



## Reporte preliminar sobre la paleoflora de la Formación La Colonia (Campaniano-Maastrichtiano, Cretácico tardío), Chubut, Patagonia, Argentina

María A. Gandolfo<sup>1,\*</sup>, N. Ruben Cúneo<sup>2</sup>, Elizabeth J. Hermsen<sup>3</sup>

<sup>1</sup> L-H Bailey Hortorium, Department of Plant Biology, 412 Mann Library Building, Cornell University, Ithaca, NY, 14853, EUA.

<sup>2</sup> MEF-CONICET, Av. Fontana 140, Trelew, 9100, Chubut, Argentina.

<sup>3</sup> Department of Environmental and Plant Biology, Porter Hall 401, Ohio University, Athens, OH, 45701, EUA.

\* mag4@cornell.edu

### Resumen

En esta contribución, se presentan elementos paleoflorísticos de la Formación La Colonia (Campaniano-Maastrichtiano, Cretácico tardío), la cual se encuentra expuesta entre Telsen y Sierra Rosada en el área conocida como la Meseta Norpatagónica, Chubut, Patagonia, Argentina. Hasta ahora, la paleoflora era conocida por sólo algunos de sus componentes acuáticos: las pteridofitas representadas por Salviniaceae y Marsileaceae y las angiospermas por Nelumbonaceae. Sin embargo, nuevas colecciones revelaron la presencia de una paleoflora mucho más diversa asociada a estos elementos incluyendo no sólo otros elementos acuáticos sino también helechos, coníferas y angiospermas terrestres. Entre los acuáticos se describen fósiles semejantes a *Azolla* (pteridofita), y dos angiospermas relacionadas a las familias Araceae y Typhaceae; mientras que los componentes terrestres están representados por fósiles de Dicksoniaceae (pteridofita), posiblemente Araucariaceae (conífera) y seis morfotipos de angiospermas. Los elementos acuáticos son interpretados como autóctonos y los terrestres como alóctonos. La tafocenosis confirma el tipo de ambiente anteriormente sugerido para los sectores medios de la Formación La Colonia.

Palabras clave: Argentina, Cretácico tardío, Formación La Colonia, paleoecología, paleoflora.

### Abstract

*In this contribution, we present new paleofloristic elements from the La Colonia Formation (Campanian-Maastrichtian, Late Cretaceous), exposed between Telsen and Sierra Rosada in the area known as the North Patagonian Massif, Chubut, Patagonia, Argentina. Previously, the paleoflora was only known from some of its aquatic components: pteridophytes representing the families Salviniaceae and Marsileaceae and angiosperms representing the families Nelumbonaceae. However, recent paleobotanical collections have revealed the presence of a more diverse plant assemblage including other aquatic elements as well as terrestrial ferns, conifers, and several angiosperms. Among the aquatics, macrofossils similar to *Azolla* (pteridophyte), and two angiosperms related to the families Araceae and Typhaceae are described; while the terrestrial components are represented by fossils of Dicksoniaceae (pteridophyte), a putative araucariacean conifer, and six dicot morphotypes. The aquatic elements are interpreted as autochthonous and the terrestrial as allochthonous. The taphocenosis confirms the environmental interpretation previously suggested for the middle sector of the La Colonia Formation.*

Keywords: Argentina, Late Cretaceous, La Colonia Formation, paleoecology, paleoflora.

## 1. Introducción

La evolución de las cuencas continentales y marinas de Patagonia puede ser dividida en tres etapas: la *rift-syn-rift* temprana (Jurásico medio-Barremiano), el hundimiento termal acompañado por un incremento de sedimentación continental (Aptiano-Maastrichtiano temprano) y finalmente la gran transgresión del Cretácico tardío (Maastrichtiano tardío-Paleoceno) (Andreis, 2001). Es durante esta última etapa en que las placas de América del Sur y África continuaron con su separación y esto sumado a la subsidencia y a un tectonismo acelerado, dio como resultado una transgresión marina generalizada en el área. Como consecuencia de esta actividad geológica, el mar entró desde el Océano Atlántico e inundó parcialmente la plataforma norpatagónica (Lesta et al., 1980; Riccardi, 1988; Andreis, 2001) al menos hasta el Daniano (Paleoceno temprano) (Malumián y Nández, 2011). Durante este período de tiempo, Patagonia se convirtió en un archipiélago en el cual las Mesetas Norpatagónica y del Deseado se mantuvieron emergidas (Yrigoyen, 1969; Riccardi, 1988; Uliana y Biddle, 1988; Spalletti et al., 1999; Gasparini et al., 2001).

La Meseta Norpatagónica (también conocida como la “Comarca Norpatagónica”, “Meseta de Somuncurá” o “Meseta de Somún Curá”) es una área extensiva, limitada al este por la costa atlántica y al oeste por las estribaciones de Los Andes, y al norte por las cuencas del Colorado y Neuquén mientras que hacia el sur lo está por la cuenca Tecka-Tepuel (demarcada por el Río Chubut) (Figura 1; Turner y Baldi, 1978; von Gosen, 2002). En Chubut, cinco formaciones de edad cretácica están expuestas en borde SO-S-SE del macizo, las mismas son Paso del Sapo, Lefipán, Puesto Manuel Arce, Los Alamitos y La Colonia. Las formaciones Lefipán y La Colonia representan sedimentos depositados durante el Campaniano-Maastrichtiano (Page et al., 1999) y son, hasta ahora, en las únicas para las cuales se han mencionado la presencia de megafósiles vegetales representando pteridofitas, gimnospermas y angiospermas.

En un esfuerzo para caracterizar la paleoflora del Cretácico tardío de la Meseta Norpatagónica, investigaciones paleobotánicas recientes han sido enfocadas en el estudio de la paleoflora de la Formación La Colonia. Hasta el momento, se conocen tres localidades (Cerro Bosta, Quebrada del Helecho y Cañadón del Irupé; Figura 1) que han producido materiales reproductivos y vegetativos de plantas. A su vez, muestreos exhaustivos en las localidades Quebrada del Helecho y Cañadón del Irupé han revelado una diversa taoflora compuesta por elementos acuáticos y terrestres de helechos, coníferas y angiospermas.

Aunque se conocía previamente que la flora de la Formación La Colonia estaba compuestas por elementos acuáticos y terrestres (Gandolfo y Cúneo, 2003, 2005), sólo algunos de los elementos acuáticos han sido descritos en detalle. Dos familias de helechos acuáticos, Salviniaceae y Marsileaceae, están representadas en la paleoflora. Archangelsky et al. (1999) fueron los primeros en reportar la

presencia de esporas asignables al género fósil *Paleoazolla* (Salviniaceae) en la localidad Cerro Bosta (Cerro Buitre en Archangelsky et al., 1999; Figuras 2a-b muestran ejemplos de materiales colectados en la localidad Cañadón del Irupé). Fósiles representantes de órganos reproductivos y vegetativos ubicados en la familia Marsileaceae han sido descritos por Cúneo et al. (2013) y Hermsen et al. (2014). Cúneo et al. (2013) reportaron fósiles pertenecientes al género *Regnellidium* (Figuras 2c-d) los cuales fueron colectados en las localidades Cerro Bosta y Quebrada del Helecho, mientras que Hermsen et al. (2014) describieron especímenes de hojas y esporocarpos similares al género *Marsilea* provenientes de la localidad Cañadón del Irupé (Figuras 2e-f).

Gandolfo y Cúneo (2005) introdujeron el primer registro de restos de megafósiles asignables a angiospermas, los mismos representan hojas y frutos asociados a las mismas pertenecientes al género *Nelumbo* (Nelumbonaceae, Figura 2g-h), los cuales provienen de la localidad Cañadón del Irupé. Esta familia presenta sólo hábito acuático, tal como los helechos conocidos hasta ahora para la formación.

El objetivo principal de esta contribución es presentar un reporte preliminar de los nuevos elementos terrestres y acuáticos, que en conjunto con los fósiles previamente descritos, conforman la paleoflora de las localidades Quebrada del Helecho y Cañadón del Irupé de la Formación La Colonia. Éste no pretende ser un estudio taxonómico exhaustivo, sino un simple recuento inicial para comenzar

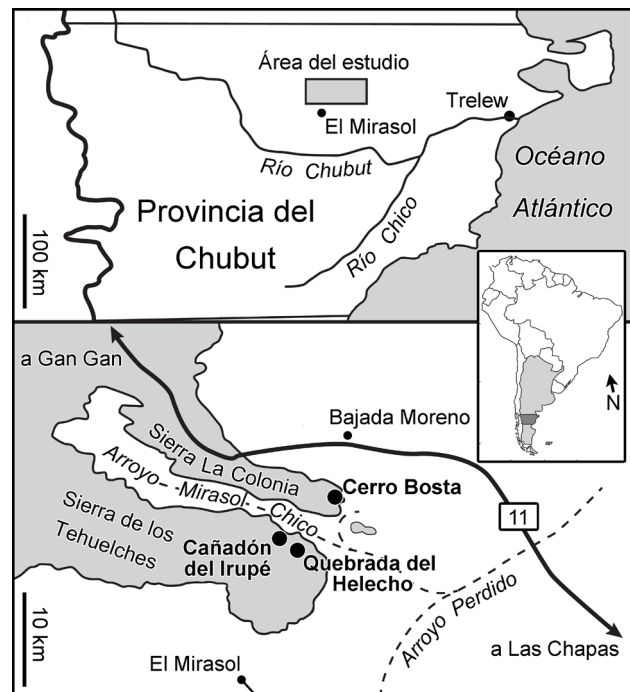


Figura 1. Mapa de ubicación de las localidades Cañadón del Irupé, Cerro Bosta (= Cerro Buitre de Archangelsky et al., 1999) y Quebrada del Helecho, Formación La Colonia, Chubut, Patagonia, de las cuales provienen los fósiles. Modificado de Rugier et al. (2009) y Cúneo et al. (2013).



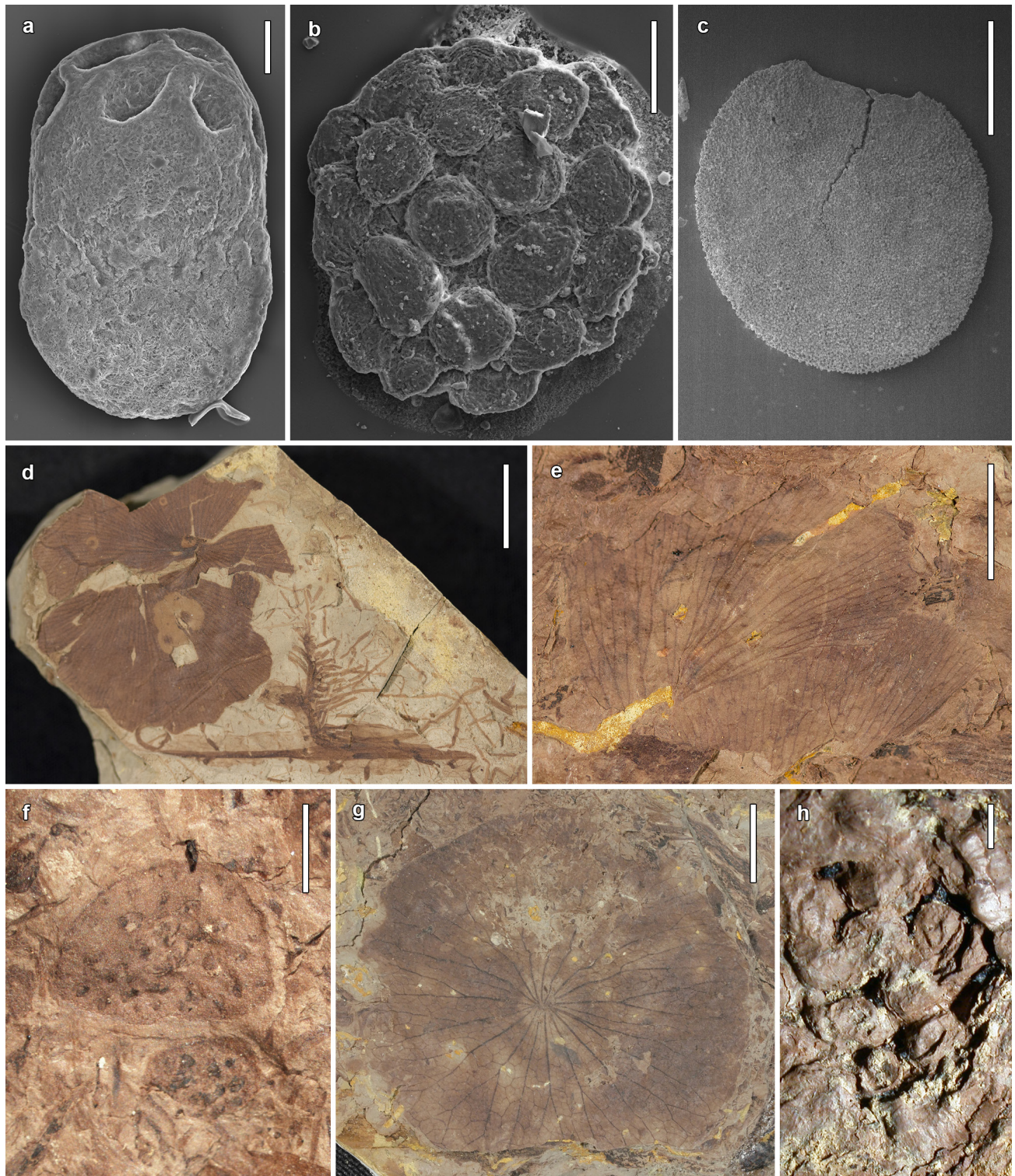


Figura 2. Micro y megafósiles previamente descritos de la Formación La Colonia. a. *Palaeozolla patagonica* megaspore colectada en la localidad Cañadón del Irupé. MPEF-MEB 5505. b. *P. patagonica*, flotador de la megaspore proveniente de la localidad Cañadón del Irupé. MPEF-MEB 5506. c. *Molaspora lobata*, megaspore sin la acrolamella proximal, obtenida de la localidad Cerro Bosta. MPEF-MEB 5507. d. *Regnellidium*, hoja con dos pinnas y rizoma con raíces, colectados en la localidad Cerro Bosta. MPEF-Pb 5415. e. Marsileaceae, pinnas con venación reticular, de la localidad Cañadón del Irupé. MPEF-Pb 5523. f. Esporocarpos de Marsileaceae colectados en la localidad Cañadón del Irupé. MPEF-Pb 5529. g. *Nelumbo puertae*, hoja, proveniente de la localidad Cañadón del Irupé. MPEF-Pb 864. h. Receptáculo con afinidad a *Nelumbo*, colectado en la localidad Cañadón del Irupé. MPEF-Pb 920. Escalas: 2a=500  $\mu$ m; 2b=200  $\mu$ m; 2c=150  $\mu$ m; 2d, g=1 cm; 2e=5 mm; 2f, h=2 mm.



a trabajar en la caracterización paleoflorística de estas localidades con el fin de determinar la paleovegetación y el paleoambiente en que esta paleoflora fue depositada.

## 2. Materiales y Métodos

### 2.1. Geología

La Formación La Colonia fue originalmente descrita por Pesce (1979) como una serie relativamente homogénea de aproximadamente 210-240 m de sedimentos finos crecientes que representan una progresión de paleoambientes fluviales a depósitos marinos someros, básicamente caracterizada por depósitos de estanques, y de bahía lagunares abiertas en los cuales se introdujeron sedimentos marinos someros (Lesta *et al.*, 1980; Ardolino y Franchi, 1996). Sin embargo, Pascual *et al.* (2000, ver columna estratigráfica) reconocen tres asociaciones de facies muy bien definidas, representando una transición clara desde depósitos continentales a depósitos marginales marinos de la siguiente manera: la facies inferior depositada en un ambiente típico fluvial, la facies media que corresponde a un ambiente estuarino con esporádicas intervenciones de agua dulce influenciadas por las mareas y finalmente, la facies superior que representa un ambiente típico de marea con más influencia marina que continental. Es en la facies media donde se hallaron los restos de la paleoflora (ver columna estratigráfica en Pascual *et al.*, 2000; Gandolfo y Cúneo, 2005).

### 2.2. Registro Paleontológico

De manera interesante, es en la facies media donde se ha encontrado la paleobiota que caracteriza a la formación. La paleofauna comprende invertebrados (Pascual *et al.*, 2000; Malumián y Nández, 2011), y abundantes vertebrados (Bonaparte, 1985; Gasparini y Spalletti, 1990; Albino, 2000; Gasparini y De la Fuente, 2000; Pascual *et al.*, 2000; Apesteguía *et al.*, 2007; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2007; Rougier *et al.*, 2009; Lawver *et al.*, 2011; Sterli y De La Fuente, 2011; O’Gorman *et al.*, 2012). La paleoflora está constituida por helechos, coníferas y angiospermas, aunque sólo unos pocos elementos son conocidos en detalle (Archangelsky *et al.*, 1999; Gandolfo y Cúneo, 2005; Cúneo *et al.*, 2013; Hermsen *et al.*, 2004).

Los depósitos de la Formación La Colonia son asignados al Campaniano-Maastrichtiano (Cretácico tardío) sobre la base de la presencia de ostrácodos y foraminíferos (ver Pascual *et al.*, 2000; Gandolfo y Cúneo, 2005, y citas en los mismos). A su vez, los datos sedimentológicos indican que esta facies fue depositada durante intervalos de sequía y gran humedad indicativos de una marcada estacionalidad (Ardolino y Delpino, 1987; Pascual *et al.*, 2000). Pascual *et al.* (2000) sugieren que los fósiles fueron depositados durante los períodos de humedad.

Los fósiles, objeto de este reporte, fueron colectados en dos localidades previamente mencionadas: Quebrada del Helecho y Cañadón del Irupé (Figura 1).

### 2.3. Preparación, curación y documentación de los especímenes

Los fósiles son en su gran mayoría impresiones, aunque algunos están preservados como compresiones, y, específicamente, los helechos terrestres muestran remanentes de carbón en las partes reproductivas. La preparación de los fósiles fue realizada en su totalidad en el Museo Paleontológico Egidio Feruglio (MEF), Chubut, Argentina; los mismos fueron limpiados con martillos y agujas para *dégagement* sólo cuando fue necesario.

Los especímenes fueron examinados en el MEF bajo una lupa Nikon SMZ 1000 y un microscopio óptico Nikon Eclipse 80-i con un accesorio de epifluorescencia Nikon D-FL. Las macrofotos digitales fueron tomadas con una cámara Canon EOS Rebel T2i DSLR y un macro-lente Canon EF-S 60 mm. Las fotos detalladas fueron tomadas bajo los microscopios con una cámara Nikon DS-L2 con una unidad de control Nikon DS-Fi1. Las fotos de color de megafósiles fueron abiertas con el programa Adobe Camera Raw versión 7.2, el cual fue usado para ajustar la temperatura y el tinte de las imágenes. Los ajustes finales de brillo y contraste de todas las fotos fueron hechos con Adobe Photoshop CS4 versión ampliada 11.0. Todos los fósiles se encuentran ingresados en la colección de paleobotánica del MEF bajo la sigla MPEF-Pb.

Las muestras palinológicas fueron obtenidas de megafósiles muy pobremente preservados. Se utilizó la técnica estándar de maceración en bulto (bulk maceration) para procesar las muestras, como fue descrito por Cúneo *et al.* (2013). Las muestras para MEB fueron observadas en un microscopio Hitachi 4500 SEM (Cornell University, Ithaca, NY, USA) y un JEOL JSM-6460 (Auar S.A., Puerto Madryn, Chubut, Argentina). Las muestras palinológicas se encuentran depositadas en la Plant Histology Unit, Department of Plant Biology, Cornell University en la colección Cornell University Plant Anatomy Collection (CUPAC) bajo la sigla CUPAC- Palyn-LaColonia-2003 y en el MEF marcadas como MPEF-MEB.

## 3. Resultados

### 3.1. Pteridofitas

#### 3.1.1. *Salviniaceae* (Figura 3a-b; MPEF-Pb 5060-5061)

Archangelsky *et al.* (1999) reportaron la primera ocurrencia de megasporas y másulas de microsporas del género fósil *Paleoazolla* provenientes de la localidad Cerro Buitre (Cerro Bosta en esta contribución) y establecen la especie *P. patagonica* (Figuras 2a-b).

Megafósiles recientemente extraídos de las localidades

Cañadón del Irupé y Quebrada del Helecho comparten ciertos caracteres con miembros modernos y fósiles de *Azolla*. Los fósiles patagónicos son pequeños fragmentos de plantas, cada fragmento consiste de un tallo principal que se ramifica alternadamente, indicando probablemente un patrón de ramificación simpodial, tanto el tallo principal como las ramificaciones están cubiertos por hojas sésiles diminutas e imbricadas con filotaxis de tipo alternada (Figuras 3a-b). Las hojas miden menos de 1 mm de largo, son ovadas y el margen es entero, cada una está irrigada por una única vena media. Los especímenes fértiles llevan esporocarpos simples, pendunculados y ovados en la axila interna de las hojas (Figura 3b).

El género *Azolla* es un helecho acuático flotante, heterospórico, y monoico; comprende seis especies; sólo cuatro se distribuyen en América (desde Alaska, Norte América hasta el extremo más austral de Tierra del Fuego, Sudamérica; Tryon y Tryon, 1982) y sólo dos especies, *A. filiculoides* y *A. cristata* en Argentina (Zuloaga y Morrone, 1996). Por lo general, se las encuentra flotando abundante y libremente en aguas estancadas o de lento movimiento en estanques, lagos, pantanos y arroyos, y con menos frecuencia en marismas. Debido a que no tolera alta salinidad es considerado como un excelente indicador de ambientes de agua dulce y de escaso movimiento (Tryon y Tryon, 1982; Schneller, 1990; Tryon y Lugardon, 1991).

El género está caracterizado por su esporofito reducido que consiste de un tallo ramificado cubierto por hojas minúsculas, alternas e imbricadas, cortas raíces y por los esporocarpos que contienen a los esporangios leptosporangiados, los cuales producen o un megasporangio que contiene una sola megaspora o varios microsporangios que a su vez contienen numerosas microsporas formando másulas (Saunders y Fowler, 1992). Las esporas de este género son consideradas como las más complejas entre todos los helechos (“most complex spores among the living pteridophytes”, Tryon y Lugardon, 1991, pág. 580). Las megasporas son muy distintivas debido a la presencia de la columela y los 3-9 flotadores (conocidos como el aparato megaspórico) mientras que las microsporas están agregadas en másulas cubiertas por gloquidios (Schneller, 1990; Saunders y Fowler, 1992).

Basadas en megafósiles, al menos nueve especies fósiles de *Azolla* han sido descritas previamente: *A. deccaniana* y *A. indica* del Maastrichtiano de India (Trivedi y Verma, 1971; Nambudiri y Chitale, 1991), *A. berryii* (Brown, 1934), *A. scopfii* (Sweet y Chandrasekharam, 1973; McIver y Basinger, 1993), *A. stanleyi* (Hoffman y Stockey, 1994), *A. primaeva* (Arnold, 1955; Hills y Gopal, 1967; Melchior y Hall, 1983), *A. tertiaria* (Berry, 1927) y *A. velus* (McIver y Basinger, 1993) para el Paleógeno de Norte América; *A. prisca* del Paleógeno de Inglaterra (Reid y Chandler 1926); y del Paleógeno de Rusia *A. vera* (Akhmetiev *et al.*, 2012).

Los fósiles de La Colonia comparten caracteres tanto con las especies actuales como las fósiles, por lo tanto pueden ser ubicados sin dudas dentro del género *Azolla*. Aunque la

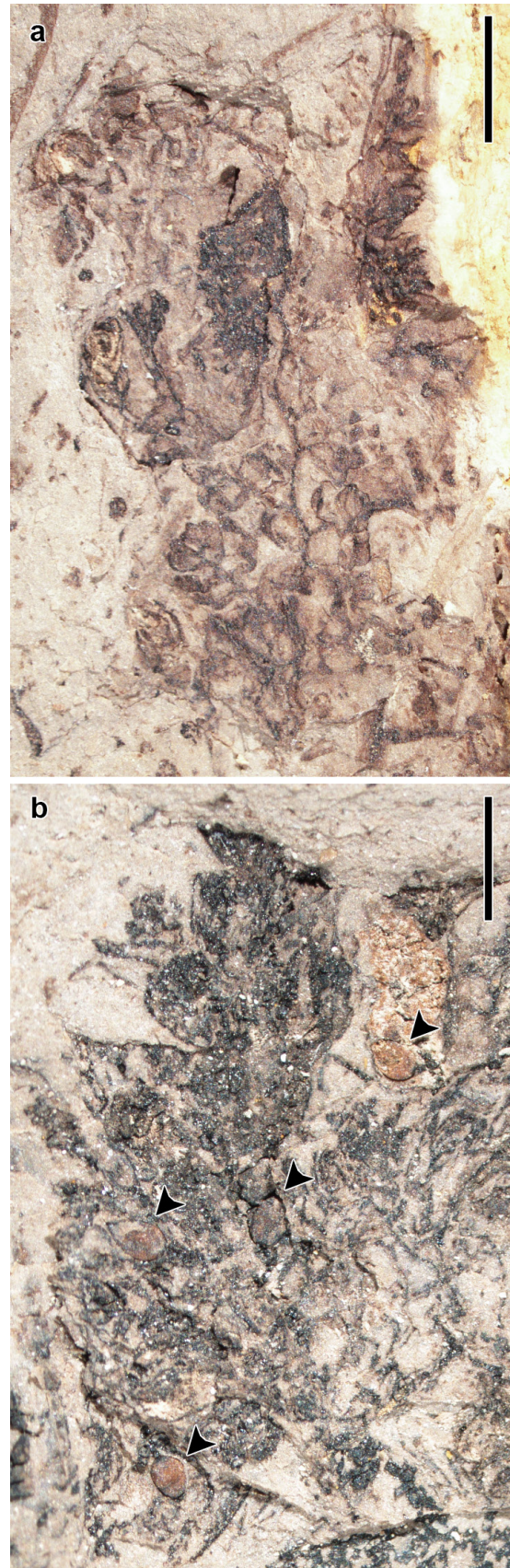


Figura 3. *Azolla* sp. proveniente de la localidad Cañadón del Irupé. a. Tallos con hojas imbricadas. MPEF-Pb 5061. b. Tallos con hojas imbricadas y esporocarpos (flechas). MPEF-Pb 5060. Escalas: 3a=2 mm; 3b=1 mm.



presencia del género en Sudamérica ya se conocía basado en esporas asignadas a la especie fósil *Azolla boliviensis* del Maastrichtiano de Bolivia (Vajda y McLoughlin, 2005), estos fósiles patagónicos son los únicos megafósiles conocidos para el hemisferio sur.

### 3.1.2. Dicksoniaceae (Figura 4a-c; MPEF-Pb 5063-5065)

Entre los megafósiles colectados en las localidades Quebrada del Helecho y Cañadón del Irupé, se encuentran varios que comparten características morfológicas con los géneros modernos de la familia Dicksoniaceae. Los fósiles representan fragmentos de frondes dimórficas, al menos bipinnadas (patrón de disección tipo catádro), las cuales tienen un raquis robusto en el cual se insertan las pinnas en forma sub-opuesta u opuesta en ángulo casi recto (Figuras 4a-c). Las pinnas estériles son al menos 3.5 cm de largo y 3 cm de ancho y llevan pinnulas opuestas o levemente sub-opuestas de tipo pecopterideo, con margen entero y ápice redondeado y base completamente fusionada al raquis secundario; la venación de las pinnulas es catadrómica, y está dada una vena que entra asimétricamente a la pinnula desde el raquis secundario y se dicotomiza, cada dicotomía se bifurca al menos dos veces, las venas terminan en el margen de la pinnula (Figura 4b). Las pinnas fértiles

son al menos 5 cm de largo y 3.5 cm de ancho; y están computadas por pinnulas altamente reducidas (Figura 4c), las cuales parecen llevar a los soros (no preservados) en forma terminal.

Los Dicksoniaceae son helechos arborescentes que comprenden aproximadamente 40 especies en seis géneros, los cuales se encuentran en zonas tropicales, subtropicales y templado-cálidas en ambos hemisferios aunque cada especie está restringida en áreas determinadas (Kramer, 1990; Tryon y Lugardon, 1991). El género *Dicksonia* es el único distribuido en América; en Argentina sólo crece la especie *Dicksonia sellowiana* (endémica de Sudamérica, desde el sur de México hasta el nordeste de Argentina), y está confinada en la provincia de Misiones (norte del país, en la zona límite con Brasil). La morfología de las pinnas y pinnulas tanto vegetativas como reproductivas (incluyendo el marcado dimorfismo) observada en los fósiles son características de las *Dicksonia* modernas. Estas similitudes morfológicas sugieren la posibilidad de que estos nuevos fósiles pudieran pertenecer a ese género. Sin embargo, al no tener materiales completos y carecer de esporas nos impide ubicarlos dentro del mismo, al menos hasta que se puedan obtener materiales adicionales que nos permitan confirmar la posición taxonómica de los mismos.

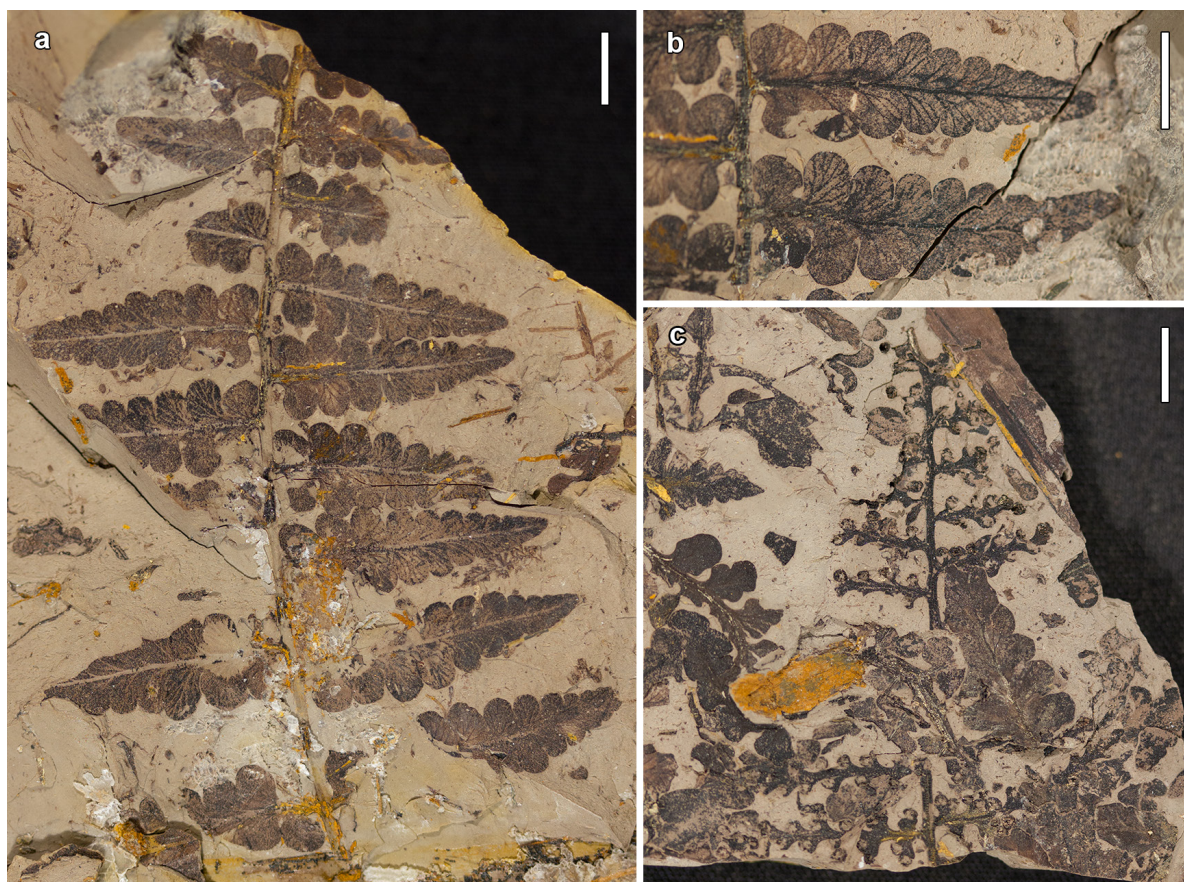


Figura 4. Dicksoniaceae provenientes de la localidad Quebrada del Helecho. a. Fronde vegetativa. MPEF-Pb 5063. b. Detalle de la venación de las pinnas. MPEF-Pb 5064. c. Fronde fértil con restos de soros. MPEF-Pb 5065. Escalas = 5 mm.

La familia tiene un abundante registro fósil, se la encuentra en sedimentos jurásicos y cretácicos en varias regiones del planeta; el registro para el género *Dicksonia* se basa en su mayoría en datos palinológicos. Megafósiles asignados a *Dicksonia* son escasos (Jordan *et al.*, 1996 y citas en el mismo). Harris (1961) y van Konijnenburg-van Cittert (1989) describen restos de *Dicksonia* con esporas *in situ* para la flora jurásica de Yorkshire. Para Patagonia, Berry (1938) describe *Dicksonia patagonica*, colectada en la localidad de Río Pichileufú (Eoceno temprano); esta especie está basada en materiales que parecen ser reproductivos, pero los mismos necesitan ser revisados objetivamente antes de aceptar la posición taxonómica sugerida por Berry (Collinson, 2001).

### 3.2. Gimnospermas

#### 3.2.1. Coníferas: cf. *Araucariaceae* (Figura 5a; MPEF-Pb 5066)

En ambas localidades, se hallaron unos pocos fósiles que corresponden a coníferas. Éstos representan ramas de último y penúltimo orden; de 2 y 5 mm de ancho respectivamente, cubiertas por hojas insertadas helicoidalmente que al desprenderse dejan una cicatriz sub-rómbica con la impresión de la traza foliar. Las hojas presentan ápice agudo y son uninervadas, pueden tener hasta 2 cm de largo y solamente 1 mm de ancho. Las hojas más apicales pueden mostrar una curvatura hacia el eje.

Sobre la base de estos caracteres, no resulta simple establecer una asignación taxonómica a nivel de familia para estos fósiles, pues en general los órganos foliares en las coníferas resultan ser homoplásicos y pueden observarse en más de una familia. Sin embargo, morfotipos similares descritos recientemente para la Formación Lefipán (Cúneo *et al.*, 2012), una unidad geológica cercana y de la misma antigüedad también aflorante en la Meseta Norpatagónica, han sido referidos a las *Araucariaceae* sobre la base de su ocurrencia conjunta con típicas escamas ovulíferas del género *Araucaria*.

### 3.3. Angiospermas

Las angiospermas están representadas por dicotiledóneas y monocotiledóneas. Entre las primeras, se observan tres morfotipos con hojas de margen dentados y tres con margen entero, mientras que las monocotiledóneas están representadas por dos morfotipos.

### 3.4. Dicotiledóneas

#### 3.4.1. Morfotipos de hojas de margen dentado

*Morfotipo 1* (Figura 5b; MPEF-Pb 5067): Fósiles ubicados dentro de este morfotipo son hojas simples, micrófilas de forma ovada a elíptica, siendo la lámina probablemente simétrica. El ápice es redondeado y es probable que la base también lo sea. El margen es dentado,

los dientes son compuestos, con un diente principal y uno secundario, aunque a veces se observa un tercer diente; todos los dientes son de tipo cóncavo/cóncavo, separados por senos agudos, la venación de los mismos está dada por bifurcaciones de las venas secundarias que entran medialmente a los dientes y terminando en el ápice de los mismos, los dientes terciarios están irrigados por una bifurcación de la vena secundaria. La venación de primera categoría es pinnada y la de segunda es craspedódroma. Probablemente 4-5 pares de venas secundarias, las mismas emergen de la vena media en ángulo agudo, aproximadamente en 45°. La vena secundaria basal corre paralela al margen y entra medialmente al primer diente. Desafortunadamente, no hay venación de alto orden preservada.

Comentarios: Este morfotipo es similar al género *Gnafalea* del Albiano tardío de la Isla Alexander, Antártida. Este género se caracteriza la combinación de los siguientes caracteres: forma ovada, venación simple, pinnada, craspedodróna y margen dentado (Cantrill y Nichols, 1996). Dos especies han sido descritas para el mismo, *G. jeffersonii* y *G. binatus* (Cantrill y Nichols, 1996). Los fósiles de La Colonia podrían ser incluidos en este género, pero difieren con ambas especies en la forma del ápice y de la base.

*Morfotipo 2:* (Figura 5c; MPEF-Pb 5068) Fósiles asignados a este morfotipo representan hojas simples, pecioladas, micrófilas, de forma ovada y lámina simétrica cuyo margen es dentado. El ápice es atenuado y la base es obtusa a redondeada, el peciolo es marginal. El margen es dentado, aunque se observan dos tipos de dientes, los dientes son compuestos y parecen ser glandulares, con un diente principal y dos dientes secundarios desde la base hasta la mitad de la lámina, y en el resto son simples, todos los dientes son de tipo cóncavo/cóncavo y se encuentran separados por senos agudos, la venación de dientes compuestos está dada por bifurcaciones de las venas secundarias que parecen entrar medialmente a los dientes terminando en el ápice de los mismos, los secundarios están irrigados por bifurcaciones de las venas secundarias o por venas terciarias y los dientes terciarios están irrigados por una bifurcación de la vena secundaria. La venación de primera categoría es pinnada y la de segunda es craspedódroma. El número de venas secundarias parece ser 4-5, las venas secundarias emergen de la vena media en ángulo agudo, aproximadamente en 45° en la base y disminuyendo el ángulo de emergencia hacia el ápice. La vena secundaria basal se bifurca al menos dos veces y las bifurcaciones terminan en los dientes. No hay venación de alto orden preservada.

Comentarios: Basados en los caracteres preservados, no se han encontrado taxones o morfotipos previamente descritos ni para el Cretácico ni el Paleoceno de Patagonia y Antártida que puedan ser comparados con este morfotipo.



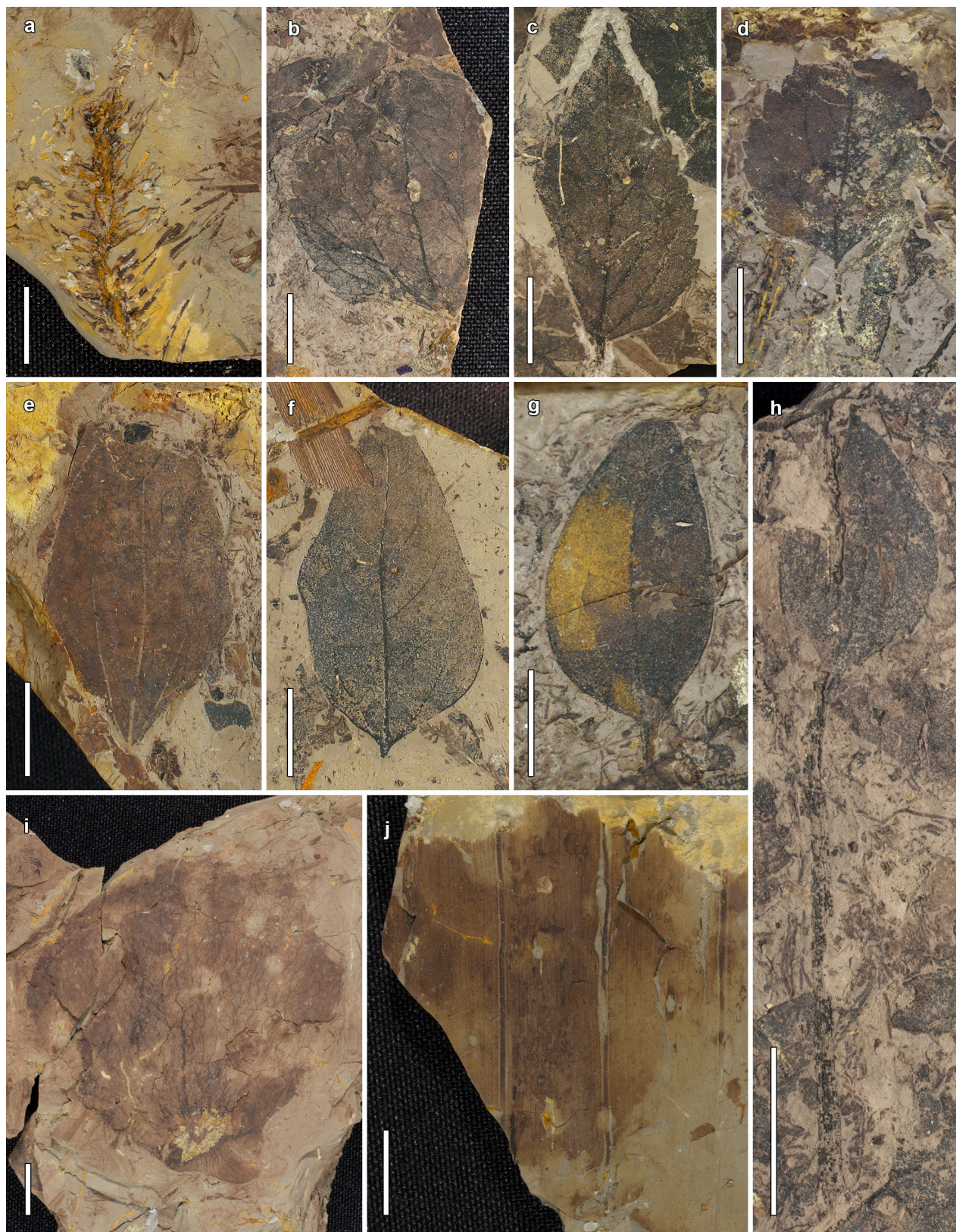


Figura 5. Coníferas y morfotipos de las angiospermas colectadas en la localidad Cañadón del Irupé. a. cf. Araucariaceae, rama de una conífera con hojas de filotaxis helicoidal. MPEF-Pb 5066. b-d. Morfotipos de angiospermas dicotiledóneas de margen dentado. b. Morfotipo 1. Similar al género fósil *Gnafalea*. MPEF-Pb 5067. c. Morfotipo 2. MPEF-Pb 5068. d. Morfotipo 3. MPEF-Pb 5069. e-f. Morfotipos de angiospermas dicotiledóneas de margen entero. e. Morfotipo 4, semejante a la especie fósil *Timothyia trinervis*. MPEF-Pb 5070. f. Morfotipo 5. MPEF-Pb 5071. g. Morfotipo 6. MPEF-Pb 5072. h. Morfotipo 6, espécimen mostrando peciolo largo. MPEF-Pb 5073. i-j. Monocotiledóneas. i. Morfotipo 7. Hoja de un miembro de la familia Araceae con aurícula. MPEF-Pb3983. j. Morfotipo 8. Parte de un hoja cf. Typhaceae mostrando los venas paralelas. MPEF-Pb 5074. Escalas: 5a-f, h-j=10 mm; 5g=5 mm.



*Morfotipo 3: (Figura 5d; MPEF-Pb 5069)* Fósiles en este morfotipo incluyen los que representan hojas simples, micrófilas, pecioladas, de forma ovada, y lámina ligeramente asimétrica, el margen es dentado con dientes simples. El ápice es probablemente obtuso y la base es obtusa a redondeada con un peciolo marginal. El margen es dentado, los dientes son simples convexo/convexo separados por senos agudos anchos, dos dientes por vena secundaria, están irrigados por bifurcaciones de las venas secundarias que entran medialmente al diente hasta el ápice. La venación de primera categoría es pinnada y la de segunda es craspedódroma. El número de venas secundarias es 4, las venas secundarias emergen de la vena media en ángulo agudo, aproximadamente en 45°. En la base se observa una vena de menor calibre que las secundarias que emerge de la vena primaria en el mismo punto de origen que la primera vena secundaria. Las venas de tercera categoría pobremente preservadas, aunque las pocas que están conservadas muestran un modelo de tipo percurrente.

Comentarios: Tal como ocurre con el morfotipo 2, no se ha encontrado otros taxones que presenten caracteres similares a los observados en estos fósiles en Patagonia ni Antártida.

#### 3.4.2. Morfotipos de hojas de margen entero

*Morfotipo 4 (Figura 5e; MPEF-Pb 5070):* En este morfotipo se incluyen a los especímenes que son hojas simples, micrófilas, pecioladas, forma ovada, con lámina simétrica y margen entero; aproximadamente 3.5-4 cm de largo por 1.5-2.5 cm de ancho. La base es cóncava, casi cuneada, y tienen un peciolo marginal. La venación de primera categoría es pinnada y la de segundo orden es acródroma, con dos venas secundarias emergiendo en la base en ángulo agudo de menos de 40° y desde el mismo punto que la vena media, y de las mismas salen 1 par de venas agróficas. No se observa venación de mayor orden.

Comentarios: Este morfotipo es similar a la especie *Timothy trineris* proveniente de sedimentos albiano tardíos de la Isla Alexander, Antártida (Cantrill y Nichols, 1996) con respecto a la forma y base y al tipo de venación acródroma. *T. trineris* está basada en tres especímenes de los cuales sólo uno está ilustrado. La descripción de esta especie remarca el tipo de venación como el elemento fundamental para diferenciarla de las otras dicotiledóneas fósiles de la Isla Alexander. Los escasos caracteres preservados en los fósiles de La Colonia no son suficientes como para incluirlo en la especie antártica.

*Morfotipo 5 (Figura 5f; MPEF-Pb5071):* Las hojas fósiles incluidas en este morfotipo son simples, micrófilas, pecioladas, forma ovada, con lámina ligeramente asimétrica y margen entero; aproximadamente 3.5-4 cm de largo por 2.5-3 cm de ancho. La base es cóncava a redondeada y tienen un peciolo marginal, y el ápice agudo. El patrón de venación de primera categoría es pinnada, mientras que la de segunda categoría es broquidódroma. Presentan

cuatro pares de venas secundarias, las secundarias basales emergen de la vena del peciolo en ángulo agudo ancho (entre 75°-85°) y forman un arco broquidódromo con la secundaria superadyacente en ángulo agudo ancho pero menor que las basales (60°-70°), estas también se fusionan a las superadyacentes para formar los arcos. Cada área intercostal presenta una vena intrasecundaria simple. No se observa venación de alto orden.

Comentarios: estas hojas son similares a las pertenecientes al "Angiospermae Group 1" de la paleoflora de la Formación Mata Amarilla (Cenomaniano-Coniaciano, Cretácico Superior), Santa Cruz, Argentina (Iglesias *et al.*, 2007). Las hojas de La Colonia comparten con las de Mata Amarilla la morfología general y el patrón de venación. Sin embargo difieren en el número de pares de venas secundarias y en sus ángulos de emergencia.

*Morfotipo 6 (Figura 5g, h; MPEF-Pb 5072, 5073):* Las hojas incluidas en este morfotipo se caracterizan por ser simples, micrófilas, y ovadas; la lámina es notablemente asimétrica y el margen es entero. El ápice es agudo y la base es cóncava con un peciolo marginal largo. La venación de primera categoría es pinnada y ligeramente curvada siguiendo la curvatura de la lámina. La venación de segunda categoría parece ser acródroma, pero sólo se observa el par de venas secundarias basales, que emergen en ángulo agudo menor de 45°.

Comentarios: Este morfotipo se caracteriza por tener hojas de menor tamaño que los restantes encontrados en la formación y por su largo peciolo. No se ha encontrado otros taxones o morfotipos previamente descritos que presenten esta combinación de caracteres.

### 3.5. Monocotiledóneas

#### 3.5.1. Araceae: Morfotipo 7 (Figura i; MPEF-Pb3983)

Las hojas consideradas como pertenecientes a este morfotipo son obovadas, excéntricamente peltadas, con margen ligeramente crenado, y una base aerenquimatosa y presentan un aurícula; el peciolo es fuerte; 3.5-6 cm de largo por 3.5-7 cm de ancho. Las crenas están irregularmente espaciadas y separadas por senos redondeados. La venación de la lámina comienza con la venación del peciolo, donde se pueden observar claramente 8 venas que corren paralelas entre sí y entran directamente en la lámina, la venación de la lámina flabelada, 8 venas primarias forman la venación de primera categoría, las mismas tienen un curso sinuoso y terminan en una vena colectiva que recorre el margen en forma paralela. De las venas primarias emergen las venas secundarias en ángulo agudo de menos de 45°. La venación de tercera categoría presenta un modelo reticulado al azar y emergen de las venas secundarias en ángulos de divergencia variable (65°-100°). La venación de alto orden está dada por venas de cuarto y quinto orden y forman areolas cuadrangulares a poligonales.

Comentarios: Gandolfo y Cúneo (2003) consideran a

estas hojas como posible miembros de la familia Araceae y Gallego *et al.* (2012) y Gandolfo *et al.* (2012) las ubican probablemente dentro de la subfamilia Aroideae, basados en el conjunto único de caracteres morfológicos y de venación observados en los fósiles. En la actualidad, la familia comprende aproximadamente 100 géneros y más de 3000 especies en nueve subfamilias distribuidas en todo el mundo, aunque es más diversa en las áreas tropicales (Mayo *et al.*, 1997). Miembros de esta familia presentan hábito acuático, epífita y terrestre; aunque los ubicados en la subfamilia Aroideae son sólo acuáticos o epífitos. En Argentina la familia está representada por 15 géneros, de los cuales todos menos dos (*Philodendron* y *Xanthosoma*) comprenden solo una especie cada uno; *Xanthosoma* tiene 3 especies y *Philodendron* incluye 6 especies con una endémica. La única especie acuática nativa de Argentina es *Pistia stratiotes* L., la cual pertenece a la subfamilia Aroideae. El registro fósil de la familia comienza en Cretácico Temprano (Friis *et al.*, 2004) y comprende hojas, inflorescencias y polen. Los materiales aquí presentados son semejantes a dos especies, *Limnobiophyllum scutatum* perteneciente a la subfamilia Lemnoideae y colectados en la Formación Paskapoo (Paleoceno) (Kvaček, 1995; Stockey *et al.*, 1997) y *Cobbania corrugata* (Stockey *et al.*, 2007) dentro de la subfamilia Aroideae, proveniente de la Formación Dinosaur Park, Alberta, Canada (Cretácico Superior).

Los fósiles patagónicos difieren de las dos especies fósiles, *Cobbania corrugata* y *Limnobiophyllum scutatum*, en varios caracteres por lo cual no pueden ser incluidos en ninguna de las dos. Los fósiles aquí descriptos se diferencian de las otras dos especies en la forma general de la hoja, el margen que es ligeramente crenado y en el número de venas secundarias.

### 3.5.2. cf. *Typhaceae*: Morfotipo 8 (Figura 5j; MPEF-Pb 5074)

Hojas incluidas en este morfotipo, son las que se caracterizan por su lámina linear y el patrón de venación paralelógrafa típica de las monocotiledóneas. Claramente se nota la presencia de al menos 3 venas principales que corren paralelamente (espaciadas casi regularmente) y que tienen el mismo caudal. Las mismas delimitan áreas en las cuales se observan venas paralelas a las principales de menor caudal y que están conectadas entre sí por venas de menor calibre.

Comentarios: Estos fragmentos de fósiles no conservan ni ápice, ni base, ni margen. Aunque basados en los caracteres preservados, no es posible ubicar definitivamente dentro de ninguna familia en particular, es probable que estos fragmentos representen al orden Poales, probablemente a la familia Typhaceae. Typhaceae comprende dos géneros, *Typha* y *Sparganium*. El primer género se encuentra distribuido mundialmente en regiones tropicales y templadas, mientras que el segundo está restringido en áreas templadas y árticas circum-boreales, aunque se lo encuentra en limitado número al sur de México, Nueva

Zelandia y Australia. Los dos géneros se caracterizan por crecer en lagunas y estanques de agua dulce, aunque pueden encontrarse en aguas poco salobres y pantanosas. Las hojas de las especies actuales pueden encontrarse sumergidas, emergentes o flotantes y se caracterizan por ser lineares, más o menos chatas, por el ancho de la lámina (varía entre 3- 25 mm) y por su venación paralela, aunque estos caracteres son poco confiables y no permiten diferenciar a los géneros (Finlayson *et al.*, 1985; Grace y Harrison, 1986; Thieret, 1982, Thieret y Luken, 1996). El registro fósil está basado en su mayoría en polen, Muller (1981) considera que el registro más antiguo para la familia data del Paleoceno y está representado el género fósil *Sparganiaceapollenites* el cual es similar a los producidos por los géneros *Typha* y *Sparganium* (Punt, 1975). Sin embargo, Christopher y Prowell (2002) describen una palinozona para el Maastrichtiano tardío de Carolina del Sur (EUA) basados en la abundante presencia de *Sparganiaceapollenites*, lo que indica que la familia ya se encontraba durante el Cretácico tardío. Granos de polen pertenecientes a este género fósil son abundantes en el Terciario de Argentina (Archangelsky y Zamalao, 2003, Gandolfo *et al.*, 2009) por lo cual es posible que los restos aquí descriptos puedan ser miembros de esta familia.

## 4. Discusión y conclusiones

La paleoflora de la Formación La Colonia comprende pteridofitas, gimnospermas (coníferas) y angiospermas (monocotiledóneas y dicotiledóneas). Las pteridofitas están representadas por elementos acuáticos y terrestres. Los primeros están confirmados por los fósiles pertenecientes a las familias Marsileaceae descriptos por Cúneo *et al.* (2013) y Hermsen *et al.* (2014) y Salviniaceae descriptos por Archangelsky *et al.* (1999) y los nuevos fósiles aquí descriptos como una posible *Azolla*. Los terrestres están reconocidos por los fósiles asignados a Dicksoniaceae que son típicamente terrestres. Los restos de Araucariaceae son los únicos fósiles identificados en la paleoflora que pertenecen a las coníferas (gimnospermas). Las angiospermas son las más diversas y están representadas por taxones tanto acuáticos como terrestres, al igual que las pteridofitas. Las angiospermas acuáticas están representadas por la dicotiledónea *Nelumbo puertae* ubicada dentro de la familia Nelumbonaceae (Gandolfo y Cúneo, 2005), y las monocotiledóneas Araceae (Gandolfo y Cúneo, 2003; Gallego *et al.*, 2012; esta contribución) y probablemente restos semejantes a miembros de la familia Typhaceae (incluyendo a Sparganiaceae). Entre las terrestres se identificaron seis morfotipos.

Cabe señalar que en la Formación Lefipán, aflorante aproximadamente 200 km al oeste de la Formación La Colonia, han sido registrados en sedimentos de similar edad, una tafoflora extremadamente rica dominada por angiospermas dicotiledóneas, como así también una gran



variedad de gimnospermas (Cúneo *et al.*, 2008; Cúneo *et al.*, 2012). En este sentido, es destacable la presencia de algunos taxones en común entre ambas floras tales como Nelumbonaceae y las coníferas de afinidad araucarioide, a las que seguramente se adicionarán otros representantes a medida que los estudios paleobotánicos sobre la Formación Lefipán avancen en mayor detalle. Ello no es sorprendente, dado que ambas unidades litológicas comparten, además de su temporaneidad, similares condiciones de depósito, especialmente aquellas vinculadas con ambientes de agua dulce pero cercanos al mar.

Desafortunadamente, no existen trabajos publicados sobre paleofloras de edad mastrichtiana para Patagonia y los trabajos publicados sobre paleofloras de edad similar, en Patagonia y Antártida están enfocados únicamente en los componentes angiospérmicos, por lo que no se han encontrado otras paleofloras que incluyan pteridofitas y gimnospermas comparables a la de la Formación La Colonia. Cúneo y Gandolfo (2005) y Passalia (2007) establecen varios morfotipos angiospérmicos para la Formación Kachaiké de edad Albiana tardía-Cenomaniana, pero ninguno es comparable con los de la Formación La Colonia. Lo mismo ocurre con los morfotipos descriptos para la Formación Mata Amarilla (Cenomaniano-Coniaciano, Iglesias *et al.*, 2007). Los morfotipos establecidos para estas formaciones presentan modelos similares de venación y aspectos morfológicos generales, pero ninguno muestra la combinación de caracteres encontrada en los de La Colonia. Todos los morfotipos de La Colonia se caracterizan por ser simples, micrófilos, y por el modelo de venación de primera categoría que es pinnada, independientemente del tipo de margen que presenten (entero o dentado).

Definitivamente, uno de los problemas es el estado de preservación que no permite establecer rigurosas comparaciones. La mayoría de los fósiles aquí estudiados se encuentran mal preservados y carecen de suficientes caracteres como para producir mejores descripciones. Sin embargo, dos morfotipos identificados en esta paleoflora (Morfotipo 1 y Morfotipo 4) son semejantes a dos descriptos por Cantrill y Nichols (1996) para el Albiano tardío de la isla Alexander, Antártida. El primero es semejante al género *Gnafalea* mientras que el segundo es similar a la especie *Timothya trinervis*. El morfotipo 5 comparte varios caracteres con el "Angiospermae Group 1" de la paleoflora Cenomaniana-Coniaciana Mata Amarilla (Iglesias *et al.*, 2007), pero las diferencias en el número de venas secundarias y en los ángulos de emergencia de las mismas estarían indicando que no pertenecen a ese grupo.

Evidentemente, la flora tiene componentes de dos hábitos diferentes, acuático y terrestre. Las plantas acuáticas (Marsileaceae, Salviniaceae, Nelumbonaceae, Araceae y probablemente Typhaceae), consideradas como las autóctonas en la tafocenosis, se encuentran muy bien preservadas indicativo de que las mismas fueron depositadas en los lugares donde habitaban, representando posiblemente lagunas de agua dulce o pantanosa con flujo

de baja energía. Esto está confirmado por la ubicación taxonómica de los fósiles dentro de familias cuyos miembros actuales sólo se encuentran en ambientes de agua dulce o salobre. Los elementos terrestres considerados como alóctonos se encuentran pobremente preservados y evidenciando un alto grado de degradación e indicativo de que han sido transportados cierta distancia. Es probable que estos constituyentes hayan crecido no más lejos que 50 m del lugar de depósito, ya que si la distancia es mayor la probabilidad de que se encuentren en la tafocenosis disminuye considerablemente (Ferguson, 1985; Gastaldo, 1992). La combinación de elementos autóctonos y alóctonos indican un ambiente lacustrino de bajo oxígeno (Gastaldo, 1992) para el ambiente sedimentario de la paleoflora de la Formación La Colonia, lo cual concuerda con los datos taxonómicos de la biota en general, sedimentológicos, y geológicos. Adicionalmente, los morfotipos 1 y 4 se asemejan a los géneros fósiles *Gnafalea* y *Timothya* los cuales fueron colectados en la localidad Cita del Bastion (KG 4737) del Miembro Triton Point de la Formación Neptune Glacier (Cantrill y Nichol, 1996). Nagalingum (2007) atribuyó a la Familia Marsileaceae unas pinnas colectadas en esta localidad aunque Hermsen *et al.* (2014) reconsideran esta asignación. La localidad Cita del Bastion es considerada como un pantano que ocasionalmente era inundado o bien por la elevación de la tabla de agua o por desbordamiento de canales (Cantrill y Nichols, 1996). Si se confirmara la asignación taxonómica de estos dos nuevos morfotipos a estos dos géneros fósiles, sería un dato más para validar el ambiente sugerido para la paleoflora de La Colonia.

En conclusión, la paleoflora de La Colonia es una asociación vegetacional única compuesta por pteridofitas, al menos una conífera y varias angiospermas. La misma contiene elementos acuáticos (autóctonos) y terrestres (alóctonos) los que están indicando un ambiente de depósito de tipo lacustre con flujo de baja energía, confirmando el tipo de ambiente propuesto por Pascual *et al.* (2000) para la facies media de la formación.

Basados en la información aquí presentada, es evidente que aún hay muchos interrogantes sobre los elementos que constituyen a la paleoflora de la Formación La Colonia, y que para contestar estos interrogantes se necesita realizar colecciones adicionales que nos permitan hacer descripciones más exhaustivas con el fin de ubicar taxonómicamente con seguridad a los elementos y así poder obtener conclusiones más sólidas con respecto al paleoambiente en que la flora fue depositada.

## Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento a los Drs. S. Cevallos-Ferris y L. Calvillo-Canadell por invitarlos a participar en este número especial, y al revisor anónimo cuyas sugerencias mejoraron el manuscrito. También

agradecen a M. Caffa, L. Canessa, J. L. Carballido, M. Delloca, J. Gallego, C. González, A. Iglesias, M. Krause, L. Reiner, P. Puerta, E. Ruigomez, y J. Svitko por su ayuda en el campo, tareas de laboratorio, y de colecciones; en especial a E. Ruigómez por proveer fotografías de algunos fósiles y a J. Svitko por su asistencia en el uso del MEB. Este proyecto fue financiado por un subsidio de la National Science Foundation DEB 0918932, el Premio Franklin de la American Philosophical Society y una Beca Fulbright a MAG.

## Referencias

- Albino, A.M., 2000, New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina): *Geodiversitas*, 22, 247-253.
- Apesteeguía, S., Agnolin, F.L., Claeson, K., 2007, Review of Cretaceous dipnoans from Argentina (Sarcopterygii: Dipnoi) with descriptions of new species: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, 9, 27-40.
- Akhmetiev, M.A., Zaporozhets, N.I., Benyamovskiy, V.N., Aleksandrova, G.N., Iakovleva, A.I., Oreshkina, T.V., 2012, The Paleogene history of the Western Siberian seaway-A connection of the Peri-Tethys to the Arctic Ocean: *Australian Journal of Earth Sciences*, 105, 50-67.
- Archangelsky, A., Phipps, C.J., Taylor, T.N., Taylor, E.L., 1999, *Paleoazolla*, a new heterosporous fern from the Upper Cretaceous of Argentina: *American Journal of Botany*, 86, 1200-1206.
- Archangelsky, A., Zamaloa, M.C., 2003, Primeros resultados palinológicos del Paleógeno del sector oriental de la Sierra La Colonia, Provincia de Chubut, Argentina: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 5, 119-123.
- Ardolino, A., Delpino, D., 1987, Senoniano (continental-marino): Comarca Norpatagónica, Provincia del Chubut, Argentina, *en X Congreso Geológico Argentino*, Tucumán, Argentina: Tucumán, Actas, 3, 193-196.
- Ardolino, A., Franchi, M.R., 1996, Hoja Geológica 4366-I, Telsen, Provincia del Chubut: Buenos Aires, Argentina, Dirección Nacional del Servicio Geológico, Boletín, 215, 1-110.
- Arnold, C.A., 1955, A tertiary *Azolla* from British Columbia: Contributions from the Museum of Paleontology University of Michigan, 12, 37-45.
- Andreis, R.R., 2001, Paleogeology and environments of the Cretaceous sedimentary basins of Patagonia (southern Argentina), *en VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, Buenos Aires, Argentina: Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial, 7, 7-14.
- Berry, E.W., 1927, Flora of the Esmeralda Formation in western Nevada: *Proceedings of the United States National Museum*, 72, 1-15.
- Berry, E.W., 1938, Tertiary flora from Río Pichileufú, Argentina: *Geological Society of America, Special Papers*, 12, 1-149.
- Bonaparte, J.F., 1985, A horned Cretaceous dinosaur from Patagonia: *National Geographic Research*, 1, 149-151.
- Brown, R.W., 1934, Recognizable species of the Green River flora: United States Geological Survey, Professional Paper, 185-C, 45-77.
- Cantrill, D.J., Nichols, G.J., 1996, Taxonomy and palaeoecology of Lower Cretaceous angiosperm leaves from Alexander Island, Antarctica: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92, 1-28.
- Christopher, R.A., Prowell, D.C., 2002, A palynological biozonation for the Maastrichtian Stage (Upper Cretaceous) of South Carolina, USA: *Cretaceous Research*, 23, 639-669.
- Collinson, M.E., 2001, Cretaceous ferns and their distribution: *Brittonia*, 53, 173-235.
- Cúneo, N.R., Gandolfo, M.A., 2005, Angiosperm leaves from the Kachaiké Formation, Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 136, 29-47.
- Cúneo, N.R., Hermsen, E.J., Gandolfo, M.A., 2013, *Regnellidium* (Salviniales, Marsileaceae) macrofossils and associated spores from the Late Cretaceous of South America: *International Journal of Plant Sciences*, 174, 340-349.
- Cúneo, N.R., Johnson, K., Scasso, R., Barreda, V.D., Brinkhuis, H., Clyde, W., Gandolfo, M.A., Wilf, P.D., 2008, The K-T boundary and the associated floral event in South America. The case for Patagonia (Abstract), *en IX International Organization of Palaeobotany Conference*, Bonn, Germany: Germany, Abstract with programs, 126.
- Cúneo, N.R., Martínez, C., Gandolfo, M.A., Scasso, R., Escapa, I., 2012, New discoveries of Late Cretaceous floras from Northern Patagonia (abstract), *en X International Organization of Palaeobotany Conference*, Tokyo, Japón: Japón, *Japanese Journal of Palynology (Special Issue)*, 58, 39-40.
- Ferguson, D.K., 1985, The origin of the leaf-assemblages: new light of an old problem: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 46, 117-188.
- Finlayson, M., Forrester, R.I., Mitchell, D.S., Chick, A.J., 1985, Identification of native *Typha* species in Australia: *Australian Journal of Botany*, 33, 101-107.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R., 2004, Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: evidence on the emergence of monocotyledons: *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101, 16565-16570.
- Gallego, J., Gandolfo, M.A., Cúneo, N.R., 2012, Aroid fossils from Patagonia, Argentina (Campanian-Maastrichtian): phylogenetic implications in the origin of free-floating aquatic aroids (Abstract), *in Botanical Society of America Meeting*, Columbus, Ohio, 364.
- Gandolfo, M.A., Cúneo, N.R., 2003, Flora of the La Colonia Formation (Maastrichtian, Late Cretaceous), Chubut, Patagonia, Argentina (Abstract), *en Geological Society of America Meeting*, Seattle, Washington.
- Gandolfo, M.A., Cúneo, N.R., 2005, Fossil Nelumbonaceae from the La Colonia Formation (Campanian-Maastrichtian, Upper Cretaceous), Chubut, Patagonia, Argentina: *Review of Palaeobotany and Palynology*, 133, 169-178.
- Gandolfo, M.A., Cúneo, N.R., Hermsen, E.J., Gallego, J., 2012, Aquatic plant communities from the Upper Cretaceous La Colonia Formation, Patagonia, Argentina (Abstract), *en X International Organization of Palaeobotany Conference*, Tokyo, Japón: Japón, *Japanese Journal of Palynology (Special Issue)*, 58, 66.
- Gandolfo, M.A., Zamaloa, M.C., Cúneo, N.R., Archangelsky, A., 2009, Potamogetonaceae fossil fruits from the Tertiary of Patagonia, Argentina: *International Journal of Plant Sciences*, 170, 419-428.
- Gasparini, Z., Casadio, S., Fernández, M., Salgado, L., 2001, Marine reptiles from the Late Cretaceous of northern Patagonia: *Journal of South African Earth Sciences*, 14, 51-60.
- Gasparini, Z., De la Fuente, M., 2000, Tortugas y plesiosauros de la Formación La Colonia (Cretácico superior) de Patagonia, Argentina: *Revista Española de Paleontología*, 15, 23-35.
- Gasparini, Z., Spalletti, L.A., 1990, Un nuevo cocodrilo en los depósitos mareales maastrichtianos de la Patagonia noroccidental: *Ameghiniana*, 27, 141-150.
- Gastaldo, R.A., 1992, Taphonomic considerations for plant evolutionary investigations: *The Paleobotanist*, 41, 211-223.
- Grace, J.B., Harrison, J.S., 1986, The biology of Canadian weeds. 73. *Typhalatifolia* L., *Typhaangustifolia* L. and *Typhaglauca* Godr.: *Canadian Journal of Plant Sciences*, 66, 361-379.
- Iglesias, A., Zamuner, A.B., Poiré, D.G., Larriestra, F., 2007, Diversity, taphonomy and palaeoecology of an angiosperm flora from the Cretaceous (Cenomanian-Coniacian) in southern Patagonia, Argentina: *Palaeontology*, 50, 445-466.
- Harris, T.M., 1961, The Yorkshire Jurassic Flora, 1. British Museum of Natural History, London, 212 p.
- Hermsen, E.J., Gandolfo, M.A., Cúneo, N.R., 2014, New fossil Marsileaceae from the Cañadón del Irupé locality, Upper Cretaceous La Colonia Formation, Patagonia, Argentina: *Plant Systematics and Evolution*, 300, 369-386.
- Hills, L.V., Gopal, B., 1967, *Azolla primaeva* and its phylogenetic significance: *Canadian Journal of Botany*, 45, 1179-1191.



- Hoffman, G.L., Stockey, R.A., 1994, Sporophytes, megaspores, and massulae of *Azolla stanleyi* from the Paleocene Joffre Bridge locality, Alberta: Canadian Journal of Botany, 72, 301-308.
- Jordan, G. J., Macphail, M. K., Hill, R.S., 1996, A fertile pinnule fragment with spores of *Dicksonia* from the Early Oligocene sediments in Tasmania: Review of Palaeobotany and Palynology, 92, 245-252.
- Kielan-Jaworowska, Z., Ortiz-Jaureguizar, E., Vieytes, C., Pascual, R., Goin, F.J., 2007, First ?cimolodontan multituberculate mammal from South America: Acta Palaeontologica Polonica, 52, 257-262.
- Kramer, K.U., 1990, Dicksoniaceae, en Kramer, K.U., Green, P.S., (eds.), Pteridophytes and Gymnosperms, Vol. 1 of The families and genera of vascular plants, Kubitzki, K., Springer Verlag: Berlin, 94-99.
- Kvaček, Z., 1995, *Limnobiophyllum* Krassilov-a fossil link between the Araceae and the Lemnaceae: Aquatic Botany, 50, 49-61.
- Lawver, D.R., Debee, A.M., Clarke, J.A., Rougier, G.W., 2011, A New Enantiornithine bird from the Upper Cretaceous La Colonia Formation of Patagonia, Argentina: Annals of Carnegie Museum, 80, 35-42.
- Lesta, P., Ferello, R., Chebli, G., 1980, Chubut extraandino, en Turner, J.C.M. (ed.), Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina: Argentina, Geología Regional Argentina, 2, 601-654.
- Malumián, N., Nández, C., 2011, The Late Cretaceous-Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: foraminifera, palaeoecology, and palaeogeography: Biological Journal of the Linnean Society, 103, 269-288.
- Mayo, S.J., Bogner, J., Boyce, P.C., 1997, The genera of Araceae, Kew: Royal Botanic Gardens, Kew, 370 p.
- McIver, E.E., Basinger, J.F., 1993, Flora of the Ravenscrag Formation (Paleocene), southwestern Saskatchewan, Canada: Palaeontographica Canadiana, 10, 1-167.
- Melchior, R.C., Hall, J.W., 1983, Some megaspores and other small fossils from the Wannagan Creek site (Paleocene), North Dakota: Palynology, 7, 133-145.
- Muller, J., 1981, Fossil pollen records of extant angiosperms: The Botanical Review, 47, 1-142.
- Nagalingum, N.S., 2007, *Marsileaceaphyllum*, a new genus for marsileaceous macrofossils: leaf remains from the Early Cretaceous (Albian) of southern Gondwana: Plant Systematics and Evolution, 264, 41-55.
- Nambudiri, E.M.V., Chitale, S., 1991, Fossil *Salvinia* and *Azolla* from the Deccan Intertrappean Beds of India: Review of Palaeobotany and Palynology, 69, 325-336.
- O'Gorman, J.P., Salgado, L., Cerda, I.A., Gasparini, Z., 2012, First record of gastroliths associated with elasmosaur remains from La Colonia Formation (Campanian-Maastrichtian), Chubut, Patagonia, Argentina, with comments on the probable depositional palaeoenvironment of the source of the gastroliths: Cretaceous Research, 1-6 <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2012.07.004>.
- Page, R., Ardolino, A., de Barrio, R.E., Franchi, M., Lizuain, A., Page, S., Silva-Nieto, D., 1999, Estratigrafía del Jurásico y Cretácico de Macizo de Somún Curá, provincias de Río Negro y Chubut, en Caminos, R. (Ed.), Geología Argentina: Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR, Anales 29: 460-488.
- Pascual, R., Goin, F.J., González P., Ardolino A., Puerta, P.F., 2000, A highly derived docodont from the Patagonian Late Cretaceous: evolutionary implications for Gondwanan mammals: Geodiversitas, 22, 395-414.
- Passalia, M.G., 2007, A mid-Cretaceous flora from the Kachaike Formation, Patagonia, Argentina: Cretaceous Research, 28, 830-840.
- Pesce, A., 1979, Estratigrafía del Arroyo Perdido en su tramo medio e inferior, Provincia del Chubut, en VII Congreso Geológico Argentino, Neuquén, Argentina, Actas 1, 315-333.
- Punt, W., 1975, Northwest European Pollen Flora, 5. Sparganiaceae and Typhaceae: Review of Palaeobotany and Palynology, 19, 75-88.
- Reid, E.M., Chandler, M.E.J., 1926, Catalogue of Cainozoic plants in the Department of Geology, Vol. I, The Bembridge Flora: British Museum of Natural History, London, 206 p.
- Riccardi, A.C., 1988, The Cretaceous system of Southern South America: Geological Society of America Memoir, 168, 1-161.
- Rougier, G.W., Forasiepi, A.M., Hill, R.V., Novacek, M.J., 2009, New mammalian remains from the Late Cretaceous La Colonia Formation, Patagonia, Argentina: Acta Palaeontologica Polonica, 54, 195-212.
- Saunders, R.M.K., Fowler, K., 1992, A morphological taxonomic revision of *Azolla* Lam. Section Rhizospema (Mey.) Mett. (Azollaceae): Botanical Journal of the Linnean Society, 109, 329-357.
- Schneller, J.J., 1990, Azollaceae, en Kramer, K.U., Green, P.S. (eds.), Pteridophytes and gymnosperms, Vol. 1 of The families and genera of vascular plants, (ed. Kubitzki, K.), Springer Verlag: Berlin, 57-60.
- Spalletti, L.A., Franzese, J.R., MacDonald, D., Pérez, I.G., 1999, Paleogeographic evolution of Southern South America during the Cretaceous: Boletim de Simposio o Cretáceo de Brasil, 5, 87-95.
- Sterli, J., De la Fuente, M.S., 2011, A new turtle from the La Colonia Formation (Campanian-Maastrichtian), Patagonia, Argentina, with remarks on the evolution of the vertebral column in turtles: Palaeontology, 54, 63-78.
- Stockey, R.A., Hoffman, G.L., Rothwell, G.W., 1997, The fossil monocot *Limnobiophyllum scutatatum*: resolving the phylogeny of Lemnaceae: American Journal of Botany, 84, 355-368.
- Stockey, R.A., Rothwell, G.W., Johnson, K.R., 2007, *Cobbania corrugada* gen. et comb. nov. (Araceae): a floating aquatic monocot from the Upper Cretaceous of western North America: American Journal of Botany, 94, 609-624.
- Sweet, A.R., Chandrasekhar, A., 1973, Vegetative remains of *Azolla schopfii* Dijkstra from Genesee, Alberta: Canadian Journal of Botany, 5, 1491-1496.
- Thieret, J.W., 1982, The Sparganiaceae in the southeastern United States: Journal of the Arnold Arboretum, 63, 341-355.
- Thieret, J.W., Luken, J.O., 1996, The Typhaceae in the southeastern United States: Harvard Papers in Botany, 8, 27-56.
- Turner, J.C.M., Baldis, B.A.J., 1978, La estructura transcontinental del límite septentrional de la Patagonia: VII Congreso Geológico Argentino, Actas, 2, 225-238.
- Trivedi, B.S., Verma, C.L., 1971, Contributions to the knowledge of *Azolla indica* sp. nov. from the Deccan Intertrappean series M.P., India: Palaeontographica Abt., 136, 71-82.
- Tryon, A.F., Lugardon, B., 1991, Spores of the Pteridophyta. Surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies: New York, Springer-Verlag, 648 p.
- Tryon, R.M., Tryon, A.F., 1982, Ferns and allied plants: with special referente to tropical America: New York, Springer-Verlag, 857 p.
- Uliana, M.A., Biddle, K. T., 1988, Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America: Revista Brasileira de Geociências, 18, 172-190.
- Vajda, V., McLoughlin, S., 2005, A new Maastrichtian-Paleocene *Azolla* species from Bolivia, with a comparison of the global record of coeval *Azolla* microfossils: Alcheringa, 29, 305-329.
- Van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A., 1989, Dicksoniaceae spores from the Jurassic of Yorkshire, England: Review of Palaeobotany and Palynology, 67, 273-301.
- Von Gosen, W., 2002, Polyphase structural evolution in the northeastern segment of the North Patagonian Massif (southern Argentina): Journal of South American Earth Sciences, 15, 591-623.
- Yrigoyen, M. R., 1969, Problemas estratigráficos del Terciario de Argentina: Ameghiniana, 6, 315-329.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O., 1996, Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina: Missouri Botanical Garden Press, St. Louis., EUA, 323 p.

Manuscrito recibido: Enero 24, 2013.

Manuscrito corregido recibido: Abril 5, 2013.

Manuscrito aceptado: Mayo 6, 2013.