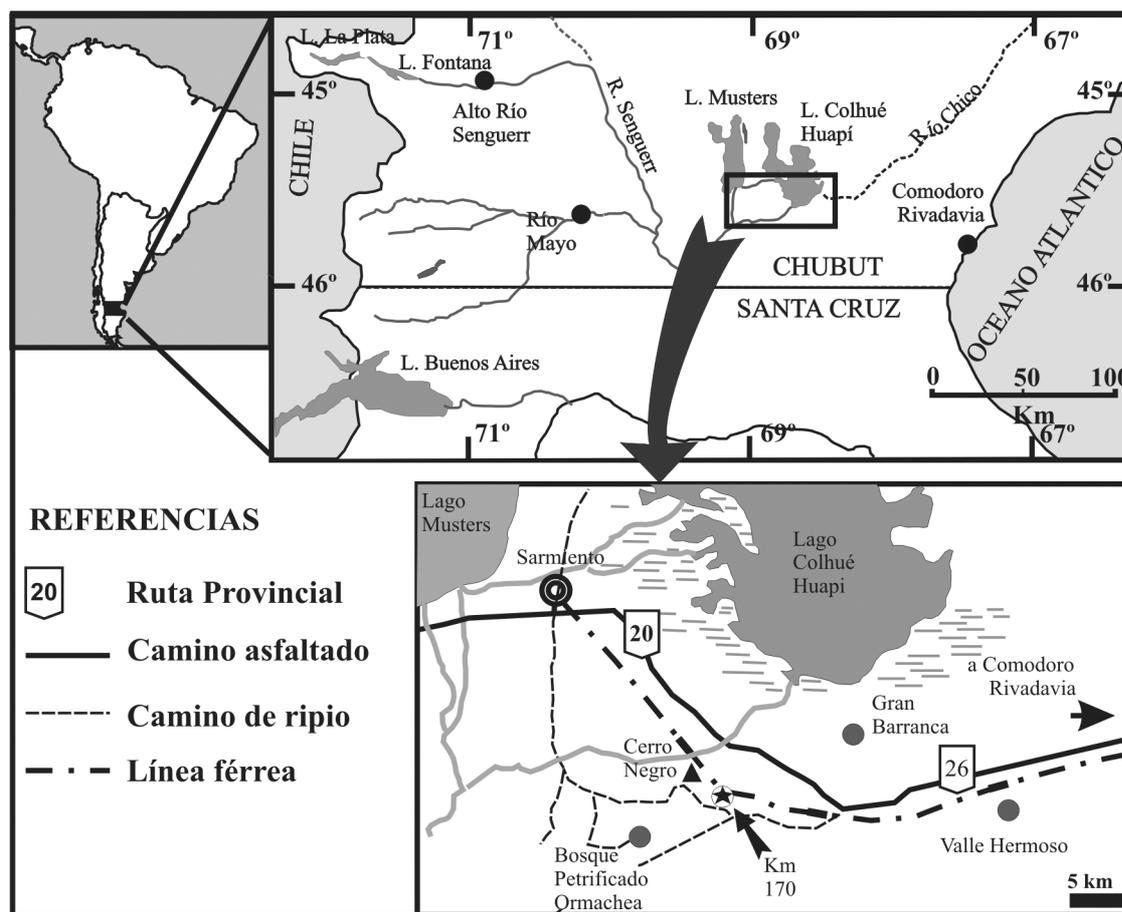


Figura 1. Localización del área de estudio (Kilómetro 170) en la provincia del Chubut (Patagonia central), donde se expone la Formación Koluel-Kaike portadora de leños fósiles/ studied area (Kilometro 170) in Chubut province (Central Patagonia), where the fossil wood bearing Koluel-Kaike Formation is exposed.

Uliana, 1994; Flynn y Swisher, 1995; Marshall *et al.*, 1997; Krause y Bellosi, 2006).

El Grupo Río Chico es portador de una paleoflora preservada en forma de palinomorfos, fitolitos y troncos permineralizados (Romero 1973; Lema *et al.*, 1999; Ruiz *et al.*, 1999; Brea y Zucol 2006; Brea *et al.*, 2004, 2008; Zucol *et al.*, 2004; Andreis, en prensa; Raigemborn *et al.*, 2009; Zucol *et al.*, en prensa).

Las maderas fósiles del Paleoceno-Eoceno de la Patagonia central son aún muy poco conocidas, pero unos pocos registros sugieren que las coníferas eran componentes abundantes y habrían conformado paleocomunidades arbóreas durante este período (Brea *et al.*, 2007; Raigemborn *et al.*, 2009).

En la presente contribución se describe una nueva conífera, representante de la Familia Taxaceae y/o Cephalotaxaceae asignada al morfogénero *Taxaceoxylon* Kräusel et Jain 1964. El material corresponde a un leño permineralizado hallado en la Formación Koluel-Kaike, en la localidad Kilómetro 170, Chubut, Argentina (figura 1).

En la actualidad la Familia Taxaceae tiene una gran distribución en el Hemisferio Norte, particular-

mente en Europa, África del Norte, Asia y América del Norte. *Austrotaxus* Compton es el único género actual con distribución en el Hemisferio Sur y restringido a Nueva Caledonia (Cheng *et al.*, 2000). La Familia Cephalotaxaceae es monotípica integrada por 5 especies del género *Cephalotaxus* Sieb. et Succ. ex Endl. y tiene un distribución restringida a los bosques subtropicales lluviosos y templados-fríos de China, Corea y Japón (Page, 1990).

El registro fósil de las familias Taxaceae y/o Cephalotaxaceae en el Hemisferio Sur es también muy escaso. En América del Sur los ejemplares más antiguos podrían corresponder a *Sommerxylon* un leño permineralizado del Triásico superior de la cuenca del Paraná en Brasil, que tiene una gran afinidad con las Taxaceae (Pires y Guerra-Sommer, 2004) y a *Taxaceoxylon* sp. del Triásico superior de la Precordillera riojana en Argentina (Caminos *et al.*, 1995). También se conocen posibles leños en el Jurásico de la India (Kräusel y Jain, 1964; Sharma, 1970), en tanto que la primera evidencia en Nueva Zelanda de esta familia se registra durante el Mioceno (Pole, 2007).

El nuevo taxón descrito en este trabajo, *Taxaceo-*

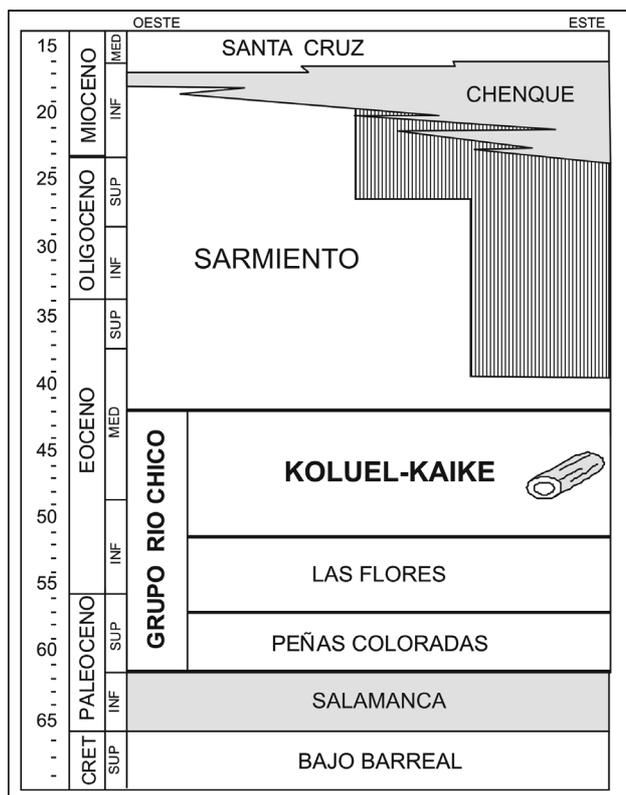


Figura 2. Estratigrafía del Cenozoico en la región centro-sur del Chubut. Cronología del Paleógeno-Neógeno según Gradstein *et al.* (2004) / *Cenozoic stratigraphy in south-central Chubut. Paleogene-Neogene chronology after Gradstein et al. (2004).*

xylon katuatenum sp. nov., del Eoceno de la Patagonia central correspondería al segundo registro de esta familia en Argentina.

Marco geológico y paleontológico

Las maderas fósiles analizadas provienen de la sección media de la Formación Koluel-Kaike en la localidad Kilómetro 170 (S 45° 46'02,2'', O 68° 52'44,3''), al sudeste de la ciudad de Sarmiento, provincia del Chubut (figura 1). Este sitio se ubica 3,5 km al SE del Cerro Negro, próximo a las vías abandonadas del antiguo circuito férreo que unía las ciudades de Comodoro Rivadavia y Sarmiento. El acceso es posible a través de las rutas provinciales N° 26 y 20.

El área donde se estudió la sucesión paleógena se emplaza sobre el borde oriental de la Faja plegada San Bernardo. En este sector de la Cuenca San Jorge se expone un conjunto de secuencias continentales y marinas del Cretácico superior a Mioceno medio (figura 2). Originalmente denominada "*Argiles Fissilaires*" por Ameghino (1906), la Formación Koluel-Kaike es la unidad superior del Grupo Río Chico, constituido además por las Formaciones Peñas Coloradas y Las Flores (Legarreta y Uliana, 1994).

Los afloramientos analizados forman parte de una extensa barranca que hacia el NE se continúa en la clásica localidad paleontológica de Gran Barranca-Las Flores, al sur del lago Colhue-Huapi; en tanto que hacia el SO se prolongan hasta el Bosque Petrificado José Ormaechea (figura 1). En Kilómetro 170 aflora también la Formación Sarmiento (Eoceno medio-Mioceno inferior), cubierta en su techo por depósitos cuaternarios de grava (figura 3). Aquí la sucesión paleógena se encuentra suavemente plegada, con buzamientos de menos de 3° al sur. La Formación Koluel-Kaike exhibe límites concordantes y transicionales tanto en su base con la Formación Las Flores, como en su techo con el Miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento (McCartney, 1934; Feruglio, 1949). Este último contacto se reconoce por el aumento en la frecuencia de chonitas blancas relativamente friables, en detrimento de las chonitas amarillo-anaranjadas silicificadas.

La edad del Grupo Río Chico es poco precisa debido a la ausencia de dataciones isotópicas y de información paleontológica útil. La asignación cronológica más amplia, sustentada exclusivamente en sus relaciones con unidades colindantes, comprende el lapso Paleoceno tardío - Eoceno medio (Legarreta y Uliana, 1994; Flynn y Swisher, 1995; Marshall *et al.*, 1997; Krause y Bellosi, 2006). La existencia de discontinuidades estratigráficas de valor hiatal incierto dentro de la sucesión paleógena continental de Patagonia central (Legarreta y Uliana, 1994) incorpora aún mayor incertidumbre a este problema. Particularmente, las relaciones estratigráficas de la Formación Koluel-Kaike sugieren una edad máxima Paleoceno cuspidal (?) - Eoceno temprano. Por otra parte, su antigüedad mínima puede ser estimada con menor grado de incertidumbre. La misma alcanzaría el Eoceno medio considerando el contacto transicional con el Miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento, cuyas numerosas dataciones radimétricas y perfiles de polaridad geomagnética (Madden *et al.*, 2005) asignan su base a los Cronos 19-20 (~ 42 Ma). En consecuencia, la Formación Koluel-Kaike es aquí referida al Eoceno inferior - medio (figura 2).

En la localidad Kilómetro 170, la Formación Koluel-Kaike está integrada por 33 metros de fangolitas piroclásticas o chonitas, bentonitas y tobas finas (figura 4). Las maderas estudiadas se encuentran silicificadas y ocurren en chonitas macizas en forma de fragmentos con evidencias de haber soportado cierto transporte. Las chonitas son predominantemente vítreas, cementadas con sílice y de color gris claro, amarillo, naranja y rojo, con frecuentes nódulos de hierro y manganeso (McCartney, 1934; Feruglio 1949).

Los estratos choníticos y bentoníticos presentan marcada tabularidad y continuidad lateral, con fuerte modificación pedogénica (Krause y Bellosi 2006).



Figura 3. Chonitas y bentonitas de la Formación Koluel-Kaike (aproximadamente 20 metros de espesor) en la localidad Kilómetro 170. Por encima yace la Formación Sarmiento/ *pyroclastic mudstones and bentonites from the Koluel-Kaike Formation (approximately 20 meters thick) at Kilometro 170 locality. The Sarmiento Formation is lying on top.*

Los paleosuelos exhiben horizontes bien definidos, moteados y con estructuras variables, desde maciza a bloque subangular, laminar y granular. Ocasionalmente, se preservan relictos de laminación o estratificación primaria. Los principales elementos estructurales pedogénicos consisten en varios tipos de glébulas de color naranja-amarillento a castaño rojizo, de composición férrica y de color gris oscuro a negro, de composición mangánica, inmersas en una matriz gris clara, amarillenta o gris oliva claro. En los paleosuelos con abundantes glébulas férricas resultan evidentes los rasgos de iluviación de arcillas. La relación alúmina/bases varía de 3 a 16, en tanto que la arcilla predominante es caolinita. La asociación de atributos estructurales junto con la composición geoquímica y mineralógica ha permitido interpretar estos paleosuelos como Ultisoles de fuerte a moderado grado de desarrollo, formados bajo intenso hidromorfismo y vegetación predominantemente arbórea (Krause y Bellosi, 2006). Un rasgo de interés de estos paleosuelos es su asociación con niveles lenticulares portadores de abundantes glébulas de óxido de Mn (pirolusita y psilomelano), y también ricos en óxidos de Fe, ya sea como nódulos férricos o for-

mando horizontes plintíticos. El estudio de la distribución del par Mn-Fe sugeriría alternancia de condiciones reductoras-oxidantes debidas a períodos de saturación en agua y desecación del suelo (Krause *et al.*, 2008a). En menor proporción, hacia la sección media y superior de la unidad, se reconocen Andisoles gris claros a blanquecinos, con menor grado de modificación pedogénica, escasez de glébulas férricas, espesores menores al metro y estructura maciza o en bloque pobremente desarrollada, o bien con estratificación relíctica.

A diferencia de lo reconocido en paleosuelos de la Formación Sarmiento, en la Formación Koluel-Kaike los icnofósiles son infrecuentes (Krause *et al.*, 2007; Bellosi *et al.*, en prensa), restringiéndose a rizolitos de variadas dimensiones, algunos de más de un metro de largo, y cámaras de alimentación de ninfas de cigarras denominadas *Feoichnus challa* (Krause *et al.*, 2008b). Las bentonitas, subordinadas respecto de las chonitas silicificadas, son de color gris amarillento a gris oliva y afloran en típico paisaje de mal país. Por lo común, presentan aspecto macizo, junto a frecuentes *slickensides* y rizolitos muy finos. Las tobas son escasas, de granulometría fina a muy fina, con bajo gra-

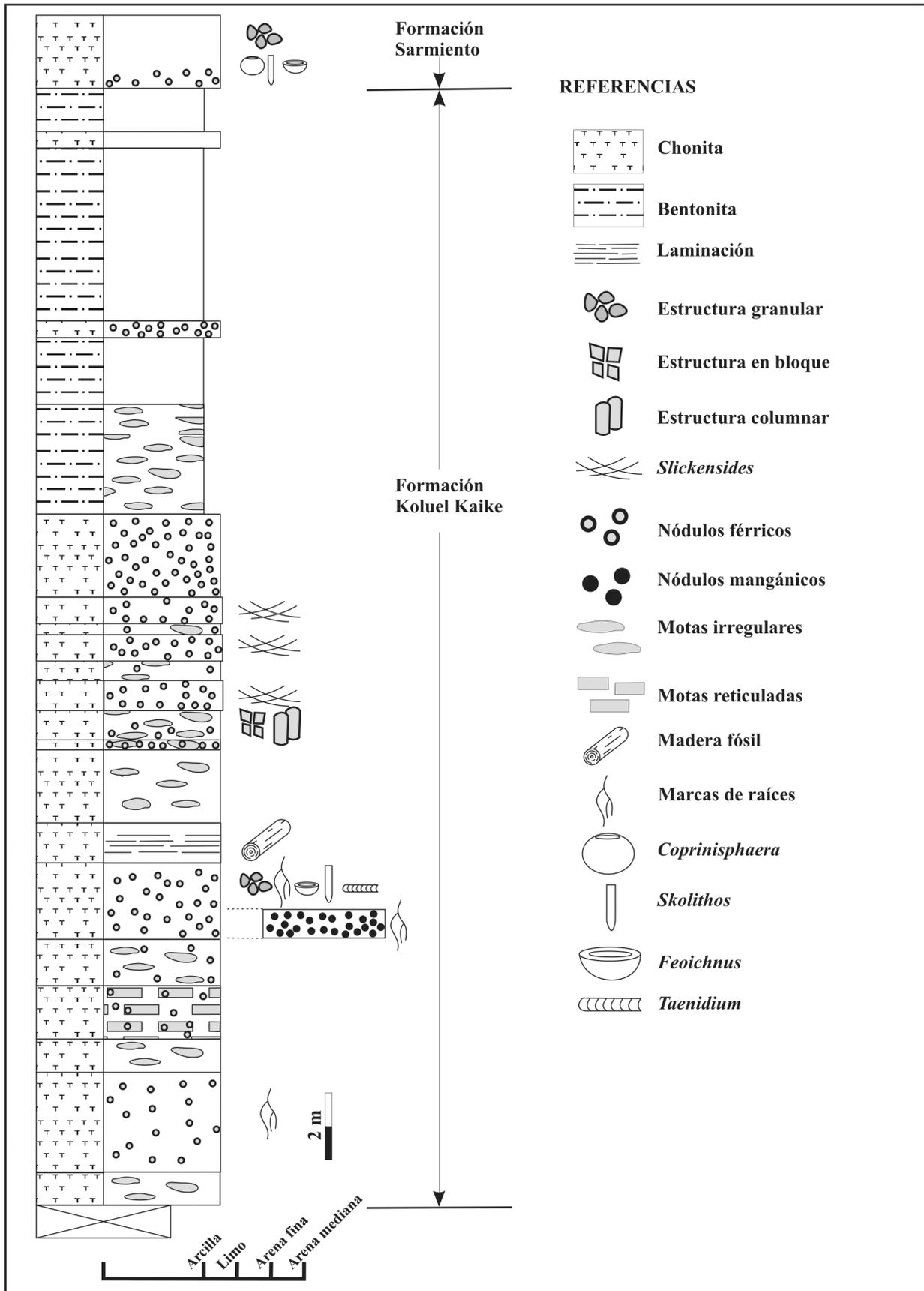


Figura 4. Perfil sedimentológico de la Formación Koluel-Kaike en la localidad Kilómetro 170 / sedimentologic profile of the Koluel-Kaike Formation at Kilometro 170 locality.

do de silicificación. Por lo general se muestran macizas, aunque algunas exhiben laminación paralela o estratificación cruzada en artesa de escala mediana.

El conjunto de rasgos sedimentarios observados en la Formación Koluel-Kaike sugiere un ambiente depositacional de planicies donde prevalecieron las caídas de polvo y cenizas volcánicas (*i.e.* depósitos loésicos). En modo subordinado se desarrollaron cursos fluviales poco jerarquizados, los cuales re trabajaron los materiales téfricos. Repetidas y persistentes interrupciones en la sedimentación subaérea, y en menor medida fluvial, favorecieron la edafización de los sedimentos en condiciones climáticas subtropicales estacionales (Krause y Bellosi, 2006).

La Formación Koluel-Kaike es portadora de la fauna de *Ernestokokenia* (Simpson, 1935) que define la Edad Mamífero Riochiquense (Bond *et al.*, 1995; Flynn y Swisher, 1995; Marshall *et al.*, 1997). Esta asociación, registrada principalmente en las localidades de Bajo Palangana, Cerro Redondo y Punta Peligro (SE del Chubut), incluye tres familias de marsupiales y siete de notoungulados (Reguero *et al.*, 2002). Algunos de sus géneros son compartidos tanto con la antecedente fauna de *Kibenikhorja* (Edad Itaboraiense) perteneciente a la Formación Las Flores, como con la subsiguiente fauna de Subedad Barranquense recuperada del Miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento (Bond *et al.*, 1995). Los ungulados del Riochiquense presentan en su mayoría coronas bajas, aunque ocurren también algunos tipos mesodontes (Pascual y O. Jaureguizar, 1990). Reguero *et al.* (2002) consideran que estos mamíferos ocuparon áreas arboladas de clima cálido y húmedo.

Los estudios sobre maderas fósiles de la Formación Peñas Coloradas y de la sección inferior del Grupo Río Chico *s.l.* en las localidades Punta Peligro Norte, Puerto Visser y Bosque Petrificado José Ormaechea respectivamente, avalan la presencia de las familias Podocarpaceae, Styracaceae, Araliaceae, Cunoniaceae y Boraginaceae (Brea *et al.*, 2004; Brea y Zucol, 2006; Raigemborn *et al.*, 2009). La paleoflora registrada en la Formación Las Flores esta basada en los estudios de las asociaciones fitolíticas, caracterizadas por la abundancia de angiospermas y palmeras. Se reconocieron diversas familias: Arecaceae, Chrysobalanaceae, Mimosaceae, Magnoliaceae, Annonaceae, Burseraceae, Poaceae, Cyperaceae, Podostemaceae y el orden Zingiberales. También han sido encontradas espículas de esponjas, quistes de Chrysostomataceae y diatomeas. Estas asociaciones conformarían bosques tropicales a subtropicales húmedos, expuestos a condiciones climáticas cálidas y húmedas (Brea *et al.*, 2008; Raigemborn, *et al.*, 2009).

Las asociaciones fitolíticas de la Formación Koluel-Kaike en la localidad fosilífera de Gran Barranca, AMEGHINIANA 46 (1), 2009

ubicada al sur del lago Colhue-Huapi indican una paleovegetación compuesta por bosques subtropicales a tropicales mixtos, con una gran abundancia de palmeras, así como también se registran comunidades con una mayor proporción de componentes herbáceos (Zucol *et al.*, 2004). En cercanías de la laguna Payahilé, 130 km al norte de Gran Barranca, Andreis (en prensa) describe también para esta unidad tobácea ("Unidad A, Formación Sarmiento") una asociación fitolítica compuesta por palmeras, gramíneas y ciperáceas.

Materiales y métodos

El material corresponde a un leño permineralizado por silicificación, que no muestra procesos de aplastamiento y tiene buena preservación de la anatomía del xilema secundario. Para su estudio se realizaron secciones delgadas en sus tres cortes característicos (corte transversal, longitudinal tangencial y longitudinal radial).

El ejemplar fósil fue hallado en la localidad fosilífera Kilómetro 170, provincia del Chubut (figura 1) en los sedimentos de la Formación Koluel-Kaike (figura 4).

La terminología utilizada corresponde al Glosario de Términos de la Asociación Internacional de Anatomistas de Maderas (IAWA, 2004) y se utilizaron las clasificaciones estándar de Chattaway (1932). En este trabajo, el leño fósil fue identificado a nivel de morfogénero utilizando las publicaciones sobre identificación y descripción de maderas actuales y fósiles (Greguss, 1955; Tortorelli, 1956; Roy, 1972; Bamford y Philippe, 2001; García Esteban *et al.*, 2002; 2004; Pires y Guerra-Sommer, 2004; Harland, *et al.*, 2007; Philippe y Bamford, 2008).

Las mediciones que se dan en las descripciones constituyen promedios de 20 medidas, en todos los casos se cita primero la media y entre paréntesis las medidas mínimas y máximas del rango de distribución.

Los ejemplares se encuentran depositados en la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (sede Comodoro Rivadavia), bajo el número UNPSJB-PB 194.

El material fue estudiado con un microscopio Nikon Labophot y Nikon Eclipse E200. Las microfotografías fueron tomadas con una cámara digital Nikon Coolpix S4.

Paleontología sistemática

Orden PINALES Dumortier 1829
Familia TAXACEAE Gray 1821 o
CEPHALOTAXACEAE Neger 1907

Morfogénero *Taxaceoxylon* Kräusel et Jain 1964

Morfoespecie tipo. *Taxaceoxylon rajmahalense* Kräusel et Jain 1964

Taxaceoxylon katuatenkum sp. nov.

Figuras 5-6

Derivatio nominis. El epíteto específico esta conformado por las palabras de la lengua Tehuelche (pobladores originales de la Patagonia extrandina) "kat": madera y "uatenk": quebrado, roto.

Diagnosis. Secondary picnoxylic wood with subtle growth rings. Tracheids circular to irregular in outline. Tracheids with abietoid rounded pits. Tracheid pitting in radial walls uniseriate and isolated. Cross fields with cupressoid pits, small, 5-6 pits per cross-field, irregularly disposed. Radial system homogeneous, rays homocellular, uniseriate, rarely biseriate. The height average is 6 cells (2 - 18 cells). Radial helical thickenings, simple or double helical thickenings, some bifurcated, inclination against the wall of tracheids 45-70°.

Diagnosis. Xilema secundarios picnoxílico con anillos de crecimiento levemente demarcados. Traqueidas de contorno circular a irregular. Traqueidas con punteaduras tipo abietinoide. Punteaduras uniseriadas y aisladas en las paredes radiales de las traqueidas. Campos de cruzamiento con punteaduras del tipo cupressoides, pequeñas, de 5-6 por campo, dispuestas irregularmente. Sistema radial homogéneo, radios homocelulares, uniseriados, raramente biseriados. La altura promedio es de 6 células (2 - 18 células). Engrosamientos espiralados en las paredes radiales, simples y dobles, algunos bifurcados, con un ángulo de disposición entre 45-70°.

Descripción. Leño con xilema picnoxílico. Anillos de crecimiento levemente demarcados (figura 5.1). En corte transversal las traqueidas son circulares a irregulares (figura 6.1). El diámetro promedio radial de las traqueidas es de 32 μm (20 μm - 50 μm) y el diámetro promedio tangencial de 37 μm (22 μm - 60 μm). El número promedio de traqueidas que separan los radios es de 4 (2 - 8) hileras. En corte longitudinal radial las paredes de las traqueidas presentan punteaduras areoladas, de contorno y aperturas circulares, aisladas, del tipo o plan abietinoide (figuras 6.3, 6.8-9). Las punteaduras presentan disposición uniseriadas (figuras 6.3, 6.9) y tienen un diámetro promedio de 11 μm (10 μm - 13 μm). En los campos de cruzamiento se observan de 5 a 6 punteaduras pequeñas del tipo cupressoides irregularmente dispuestas (figura 6.5). Las paredes radiales de las traqueidas presentan engrosamientos espiralados, tanto levógiros y dextrógiros, simples y dobles, siendo algunos bifurcados (figuras 6.6, 6.8). El espesor de los engrosamientos espiralados varía desde 1,27 μm a 2,54 μm y su ángulo de disposición es entre 45-70°. Se observan "spiral grooves" (figuras 6.7 y

probablemente 6.10) que son el producto de la desorganización de las paredes secundarias de las traqueidas. Estas estructuras pueden confundirse con los engrosamientos espiralados que son estructuras producidas en la cara interna de las traqueidas (IAWA, Committee, 2004). En corte longitudinal tangencial los radios son homocelulares (figuras 5.2; 6.2), uniseriados siendo muy escasos los biseriados (figuras 5.3; 6.4). Sistema radial homogéneo. La altura media en número de células es de 6 (2 - 18). La altura media de los radios es de 211 μm (67 μm - 559 μm) y el ancho promedio es de 28 μm (20 μm - 39 μm).

Procedencia geográfica. Kilómetro 170, Chubut Argentina.

Procedencia estratigráfica. Formación Koluel-Kaike.

Edad. Eoceno inferior - medio.

Holotipo. UNPSJB-PB 194.

Comparaciones con material fósil. El material fue asignado al género *Taxaceoxylon* debido a que comparte caracteres diagnósticos de importancia xilológica con este morfotaxón. El carácter más relevante para cotejar el material fósil fue la presencia de engrosamientos espiralados en el xilema secundario (Pires y Guerra-Somer, 2004; Philippe y Bamford, 2008). De acuerdo a Barefoot y Hankins (1982), los engrosamientos espiralados tienen carácter genético e importancia diagnóstica.

El morfogénero *Taxaceoxylon* Kräusel (1949) fue propuesto para sustituir a *Taxoxylon* Kraus (1870), originalmente descrito como *Taxites scalariformes* (Goepfert) (= *Taxoxylon goepperti* Unger = *Taxaceoxylon scalariforme* (Goepfert) Seward (1919)) (Pires y Guerra-Sommer, 2004). Aplicando el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter et al., 1999), Bamford y Phillippe (2001), proponen que *Taxoxylon* debe considerarse inválido y que se debe utilizar el epíteto *Taxaceoxylon*.

Este morfotaxón incluye ejemplares con xilema secundario homoxílico con verdaderos engrosamientos espiralados y punteaduras de tipo abietinoide en las paredes radiales de sus traqueidas, radios medulares homocelulares, ausencia de células o canales resiníferos y ausencia de parénquima axial (Kräusel, 1949; Pires y Guerra-Sommer, 2004; Harland et al., 2007; Philippe y Bamford, 2008).

Las morfoespecies reconocidas dentro de *Taxaceoxylon* son: *T. rajmahalense* (Bardwaj) Kräusel et Jain 1964, *T. cupressoides* Sharma 1970, *T. mcmurrayensis* Roy 1972, *T. japonomesozoicum* Nishida 1973, *T. antiquum* (Boeshore y Gray) Kräusel 1949 y *T. torreyanum* Shimakura 1936. El cuadro 1 muestra los caracteres más relevantes del morfogénero y su comparación con el material estudiado en este trabajo. Las mayores similitudes fueron halladas con *T. rajmahalense* re-

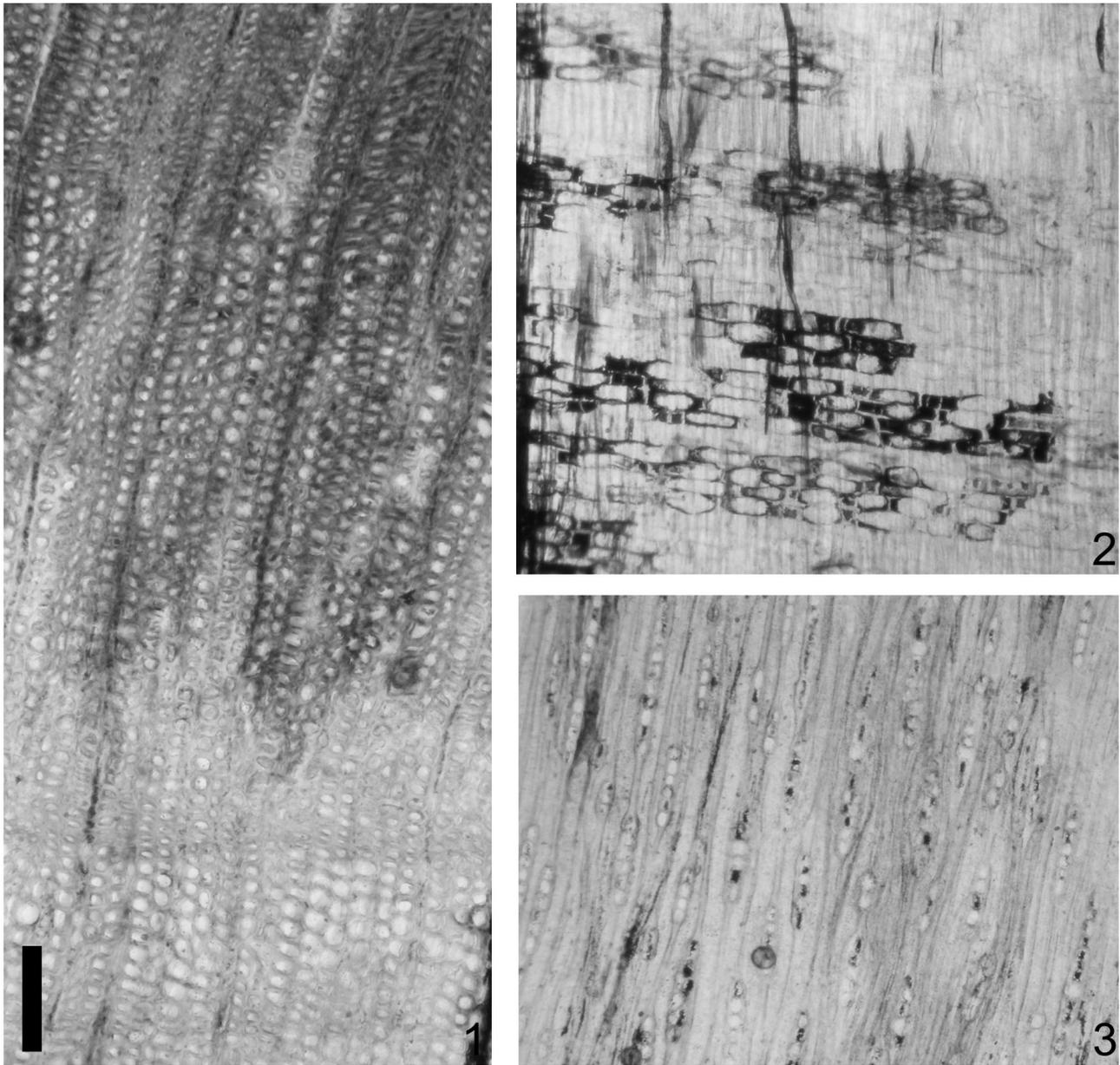


Figura 5. *Taxaceoxylon katuatenkum* sp. nov. UNPSJB-PB 194. 1. Traqueidas del xilema secundario en corte transversal y anillo de crecimiento poco demarcados / *tracheids of secondary xylem in cross section and subtle growth ring*. 2. Radios homocelulares en corte longitudinal radial / *Rays homocellular in radial section*. 3. Radios uniseriados y raramente biseriados en corte longitudinal tangencial / *Rays uniseriate and rarely biseriolate in tangential section*. Escala gráfica / *bar scale*: 1,2,3 = 200 μ m.

gistrado para el Jurásico de la India. Sin embargo, el ejemplar hallado en la Formación Koluel-Kaike (Patagonia central, Argentina) se diferencia por presentar engrosamientos espiralados sólo en las paredes radiales de las traqueidas, y por presentar engrosamientos tanto simples, dobles y bifurcados, levógiros y dextrógiros. Por este motivo se asigna una nueva entidad morfoespecífica por el conjunto de caracteres diagnósticos distintivos de las restantes morfoespecies descriptas. Al mismo tiempo, soportan la creación de un nuevo taxón las diferencias en la localidad geográfica y estratigráfica de ambos taxa.

AMEGHINIANA 46 (1), 2009

Comparaciones con material actual. El material fósil descrito está estrechamente ligado a los representantes de las familias Taxaceae y/o Cephalotaxaceae. Estos están caracterizados por presentar anillos de crecimiento anuales demarcados o indistinguibles, traqueidas de contorno redondeadas o angulares en sección transversal, conductos resiníferos ausentes, en algunos géneros presentan ocasionalmente parénquima axial, las traqueidas presentan engrosamientos espiralados, campo de cruzamiento con punteaduras del tipo podocarpoide o cupressoide en número de 1-3 (4-6), las paredes tangenciales de las células radiales son

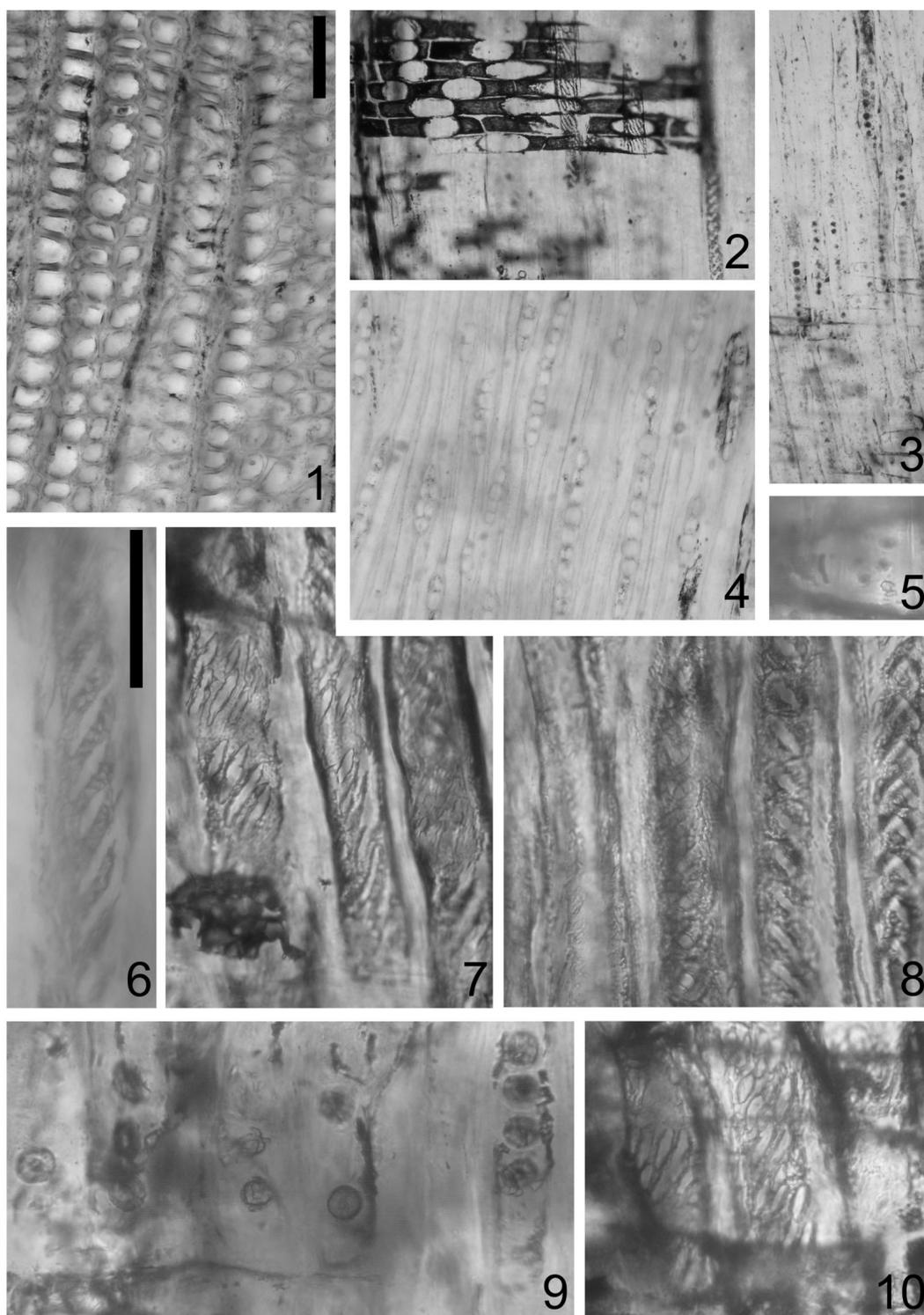


Figura 6. *Taxaceoxylon katuatenkum* sp. nov. UNPSJB-PB 194. 1. Detalle de traqueidas en corte transversal mostrando contorno circular a irregular / detail of tracheids in cross section showing circular to irregular outline. 2. Radios homocelulares y traqueidas con engrosamientos espiralados en corte longitudinal radial / rays homocellular and tracheids with radial spiral thickenings in radial section. 3 y 9. Traqueidas en corte longitudinal radial mostrando las punteaduras tipo abietinoide / tracheids in radial section showing abietoid rounded pits. 4. Radios uniseriados y escasos biseriados en corte longitudinal tangencial / rays uniseriate and scarcely biseriata in tangential section. 5. Campos de cruzamiento con punteaduras cupressoides, pequeñas, 5-6 punteaduras por campo e irregularmente dispuestas / cross fields with 5-6 small irregularly disposed cupressoid pits. 6 y 8. Traqueidas mostrando los engrosamientos espiralados / tracheids with radial spiral thickenings. 7. Traqueidas mostrando "spiral grooves" / tracheids showing spiral grooves. 10. Corte longitudinal radial mostrando punteaduras en campos de cruzamiento y probables "spiral grooves" / radial section showing pits in cross fields and probable spiral grooves. Escala gráfica / bar scale: 1,2, 3,4, = 100 μ m; 5,6,7,8,9,10 = 50 μ m.

Cuadro 1. Comparación de las características diagnósticas de *Taxaceoxylon katuatenkum* sp. nov. con las especies asignadas a *Taxaceoxylon* Kräusel et Jain 1964 / comparison of diagnostic features of *Taxaceoxylon katuatenkum* sp. nov. with the species assigned to *Taxaceoxylon* Kräusel et Jain 1964.

	Localidad	Edad	Campos de cruzamiento	Tipo de radios	Tipo de Punteaduras	Engrosamientos espiralados
<i>T. torreyanum</i> Shimakura 1936	Cuenca Kanagawa, Japón	Plioceno	-----	-----	Uniseriados aisladas raramente opuestas	Simplees, ocasionalmente dobles
<i>T. antiquum</i> (Boeshore et Gray) Kräusel 1949	EUA	Cretácico superior	2-4 punteaduras por campo	Uniseriados, algunos con porciones biseriadas, 1-12 células de alto	Uniseriados, ocasionalmente biseriados	2-4 series en las paredes tangenciales, con ángulo de inclinación de 45°
<i>T. rajmahalense</i> (Bardwaj) Kräusel et Jain 1964	Rajmahal, India	Jurásico	No preservados	Uniseriados, raramente parcialmente biseriados, 1-22 células de alto, paredes tangenciales lisas	Uniseriadas, circulares, 10 µm de diámetro, apertura circular de 6 µm de ancho	Visibles en paredes radiales y tangenciales de traqueidas, simples y muy comunes dobles, ángulo de disposición entre 40-70°
<i>T. cupressoides</i> Sharma 1970	Rajmahal, India	Jurásico	Con 1 o raramente 2 punteaduras por campo, grandes, simples o areoladas, dispuestas verticalmente, circulares u ovoides, 5-7,5 µm de diámetro	Uniseriados, algunas veces parcialmente biseriados, 1-14 células de alto, paredes radiales con punteaduras simples o areoladas	Uniseriadas, 11-13 µm de diámetro, apertura circular con 5 µm de diámetro	Simplees o dobles
<i>T. mcmurrayensis</i> Roy 1972	Formación McMurray, Canadá	Cretácico inferior	4-6 diminutas punteaduras por campo, generalmente cupressoides, ocasionalmente tendiendo a taxodioide, apertura oblicua, paredes horizontales lisas, gruesas y sin punteaduras	Uniseriados, ocasionalmente biseriados, 2-12 células de alto, 15-20 µm de diámetro	Uniseriados, circulares, pequeñas, areoladas, apertura circular u oblicua	Simplees o dobles, cercanamente perpendiculares al eje vertical
<i>T. japonomesozoicum</i> Nishida 1973	Japón	Cretácico	1-2 punteaduras por campo, circulares u ovoides, dispuestas verticalmente	-----	Uniseriados, 11-13 µm de diámetro, ornadas, apertura circular u oblicua	Simplees
<i>Taxaceoxylon</i> sp. Caminos et al., 1995	Precordillera riojana, Argentina	Triásico superior	3-4 punteaduras cupresoides por campo, pequeños	Uniseriados, 1-16 células de alto	Uniseriadas, circulares, espaciadas	Simplees
<i>T. katuatenkum</i> Brea, Bellosi et Krause, este trabajo	Formación Koluel-Kaike, Chubut, Argentina	Eoceno	5-6 punteaduras del tipo cupressoides por campo.	2-18 (6) células de alto, la mayoría uniseriados, muy raros los biseriados	Uniseriadas, aisladas, circulares, con apertura circular	Visibles en paredes radiales de traqueidas, simples y dobles, a veces bifurcados, con ángulo de disposición entre 40-70°

siempre lisas, mientras que las paredes horizontales esporádicamente presentan engrosamientos, la altura de los radios es de 1-28 células de alto, los radios son uniseriados ocasionalmente biseriados (Greguss, 1955;

García Esteban et al., 2002; 2004). *Taxus* L., *Pseudotaxus* Cheng y *Austrotaxus* Compton son los taxones actuales que comparten más caracteres diagnósticos con el material fósil descrito en este trabajo.

Discusión

El Orden Coniferales o Pinales comprende a las verdaderas coníferas y está integrado por 9 familias: Pinaceae, Phyllocladaceae, Podocarpaceae, Araucariaceae, Sciadopityaceae, Cupressaceae, Taxodiaceae, Cephalotaxaceae y Taxaceae (Chaw *et al.*, 1997). Históricamente, la familia de los tejos era excluida de las Coniferales y conformaba un Orden propio -las Taxales- (Sahni, 1920; Florin, 1948, 1951), debido a que sus taxones comparten características propias que los diferencian de las otras coníferas. Sin embargo, las evidencias genéticas indican que los tejos son monofiléticos junto a otras coníferas y que conforman una familia dentro del orden Coniferales o Pinales (Cheng *et al.*, 2000).

Las relaciones entre las familias actuales de las Pinophyta han sido estudiadas a través de secuencias génicas de cloroplastos, mitocondrias y núcleos (Chaw *et al.*, 1997, 2000; Cheng *et al.*, 2000), de estos análisis se infiere que las Taxaceae están próximas a las Cephalotaxaceae y Taxodiaceae, y en menor grado a las Sciadopityaceae y Cupressaceae. Las Phyllocladaceae-Podocarpaceae y las Araucariaceae formarían un clado independiente, mientras que las Pinaceae constituirían un clado segregado de todas las anteriores (Chaw *et al.*, 1997).

La filogenia de los géneros de la familia Taxaceae y la monotípica familia Cephalotaxaceae ha sido extraordinariamente controversial. El género *Cephalotaxus* primeramente estuvo incluido dentro de las Taxaceae y luego fue elevado a nivel de familia, Cephalotaxaceae por Neger (1907). Las relaciones entre los géneros de las familias Taxaceae y Cephalotaxaceae han sido debatidas por largos años (véase Cheng *et al.*, 2000).

La Familia Taxaceae está integrada por árboles o arbustos perennifolios, monoicos o dioicos, no resinosos, con hojas aciculares, opuestas o en verticilos trímeros. Sus estructuras reproductivas femeninas no están dispuestas en estróbilos y las semillas están parcial o totalmente cubiertas por una masa carnosa. Esta familia está integrada por cinco géneros, *Taxus* L., *Torreya* Arnott, *Amentotaxus* Pilger, *Austrotaxus* Compton, *Pseudotaxus* Cheng y 17 especies. Los miembros de esta familia están distribuidos principalmente en el Hemisferio Norte y en Nueva Caledonia (Hils, 1993).

La Familia Cephalotaxaceae comprende pequeños árboles y arbustos perennifolios, que se caracterizan por no poseer conductos secretores en sus órganos, son monoicos o dioicos. Las hojas son lineares a lanceoladas y tienen disposición espiralada. Los conos femeninos están reducidos, con una o pocas escamas ovulíferas, llevando una semilla por cada escama. Las semillas están cubiertas totalmente por un arilo carnoso. Está conformada por un género, *Cephalotaxus* Sieb. *et* Succ. *ex* Endl., y siete especies origina-

rias de la región del Himalaya en Asia Oriental (García Esteban *et al.*, 2002).

Cheng *et al.* (2000) utilizaron las secuencias del gen cloroplasto *matK* y secuencias nucleares ITS, para analizar seis géneros de las familias Taxaceae y Cephalotaxaceae junto a representantes de otras familias de coníferas. A partir de este estudio determinaron que los géneros de las Taxaceae y el único género de las Cephalotaxaceae son monofiléticos y el clado Taxodiaceae/Cupressaceae es su grupo hermano. *Cephalotaxus* es basal a los géneros de las taxáceas, de los que surgen dos clados, *Torreya*/*Amentotaxus* y *Taxus*/*Pseudotaxus*/*Austrotaxus*. El género *Austrotaxus* es el primero en bifurcarse.

Se estima que la divergencia entre los clados Taxodiaceae/Cupressaceae y Cephalotaxaceae/Taxaceae fue hace 192-230 Ma y la divergencia entre las taxáceas y *Cephalotaxus* ocurrió hace 149-179 Ma (Cheng *et al.*, 2000).

En el Hemisferio Sur los registros fósiles más antiguos de la Familia Taxaceae se remontan al Triásico superior de la Cuenca Paraná (Estado de Rio Grande do Sul, Brasil) con la presencia de *Sommerxylon spirilosus* Pires *et* Guerra-Sommer un leño permineralizado con afinidad a las taxáceas. Esta morfoespecie preservó anatómicamente la médula, el xilema primario, el xilema secundario, el floema y la corteza.

En Argentina, el morfogénero *Taxaceoxylon* fue recolectado en sedimentos del Triásico superior, en el tramo medio del río del Peñón y a lo largo de la Quebrada de Santo Domingo, Precordillera de la provincia de La Rioja (Caminos *et al.*, 1995). Este ejemplar fue hallado en asociación con leños permineralizados de *Rhexoxylon* sp.

Durante el período Jurásico se registran *Taxaceoxylon rajmahalense* (Bardwaj) Kräusel *et* Jain 1964 y *Taxaceoxylon cupressoides* Sharma 1970, dos leños fósiles de Taxaceae provenientes de la India (Kräusel y Jain, 1964; Sharma, 1970).

Los taxones anteriormente mencionados avalan la hipótesis que las Taxaceae mesozoicas no estaban confinadas al Hemisferio Norte (Kräusel y Jain, 1964; Florin, 1940; Pires y Guerra-Sommer, 2004).

Recientemente, se reportó la primera evidencia de esta familia en el Mioceno temprano del sur de Nueva Zelanda con el hallazgo de compresiones foliares (Pole, 2007).

El taxón descrito en el presente trabajo, *Taxaceoxylon katuatenum* sp. nov., del Eoceno de la Patagonia central correspondería al segundo registro de esta familia en Argentina. Este nuevo registro refuerza la hipótesis de que las Taxaceae o Cephalotaxaceae también ocuparon el Hemisferio austral desde tiempos mesozoicos. Junto a los ejemplares de Nueva Zelanda se reafirma y amplía la distribución de esta familia durante el Cenozoico en el Hemisferio Sur.

La asociación del nuevo leño de Taxaceae o Cephalotaxaceae, junto con otros fósiles y las propiedades sedimentológicas y paleopedológicas que exhibe la Formación Koluel-Kaike, permiten efectuar algunas inferencias paleoambientales para el Eoceno temprano-medio de la región central de la Cuenca San Jorge. Según lo atestiguan los datos paleobotánicos y palinológicos, la transición del Eoceno temprano a medio fue un lapso de modificación en la estructura de la flora de Patagonia (Barreda y Palazzesi, 2007; Prámparo *et al.*, 2007). La vegetación de bosques lluviosos y bosques esclerófilos, dominados por palmeras, Podocarpaceae, Araucariaceae, Casuarinaceae, Juglandaceae, y Proteaceae, fue substituida por bosques de mayor diversidad, conformados por Podocarpaceae, Aquifoliaceae, Bombacaceae y especies meso y microtérmicas de *Nothofagus* Blume (Melendi *et al.*, 2003; Wilf *et al.*, 2005; Palazzesi y Barreda, 2007). Esta tendencia en la transformación florística se profundizó en el Eoceno medio a tardío, con la instalación y posterior expansión de pastizales arbolados, palmares y pastizales abiertos meso-megatérmicos (Pascual y O. Jaureguizar, 1990; Bellosi y González, 2005; Zucol y Brea, 2005; Prámparo *et al.*, 2007; Bellosi *et al.*, en prensa). Recientes estudios de trazas fósiles (*i.e.* bolas de cría) de escarabajos estercoleros (*Coprinisphaera* *issp.*) en la Formación Sarmiento confirman la existencia de ecosistemas de pastizales abiertos a partir del Eoceno medio alto (Sánchez *et al.*, 2008).

La asociación fitolítica de la Formación Koluel-Kaike, caracterizada por la abundancia de angiospermas y palmeras, asociadas a Poaceae, Cyperaceae y Podostemaceae, sugiere la existencia de bosques subtropicales a tropicales mixtos (Zucol *et al.*, 2004) y ambientes subordinados dominados por plantas herbáceas (gramíneas), conformando sabanas (Zucol, 2005). Un paleoclima similar, templado a cálido con largos períodos de alta humedad alternando con estaciones secas más breves, fue interpretado por Andreis (en prensa) para la región de laguna Payahilé. De acuerdo con Reguero *et al.* (2002), los vertebrados fósiles de esta unidad, integrantes de la Fauna de *Ernestokokenia* (Edad Mamífero Riochiquense) constituida por ramoneadores, insectívoros y en menor medida frugívoros (Pascual *et al.*, 1996) habrían ocupado áreas boscosas bajo condiciones cálidas y húmedas. Por otro lado, los frecuentes y potentes paleosuelos rojizos y moteados, con marcas de raíces profundas y avanzado grado de desarrollo, son indicativos de un ecosistema maduro y húmedo-subtropical. La vegetación asociada a estos paleosuelos habría sido de carácter arbóreo y de altura considerable, posiblemente dominada por coníferas o especies de madera dura (Krause y Bellosi, 2006). Por su parte, los bancos len-

ticulares mangánicos permiten definir una significativa meteorización del manganeso, normalmente favorecida en climas cálidos y húmedos y abundancia de ácidos orgánicos (Li y Vasconcelos, 2002). Tales condiciones resultan concordantes con las interpretadas por el estudio de los paleo-Ultisoles.

Algunos rasgos pedogénicos evidencian estacionalidad climática, la cual no parece ser del todo conciliable con la leve demarcación de los anillos anuales de crecimiento observada en *T. katuatenum* sp. nov. Esta diferencia podría indicar que dicha estacionalidad estaría más vinculada al régimen pluvial o hídrico, que a la temperatura.

Conclusiones

Leños fósiles con afinidad a las Taxaceae fueron descritos anteriormente en Argentina en sedimentos del Triásico superior de La Rioja (Caminos *et al.*, 1995). De esta manera, *Taxaceoxylon katuatenum* sp. nov. correspondería al segundo registro de esta familia para el sector más austral de América del Sur. El ejemplar proviene de la Formación Koluel-Kaike del Eoceno inferior-medio de la Patagonia central.

Se conocen sólo seis morfoespecies de leños fósiles taxodiodes, los cuales presentan verdaderos engrosamientos espiralados en sus traqueidas. Estas especies anteriormente descritas en otras regiones del mundo difieren de *Taxaceoxylon katuatenum* sp. nov., motivo por el cual se crea esta nueva entidad específica. Finalmente, *Taxaceoxylon katuatenum* sp. nov. amplía la distribución geográfica y estratigráfica del morfogénero *Taxaceoxylon*.

De acuerdo a la información fosilífera y paleopedológica de la Formación Koluel-Kaike, esta nueva especie de Taxaceae y/o Cephalotaxaceae habría sido un componente de los bosques desarrollados en Patagonia central durante el Eoceno temprano-medio. Esta flora de carácter subtropical, expandida en América del Sur hasta latitudes medias (47° S), representa la transición entre la vegetación de bosques lluviosos y bosques esclerófilos megatérmicos (Barreda y Palazzesi, 2007) correspondientes al Óptimo climático del Eoceno temprano (EECO), y las sabanas con palmeras y pastizales desarrollados en el Eoceno medio a tardío (Pascual y O. Jaureguizar, 1990; Prámparo *et al.*, 2007).

Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento a J. Genise y M.V. Sánchez por su colaboración en las tareas de campo. Agradecemos a dos árbitros anónimos por la revisión de este manuscrito. La ayuda financiera fue provista por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 07-13864 y PICT 03-13286).

Bibliografía

- Andreis, R.R. en prensa. Silicofitolitos en las formaciones Río Chico (Paleoceno superior) y Sarmiento (Eoceno inferior-Oligoceno superior), Laguna Payahilé, Provincia del Chubut, Argentina. En: A.F. Zucol, A. F., M. Osterrieth y M. Brea (eds.), *Fitolitos en suelos, sedimentos y sitios arqueológicos: Estado actual de sus conocimientos en América del Sur*. Universidad de Mar del Plata, Mar del Plata.
- Bamford, M.K. y Phillippe, M. 2001. Jurassic-Early Cretaceous Gondwanan homoxyloous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 113: 287-297.
- Barefoot, A.C. y Hankins, F.W. 1982. *Identification of modern and Tertiary woods*. Oxford University Press, Oxford, 189 pp.
- Barreda, V. y Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-Early Neogene: origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review* 73: 31-50.
- Belloso, E.S. y González, M.G. 2005. Paleosuelos de la Formación Sarmiento en Gran Barranca (Chubut, Argentina). *16º Congreso Geológico Argentino* (La Plata), 4: 433-438.
- Belloso, E.S., Laza, J. Sánchez, M.V. y Genise, J. En prensa. Ichnofacial analysis of the Sarmiento Formation (Middle Eocene-Lower Miocene) at Gran Barranca, Central Patagonia. En: Madden, R., A. Carlini, M. G. Vucetich y R. Kay (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press.
- Bond, M., Carlini, A., Goin, F., Legarreta, L., Ortiz J., E., Pascual, R. y Uliana, M. 1995. Episodes in South American Land Mammal evolution and sedimentation: testing their apparent concurrence in a Paleocene succession from Central Patagonia. *6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Trelew) Actas, pp. 47-58.
- Brea, M. y Zucol, A.F. 2006. Leños fósiles de Boraginaceae de la Formación Peñas Coloradas (Paleoceno superior), Puerto Visser, Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 43: 139-146.
- Brea, M., Zucol, A.F., Raigemborn, M.S. y Matheos, S.D. 2004. Leños fósiles del Paleoceno superior (Grupo Río Chico), provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 41: 7R-8R.
- Brea, M., Zucol, A.F., Raigemborn, M.S. y Matheos, S.D. 2008. Reconstrucción de paleocomunidades arbóreas mediante análisis fitolíticos en sedimentos del Paleoceno superior-Eoceno? (Formación Las Flores), Chubut, Argentina. En: A. Korstange y P. Babot (eds.), *Matices Interdisciplinarios en Estudios Fitolíticos y de otros Microfósiles/ Interdisciplinary Nuances in Phytolith and other Microfossil Studies*. BAR Internacional Series S1870, Capítulo 9: 91-108. (Oxford, Inglaterra).
- Brea, M., Matheos, S.D., Raigemborn, M.S., Iglesias, A., Zucol A.F. y Prámparo M. 2007. Aspectos paleoecológicos y paleoambientales del bosque petrificado Ameghino (Daniano), Chubut, Argentina. 4º European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America. En: E. Díaz-Martínez e I. Rábano (eds.), *Tres Cantos*, Madrid, España. *Cuadernos del Museo Geominero*, n° 8: 45-50. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Caminos, R., Zamuner, A.B., Limarino, C. y Fauqué, L. 1995. Triásico superior fosilífero en la Precordillera riojana. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 50: 262-265.
- Chattaway, M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Tropical Woods* 29: 20-28.
- Chaw, S.M., Zharkikh, A., Sung, H.M., Lau, T.C. y Li, W.H. 1997. Molecular phylogeny of extant Gymnosperms and seed plant evolution: Analysis of nuclear 18S rRNA sequences. *Molecular Biology and Evolution* 14: 56-68.
- Chaw, S.M., Parkinson, C.L., Cheng, Y., Vicent, T.M. y Palmer, J.D. 2000. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 4086-4091.
- Cheng, Y., Nicolson, R.G., Tripp, K. y Chaw, S. 2000. Phylogeny of Taxaceae and Cephalotaxaceae Genera Inferred from Chloroplast *matK* Gene and Nuclear rDNA ITS Region. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14: 353-365.
- Dumortier, B.C. 1829. *Analyse des Familles des Plantes, avec l'indication des principaux genres qui s'y rattachent*. Imprimeries de J. Casterman, aîné, 105 pp.
- Feruglio, E., 1949. *Descripción geológica de la Patagonia*, Tomo 2. Buenos Aires, Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales, 349 pp.
- Florin, R. 1948. On the morphology and relationships of the Taxaceae. *Botanical Gazette* 110: 31-39.
- Florin, R. 1951. Evolution of cordaites and conifers. *Acta Horti Bergiani* 15: 285-388.
- Flynn, F. J. y Swisher, C. C. 1995. Cenozoic South American Land mammal ages: correlation to global geochronologies. En: Berggren, W., D. Kent, M-P. Aubry y J. Hardenbol (eds.), *Geochronology time scales and Global stratigraphic correlations*. *SEPM, Special Publication* 54: 317-333.
- García Esteban, L., Palacios de Palacios, P., Guindeo Casasús, A., García Esteban, Ly., Lázaro Durán, I., González Fernández, L., Rodríguez Labrador, Y., García Fernández, F., Bobadilla Maldonado, I. y Camacho Atalaya, A. 2002. *Anatomía e identificación de coníferas a nivel de especie*. Fundación Conde del Valle de Salazar, Ediciones Mundi Prensa, 412 pp. Madrid.
- García Esteban, L. Palacios de Palacios, L., Guindeo Casasús, A. y García Fernández, F. 2004. Characterisation of the xylem of 352 conifers. *Investigación agraria: Sistemas y recursos forestales* 13: 452-478.
- Gray, S.F. 1821. *Nat. Arr. Brit. Pl.* 2: 222-226.
- Greguss, P. 1955. *Identification of living Gymnosperms on the basis of xylotomy*. Akademiai Kiado, Budapest, 263 pp.
- Greuter, W., McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, P.C., Skog, J.E., Treharne, P., Turland, N.J. y Hawksworth, D.L. 1999. *International Code of Botanical Nomenclature*. Tokyo Code, 131 pp.
- Harlang, M., Francis, J.E., Brentnall, S.J. y Beerling, D.J. 2007. Cretaceous (Albian-Aptian) conifer wood from Northern Hemisphere high latitudes: Forest composition and palaeoclimate. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143: 167-196.
- Hils, M.H. 1993. Taxaceae Gray - Yew Family. En: *Flora of North America Editorial Committee*. Flora of North America North of Mexico, Volume 2, Pteridophytes and Gymnosperms, Oxford University Press, New York, pp. 423-427.
- IAWA, Committee. 2004. List of microscopic features for softwood identification. En: H.G. Richter, D. Grosser, I. Heinz y P.E. Gasson (eds.), *International Association Wood Anatomist Journal* 25: 1-70.
- Ihering, H. von. 1907. Les mollusques fosiles du Tertiaire et du Crétacé supérieur de l'Argentine. *Anales Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 1-611.
- Kraus, G. 1870. Bois fossils de conifers. En: Schimper W.P. (ed.), *Traité de Paleontologie Végétale*. *Strasbourg* 2: 363-385.
- Krause, J.M. y Belloso, E. S. 2006. Paleosols from the Koluel-Kaike Formation (Lower-Middle Eocene) in south-central Chubut, Argentina: A preliminary analysis. *4º Congreso Latinoamericano de Sedimentología y 11º Reunión Argentina de Sedimentología* (Bariloche), *Resúmenes*, p. 125.
- Krause, J.M., Belloso, E.S. y Genise, J.F. 2007. Evolución de la icnofauna terrestre en la Patagonia central II: el Grupo Río Chico desde el K-T hasta la explosión del Eoceno medio. *Reunión Argentina de Icnología* (Córdoba), *Resúmenes*, p. 38.
- Krause J.M., Belloso, E.S. e Iglesias M. 2008 a. Niveles mangánicos en la Formación Koluel-Kaike (Eoceno, centro-sur de Chubut): una perspectiva paleopedológica. *12º Reunión Argentina de Sedimentología* (Buenos Aires). *Resúmenes*, p. 90.
- Krause, J.M., Bown, T.M., Belloso, E.S. y Genise, J.F. 2008 b. Trace

- fossils of cicadas from the Cenozoic of Central Patagonia, Argentina. *Palaeontology* 51: 405-418.
- Kräusel, R. 1949. Die fossilen Koniferen-Hölaer (unter Ausschluss von *Araucarioxylon* Kraus) II. Kritische Untersuchungen zur Diagnostik lebender und fossiler Koniferen-Höölzer. *Palaeontographica B* 89: 83-203.
- Kräusel, R. y Jain, K.P. 1964. New fossil coniferous woods from Rajmahal Hills, Bihar, India. *Palaeobotanist* 12: 59-67.
- Legarreta, L. y Uliana, M., 1994. Asociación de fósiles y hiatus en el supracretácico Neógeno de Patagonia: una perspectiva estratigráfico-secuencial. *Ameghiniana* 31: 257-281.
- Lema, H., Busteros, H., Papú, O. y Sepúlveda, E. 1999. Litología y palinoestratigrafía de la Formación Río Chico en la Localidad de Estancia El Sauce, provincia de Chubut, Argentina. Simposio Paleógeno de América del Sur, Actas. *Servicio Geológico Minero Argentino, Anales* 33: 33: 51-58.
- Li, J.W. y Vasconcelos, P.M. 2002. Cenozoic continental weathering and its implications for paleoclimate: evidence from 40Ar/39Ar geochronology of supergene K-Mn oxides in Mt Tabor, central Queensland, Australia. *Earth and Planetary Science Letters* 200: 223-239.
- Madden, R., Bellosi, E., Carlini, A., Heizler, M., Vilas, J., Re, G., Kay, R. y Vucetich, M.G., 2005. Geochronology of the Sarmiento Formation at Gran Barranca and elsewhere in Patagonia: calibrating Middle Cenozoic mammal evolution in South America. *16° Congreso Geológico Argentino (La Plata)* 4: 411-412.
- Marshall, L., Sempere, T. y Butler, R. 1997. Chronostratigraphy of the mammal-bearing Palaeocene of South America. *Journal of South American Earth Sciences* 10: 49-70.
- McCartney, G.C. 1934. The bentonites and closely related rocks of Patagonia. *American Museum Novitates* 630: 1-16.
- Melendi, D.L., Scafati, L.H. y Volkheimer, W. 2003. Palynostratigraphy of the Paleogene Huitrera Formation in NW Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 228: 205-273. *Abhandlungen*
- Neger, F.W. 1907. *Die Nadelhozer (Koniferen) und Ubrigen Gymnospermen*. Leipzig.
- Nishida, M. 1973. On some petrified plants from the Cretaceous of Choshi, Chiba Prefecture 6. *Botanical Magazine* 86: 189-202.
- Page, C.N. 1990. Coniferophytina. En: K.U. Kramer y P.S. Green, (eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 1, "Pteridophytes and Gymnosperms". Springer-Verlag, Berlin, pp. 282-361.
- Palazzesi, L. y Barreda, V. 2007. Major vegetation trends in the Tertiary of Patagonia (Argentina): A qualitative paleoclimatic approach based on palynological evidence. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 202: 328-337.
- Pascual, R. y O. Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R., O. Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land mammals: paradigm for Cenozoic South America geobiotic evolution. *Münchener Geowissenschaftlich Abhandlungen* 30: 255-319.
- Philippe, M. y Bamford, M.K. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Palaeobotany and Palynology* 148: 184-207.
- Pires, E.F. y Guerra-Sommer, M. 2004. *Sommerxylon spiralosus* from Upper Triassic in southernmost Paraná Basin (Brazil): A new taxon with Taxacean affinity. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 76: 595-609.
- Pole, M. 2007. Conifer and cycad distribution in the Miocene of southern New Zealand. *Australian Journal of Botany* 55: 143-164
- Poole, I. 2000. Fossil angiosperm Wood: its role in the reconstruction of biodiversity and palaeoenvironment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 361-381.
- Prámparo, M.B., Quattrocchio, M., Gandolfo, M.A., Zamalao, M.C. y Romero, E. 2007. Historia evolutiva de las angiospermas (Cretácico-Paleógeno) en Argentina a través de los registros paleoflorísticos. En: S. Archangelsky, T. Sánchez y E.P. Tonni (eds.), *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 11, Ameghiniana 50° aniversario*: 157-172.
- Raigemborn, M.S, Brea, M., Zucol, A.F y Matheos, S.D. 2009. Early Paleogene climate at mid latitude in South America: Mineralogical and paleobotanical proxies from continental sequences in Golfo San Jorge basin (Patagonia, Argentina). *Geologica Acta* 7: 125-145.
- Reguero, M., Marensi, S. y Santillana, S. 2002. Antarctic Peninsula and South America (Patagonia) Paleogene terrestrial faunas and environments: biogeographic relationships. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 179: 189-210.
- Romero, E.J. 1973. Polen fósil de "*Nothofagus*" (*Nothofagidites*) del Cretácico y Paleoceno de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Paleontología* 6: 290-305
- Roy, S.K. 1972. Fossil wood of Taxaceae from McMurray Formation (Lower Cretaceous) of Alberta. *Canadian Journal of Botany* 50: 349-352.
- Ruiz, L., Quattrocchio, M., Guerstein, R.G. y Volkheimer, W. 1999. Rangos estratigráficos de palinomorfos del Paleógeno de Argentina, Antártica y Chile. Simposio Paleógeno de América del Sur, Actas. *Servicio Geológico Minero Argentino, Anales* 33: 89-103.
- Sánchez, M.V., Laza, J., Bellosi, E.S. y Genise, J.F. 2008. Icnestratigrafía y características de trazas fósiles de escarabajos coprófagos (*Coprinisphaera* sp.) de la Formación Sarmiento (Cenozoico medio): aparición y evolución de ecosistemas de pastizales abiertos. *12ª Reunión Argentina de Sedimentología (Buenos Aires), Resúmenes* p. 162. .
- Seward, A.C. 1919. *Fossil plants*. New York, Cambridge 4, 514 pp.
- Shani, B. 1920. On certain archaic features in the seed of *Taxus baccata*, with remarks on the antiquity of the Taxineae. *Annals of Botany* 34: 117-132.
- Sharma, B.D. 1970. *Taxaceoxylon cupressoides* sp. nov. from Dhokoti in the Rajmahal Hills, India. *Ameghiniana* 3: 257-278.
- Shimakura, M. 1936. On the fossil wood of *Torreya nucifera* Sieb. et Zucc. from the Pleistocene of Kanagawaken. *Journal of the Geological Society of Japan* 612: 297-303.
- Tortorelli, L.A. 1956. *Maderas y bosques Argentinos*. Ed. ACME, S.A.C.I. Buenos Aires, 910 pp.
- Wilf, P., Johnson, K.R., Cúneo, N.R., Smith, M.E., Singer B.S. y Gandolfo, M.A. 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *American Naturalist* 165: 634-650.
- Zucol, A.F. 2005. Estudios paleoagrostológicos en el Cenozoico de Patagonia, su importancia en el conocimiento de la historia evolutiva de los paleopastizales. *16° Congreso Geológico Argentino (La Plata)*, 4: 403-408.
- Zucol, A.F y Brea, M. 2005. El registro fitolítico de los sedimentos cenozoicos de la localidad de Gran Barranca: su aporte a la reconstrucción paleoecológica. *16° Congreso Geológico Argentino (La Plata)*, 4: 395-402.
- Zucol, A.F., Brea, M., Raigemborn, M.S y Matheos, S.D. 2004. Asociación fitolítica en las formaciones Las Flores, Koluél Kaiké y Sarmiento en Gran Barranca, lago Colhué Huapi (Chubut, Argentina). *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 41: 25R-26R.

Recibido: 31 de marzo de 2008.

Aceptado: 1 de octubre de 2008.