

**Estudio morfo-anatómico de frutos de palmeras de
la Formación Chichinales (Mioceno Inferior)
procedentes de Paso Córdoba, Provincia de Río
Negro, Argentina**

Trabajo final de grado - Licenciatura en Paleontología

Universidad Nacional de Río Negro

Autor: Muci Ruiz, Ana Luciana

Director: Dr. Mauro Gabriel Passalia

Codirector: Dr. Ari Iglesias

2024

Agradecimientos.

Deseo expresar mi gratitud a mis papis A. Antonio Muci y María Ruiz A., quienes me apoyaron incondicionalmente de muchas maneras para lograr mis proyectos y sueños, siempre con paciencia, comprensión y amor. Gracias a ellos hoy me encuentro completando esta meta, los amo mucho.

A la Universidad, por darme la oportunidad de estudiar de manera gratuita, y a los docentes de la carrera, especialmente a Juan Canale, Soledad Brezina y Leo Salgado por mostrar especial interés al expresar mi inclinación hacia la Paleobotánica.

A Jorge Araya, un buen amigo de la familia, por todos estos años apoyándome mes a mes incluso cuando mis papas no podían.

A Jorge G. Meso por acompañarme desde el primer año de carrera, ayudándome en mi proceso de adaptación a una cultura distinta y a un estilo de vida nuevo, por apoyarme, alentarme y enseñarme a no rendirme.

A mis compañeros y amigos (Belén Quiroz, Melina Pelletieri, Federico Guzmán, Matías Fernández, Imanol Figueredo, Melisa Días, Ramiro Villareal, Gabriel Días Yanten, Sofía Urzagasti, Franco Migliaro, Jonatan Kaluza, Agustina Lecuona, Kevin Gómez, Rubén Juárez Valieri, Samuel Correa, entre otros) por hacer de la carrera un proceso ameno, agradable, gratificante y divertido, y por ayudarme a avanzar en mi progreso personal.

A mis directores Mauro Gabriel Passalia y Ari Iglesias, por la paciencia, dedicación, guía y estímulo académico, por darme la oportunidad de estudiar este tema y permitirme aprender de ellos.

Al Museo Patagónico de Ciencias Naturales Juan Carlos Salgado (MPCN), por brindarme los materiales estudiados, las herramientas necesarias para dicho estudio y un lugar de trabajo.

Por último, agradezco a cada persona, docente, no docente, ex compañeros y amigos, que estuvieron conmigo de una u otra forma a lo largo de la carrera.

A todos ellos, muchas gracias.

Contenido

Resumen.....	4
Abstract.....	5
Capítulo I – Introducción	
1.1 Introducción.....	6
1.2 Antecedentes.....	8
1.3 Objetivos.....	9
1.4 Hipótesis.....	10
Capítulo II – Área de estudio	
2.1 Procedencia estratigráfica y geográfica de los frutos fósiles estudiados.....	10
2.2 Marco geológico.....	11
2.3 Interpretación paleoambiental y edad.....	16
Capítulo III – Materiales y métodos	
3.1 Materiales y Métodos.....	16
Capítulo IV - Resultados	
4.1 Diversidad morfológica en frutos de palmeras.....	18
4.2 Paleontología Sistemática.....	20
4.3 Descripciones	21
Capítulo V – Discusión y conclusiones	
5.1 Afinidad botánica.....	29
5.2 Comparación con frutos de palmeras actuales de la subtribu Attaleinae.....	31
5.3 Comparación con frutos de palmeras fósiles de la subtribu Attaleinae.....	41
5.4 Estípites de palmeras asociados a <i>Palmocarpon</i> sp.....	47
5.5 Consideraciones paleoambientales y paleoclimáticas.....	48
5.6 Conclusiones.....	52
Referencias bibliográficas.....	54

Resumen

El Área Natural Protegida “Paso Córdoba” (ANPPC) ubicada en la provincia de Río Negro (Argentina) exhibe yacimientos continentales del Mioceno Inferior pertenecientes a la Formación Chichinales. El registro fosilífero de esta unidad se encuentra restringido a la sección inferior de la misma e incluye una variada fauna, pero respecto a la flora fósil, solo se han registrado leños permineralizados asignados a *Nothofagoxylon menendezii* Ragonese y otros restos de plantas que se encontraban sin estudio. Sobre la base de la revisión de materiales de colecciones y nuevas colectas en trabajos de campo, se ha identificado una abundante presencia de frutos y estípites de palmeras (Arecaceae). Los frutos (drupas) son muy abundantes y se encuentran preservados en grandes concentraciones en bancos de areniscas con estructura entrecruzada. Los mismos consisten en pyrenes preservados como permineralizaciones y moldes los cuales constituyen el tema de estudio del presente trabajo. La totalidad de los ejemplares estudiados fueron incluidos en el género fósil *Palmocarpon* Lesq. Las características morfológicas y anatómicas de los frutos fósiles fueron comparadas con aquellas de varios grupos de palmeras fósiles y actuales, permitiendo su asignación a la subtribu Attaleinae (Cocoseae, Arecoideae) con un alto grado de confianza. Estos frutos constituyen el primer registro fósil de Attaleinae para el sur de América del Sur. Asociados a los frutos se han hallado estípites de palmeras preservados anatómicamente y otros leños de coníferas aún no estudiados. La abundancia y la amplia distribución espacial del registro de palmeras en la sección inferior de la Formación Chichinales, sugiere que durante el Mioceno Inferior se desarrolló en el área una comunidad vegetal en la que las palmeras constituyeron uno de los elementos dominantes del estrato arbóreo y muy probablemente como comunidades abiertas.

Abstract

The Area Natural Protegida Paso Córdoba (ANPPC) in the Río Negro province (Argentina) has Lower Miocene outcrops that belong to the Chichinales Formation. The fossil record of this unit is restricted to its lower section and includes a diverse fauna. Regarding the fossil flora, only permineralized woods assigned to *Nothofagoxylon menendezii* Ragonese and other plant remains still not studied have been recorded. Based on the review of materials from collections and new samplings from fieldwork, abundant fruits, and stems of palm trees (Arecaceae) have been identified. The fruits (drupes) are preserved in large concentrations in sandstone banks with a cross-shaped structure. They consist of pyrenes preserved as permineralizations and molds which constitute the subject of study of the present work. All the specimens studied were included in the fossil genus *Palmocarpon* Lesq. The morphological and anatomical characteristics of the fossil fruits were compared with those of several groups of fossil and extant palms, allowing their assignment to the subtribe *Attaleinae* (Cocoseae, Arecoideae) with a high degree of confidence. These fruits constitute the first fossil record of *Attaleinae* for southern South America, being one of the most reliable fossil records of this subtribe for the continent. Anatomically preserved palm stipes and other coniferous logs have been found associated with the fruits. The abundance and wide spatial distribution of the palm record in the lower section of Chichinales Formation suggests that during the Lower Miocene a plant community developed in the area in which palms constituted one of the dominant elements of the tree stratum and most likely as open communities.

CAPÍTULO I

1.1. Introducción

Las palmeras (Arecaceae) constituyen una familia diversa de monocotiledóneas con alrededor de 2600 especies actuales, incluidas en 5 subfamilias: Arecoideae, Calamoideae, Ceroxyloideae, Coryphoideae y Nypoideae; con Calamoideae como grupo hermano del resto de las palmeras (Figura 1; Tomlinson, 2006; Baker y Dransfield, 2016). Actualmente las palmeras se encuentran distribuidas en ecosistemas tropicales y subtropicales, en numerosos tipos de hábitats, mayormente húmedos, tales como selvas tropicales, sabanas, pantanos de agua dulce y manglares, pero también en bosques secos y oasis desérticos (Dransfield et al., 2008). Aunque el grupo presenta una mayor abundancia y riqueza específica en el cinturón tropical, sus extremos de distribución latitudinal alcanzan cerca de los 44° de latitud en ambos hemisferios (*Chamacrops excelsa*, Europa y *Rhopalostylis sapida*, Nueva Zelanda, Jones, 1999). Su rango de crecimiento altitudinal es amplio, con especies que crecen a nivel del mar y otras en bosques montanos y altiplanicies, tal como *Ceroxylon utile* en los Andes sudamericanos, que llega cerca de los 4000 msnm (Jones 1999). Un rasgo sobresaliente del grupo es la distribución geográfica restringida de la mayoría de los géneros y su gran número de endemismos.

Las palmeras exhiben una variedad de formas de crecimiento que incluye mayormente grandes árboles con estípites no leñosos, pero también pequeños arbustos y lianas. Sus grandes hojas presentan láminas enteras o típicamente divididas y sus flores trímeras se agrupan en inflorescencias (Dransfield et al., 2008). Producen granos de polen típicamente monosulcado o tricotosulcado, aunque formas con dos o tres aperturas, o incluso inaperturadas, han sido también registradas en algunas especies (Harley y Dransfield, 2003; Dransfield, et al., 2008). Los frutos (mayormente drupas o bayas) de las palmeras pueden ser muy llamativos, con una gran variedad de tamaños y formas, desde unos pocos milímetros (e.g., *Geonoma* Willd.) hasta unos 50 cm de diámetro (e.g., algunas especies de Borasseae, Cocoseae y Phytelephea; Jones, 1999; Matsunaga y Smith, 2020).

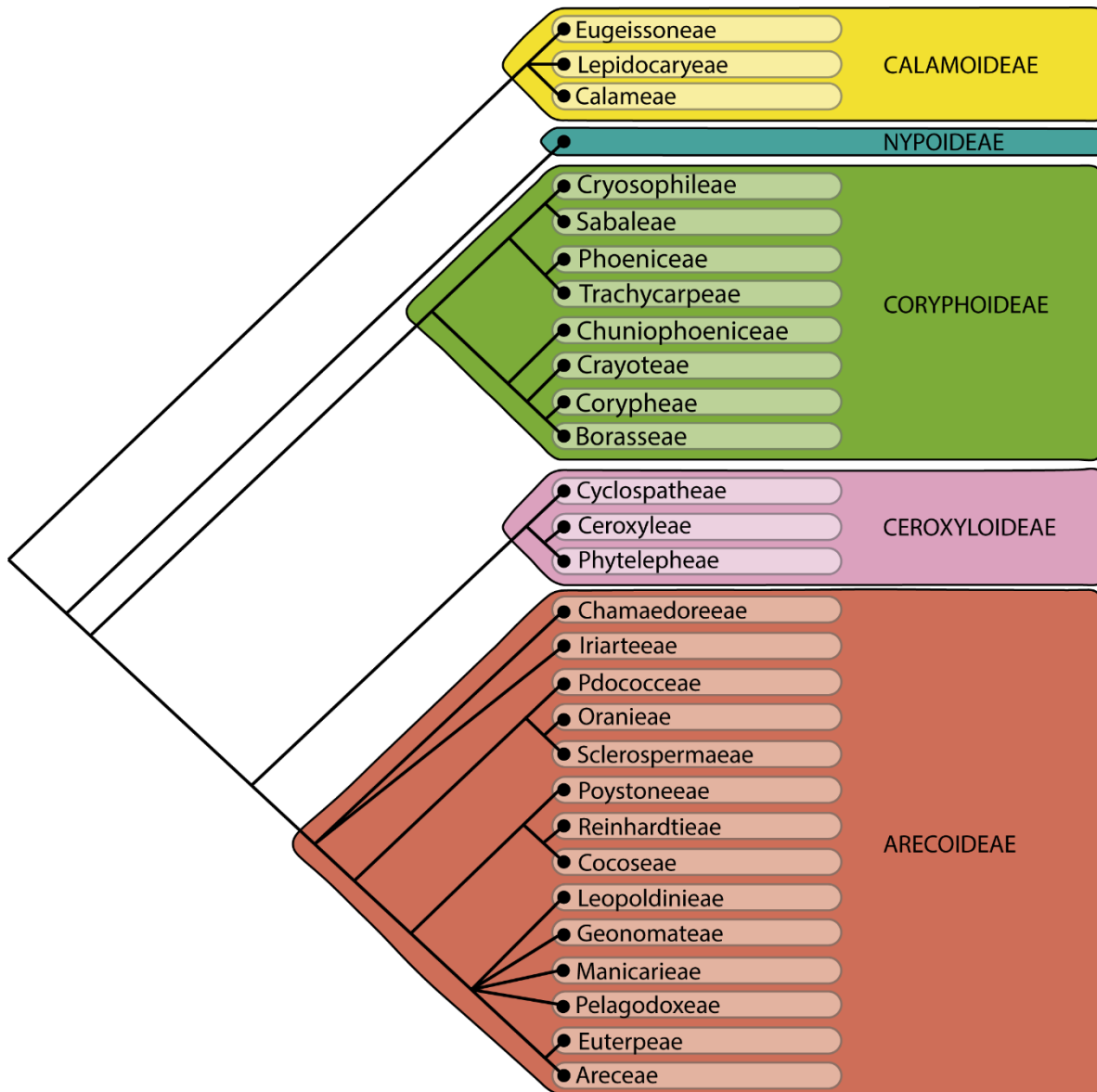


Figura. 1. Árbol esquemático que sintetiza las relaciones filogenéticas entre las palmeras. Nótese las cinco subfamilias y sus respectivas tribus. (Tomado y modificado de Baker y Dransfield, 2016).

Sobre la base de estudios moleculares, se ha sugerido que las palmeras se originaron en Australasia, estimándose una edad de *ca.* 110 Ma (Aptiano tardío, Cretácico Inferior) para el ancestro hipotético (*crown node*) del grupo (Janssen y Bremer, 2004; Bellot et al., 2024). Un abundante registro fósil da cuenta de que las palmeras se encontraban bien representadas en las comunidades vegetales de ambos hemisferios hacia fines del Cretácico. Sin embargo, fue durante el Paleoceno-Eoceno el lapso en que el grupo experimentó una importante radiación (Quattrocchio y Volkheimer, 2000; Harley, 2006; Dransfield et al., 2008)

coincidente con un período prolongado de calentamiento global (Zachos, 2001). Dicho proceso evolutivo y distribución de Arecaceae a partir del Mioceno estuvo asociado a un descenso paulatino de las temperaturas globales, aunque interrumpido por el óptimo climático del Mioceno Medio (Zachos, 2001), junto a un creciente proceso de aridización, que en Sudamérica dio origen a la diagonal árida sudamericana (*e.g.*, Hinojosa y Villagrán, 1997; Strömberg, 2011; Bucher et al., 2020) y una expansión de ambientes abiertos dominados por gramíneas que fue modelando los grandes biomas que reconocemos en la actualidad (Barreda et al., 2007; Palazzesi y Barreda, 2012).

La comprensión de la historia evolutiva de las Arecaceae, de su proceso de radiación y distribución pasada puede reconstruirse a partir del estudio de su registro fósil y del contexto de las paleocomunidades vegetales y del entorno paleoambiental en el que el grupo se desarrolló. El conjunto de caracteres presentes en las estructuras reproductivas, como flores, frutos y semillas, de palmeras, constituye uno de los elementos más informativos para poder discriminar entre subfamilias, tribus y subtribus, no obstante, el registro fósil de estas es poco frecuente. En este sentido, el objetivo del presente Trabajo Final de Grado (TFG) consiste en el estudio de permineralizaciones de frutos y semillas de palmeras del Neógeno de Patagonia Norte. Este estudio permitirá, por un lado, adquirir valiosa información tendiente a reconstruir la historia evolutiva y paleobiogeográfica de Arecaceae en Sudamérica, y, por otro lado, sumar nuevos elementos a la caracterización de la paleocomunidad desarrollada en el norte de Patagonia durante el Mioceno, en un área de especial interés como es el Área Natural Protegida “Paso Córdoba”, provincia de Río Negro, Argentina.

1.2. Antecedentes sobre el registro fósil de palmeras (Arecaceae)

Entre las monocotiledóneas, Arecaceae tiene uno de los registros fósiles más ricos tanto a nivel temporal como espacial, ya que se las ha hallado en todos los continentes (Daghlian, 1981; Harley, 2006), incluyendo la península Antártica (Barreda et al., 2019). El registro fósil de palmeras incluye abundantes tallos (estípites) permineralizados e impresiones/compresiones de hojas y granos de polen. No obstante, también se han descrito flores, frutos, semillas, raíces, cutículas y fitolitos (Harley, 2006). Los caracteres

diagnósticos del grupo permiten usualmente, y con alto grado de confianza, la inclusión de los fósiles dentro de Arecaceae. No obstante, su clasificación a nivel taxonómico menos inclusivo (subfamilia o tribu) es más dificultoso y depende del órgano preservado y tipo de fosilización, siendo las estructuras reproductivas los órganos más informativos en este sentido (Harley, 2006; Dransfield et al., 2008).

A nivel global, los registros fósiles más antiguos que pueden asignarse a palmeras corresponden a polen y frutos del Aptiano, Cretácico Inferior (Harley, 2006; Dransfield et al., 2008), lo que se corresponde con la edad estimada de Arecaceae según dataciones moleculares (*e.g.*, Janssen y Bremer, 2004). En Patagonia, los granos de polen descritos como *Spinizonocolpites*-type (Arecaceae) han sido identificados en depósitos del Barremiano?- Albiano de Cuenca Austral (Martínez et al., 2016), siendo éstos los registros más antiguos de palmeras en América del Sur. Estos granos de polen poseen rasgos morfológicos que los vincularían con la subfamilia Calamoideae (Martínez et al., 2016), linaje basal dentro de Arecaceae. Para el Cretácico Superior de Patagonia, además de polen se suma un abundante registro de estípites permineralizados de palmeras y compresiones de hojas (*e.g.*, Ancibor, 1995; Ottone, 2007; Martínez, 2012; Vera et al., 2017). A nivel mundial, la presencia de frutos y semillas fósiles de palmeras es más escasa (Harley, 2006; Dransfield et al., 2008; Matsunaga y Smith, 2019). En América del Sur existen solo dos registros de frutos para Patagonia procedentes del Maastrichtiano de Río Negro (Bajo de Santa Rosa, Formación Allen; Ancibor, 1995), y el Paleoceno de Chubut (Formación Salamanca; Futey et al., 2012) y unos pocos procedentes de depósitos del Paleoceno tardío de Colombia (Formación Cerrejón; Gomez-Navarro et al., 2009) y el Oligoceno de la costa de Perú (Hamersma et al., 2024 y trabajos allí citados).

1.3. Objetivo general:

- Contribuir al conocimiento del registro de palmeras fósiles de la Patagonia Argentina y al significado de su presencia en el área, en el contexto de la evolución de las comunidades vegetales en la región durante el Mioceno.

Objetivos específicos:

- Realizar el estudio anatómico y morfológico de frutos de palmeras hallados en la Formación Chichinales, provincia de Río Negro, Argentina.
- Efectuar comparaciones anatómicas y morfológicas con frutos de palmeras fósiles y actuales.
- Clasificar taxonómicamente los nuevos materiales estudiados.
- Contribuir al conocimiento de la evolución florística en Patagonia Norte durante el Cenozoico.

1.4. Hipótesis:

- H₁: Los frutos hallados en la Formación Chichinales corresponden a una nueva especie fósil de palmera.
- H₂: Los frutos hallados en la Formación Chichinales representan un nuevo clado endémico del norte de la Patagonia Argentina.

CAPÍTULO II**2.1. Procedencia estratigráfica y geográfica de los frutos fósiles estudiados**

Los materiales a estudiar proceden de la sección inferior de la Formación Chichinales, (Mioceno Inferior, Rodríguez et al., 2023) en el sector conocido como Valle de la Luna Amarillo en el Área Natural Protegida “Paso Córdoba” (ANPPC), en proximidades de la Ciudad de General Roca (provincia de Río Negro, Argentina, Figuras 2,3).

Otros registros vegetales fósiles de la sección inferior de la Formación Chichinales en el ANP Paso Córdoba incluyen fragmentos de leños permineralizados, con una única especie descrita (*Nothofagoxylon menendezii* Ragonese, 1977), estípites de palmeras (identificados por primera vez en el marco del presente trabajo) y niveles portadores de impresiones y compresiones foliares y posiblemente otros órganos vegetales (identificados también por primera vez en el marco de los trabajos de campo del presente trabajo). A su vez, la sección inferior de esta unidad en el área incluye restos fósiles de mamíferos (Barrio

et al., 1989; Kramarz et al., 2004; Paz et al., 2011), aves (Agnolín y Chafrat, 2015; Bolomey et al., 2017) y reptiles (Barrio et al., 1989).

Las observaciones de campo muestran que los fósiles se encuentran mayormente en areniscas que forman parte de bancos lenticulares o depósitos de canales, los cuales presentan niveles de concentraciones abundantes de frutos. Los niveles fosilíferos identificados forman parte de pequeños afloramientos aislados, pero también de depósitos con mayor continuidad lateral (Figuras 3-5). En conjunto con estas estructuras también suelen aparecer asociados leños permineralizados, así como también de estípites de palmeras. Todo el material recolectado se encuentra distribuido en un área de al menos 5 km².

2.2. Marco geológico

Las secuencias del Mioceno se encuentran bien representadas en el norte de la provincia de Río Negro, en cercanías de las localidades de General Roca y Villa Regina, bordeando el margen sur del Río Negro, sin embargo, estos extensos afloramientos contienen escaso contenido fosilífero (Turazzini y Vilchez Barral, 2016).

A 14 km al sur de la Ciudad de General Roca, en el ANP Paso Córdoba (provincia de Río Negro, Argentina) afloran depósitos de la Formación Chichinales (Mioceno Inferior) portadora de los restos fósiles estudiados (Figura 2).

En el área de estudio, la Formación Chichinales se dispone mediante discordancia erosiva sobre unidades cretácicas del Grupo Neuquén o del Grupo Malargüe y es parcialmente cubierta por estratos de areniscas grises de la Formación Río Negro (Mioceno Superior-Plioceno, Rodríguez et al., 2023).

Uliana (1979) proporcionó un perfil detallado de la Formación Chichinales y unidades suprayacentes en el ANP Paso Córdoba. Allí reconoció dos secciones diferentes en la Formación Chichinales: una sección inferior con mayor participación epiclástica y con importantes variaciones laterales en espesores y litologías, ocupando posiciones más bajas y rellenando un paleorrelieve labrado en las sedimentitas del Cretácico; y una sección superior con mayor continuidad lateral y homogeneidad litológica (Hugo y Lanza, 2001; Rodríguez et al., 2023).

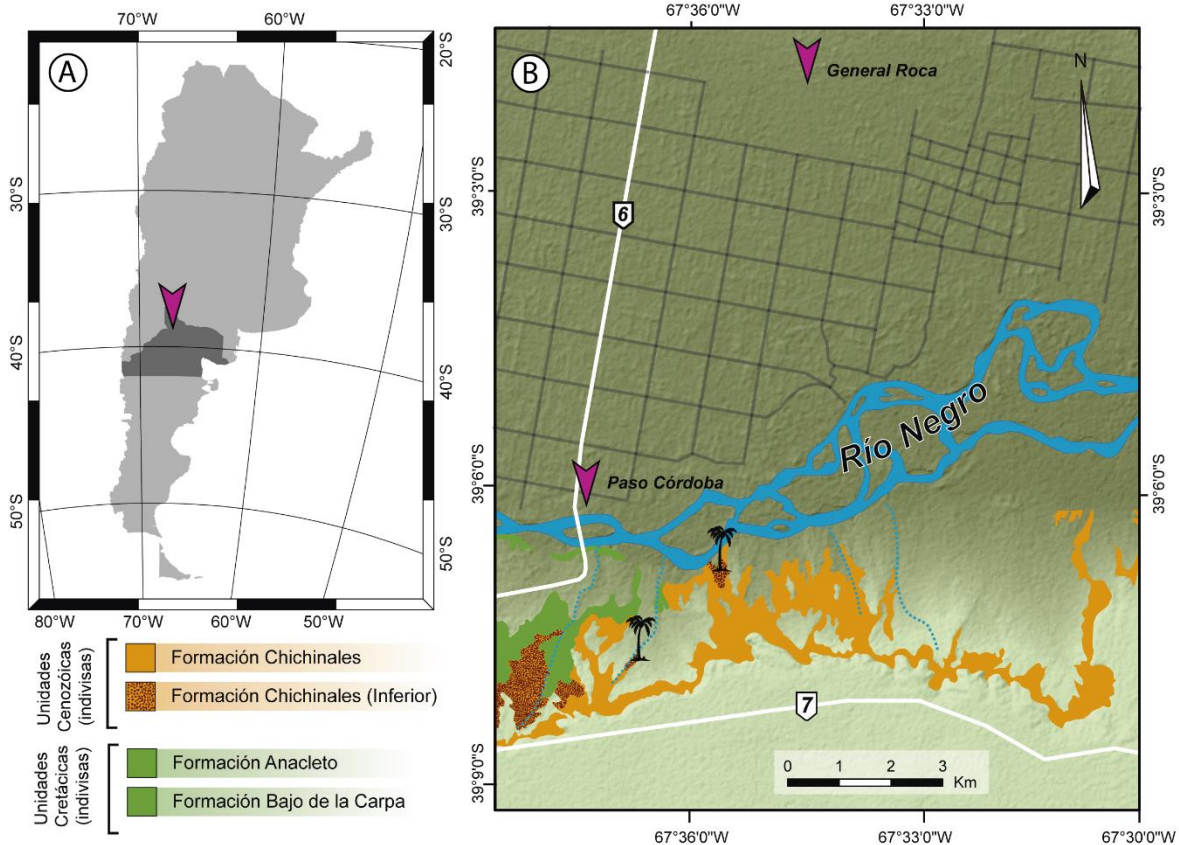


Figura 2. A. Imagen ilustrativa de la Provincia de Río Negro Argentina señalando la localidad de Paso Córdoba (flecha rosada). B. Imagen ilustrativa del área de estudio. En color naranja, la Formación Chichinales, y en color naranja punteado, la Formación Chichinales inferior. (Modificado de Rodríguez et al., 2023).

En el área comprendida desde la ruta provincial 6 hacia el este (ver Figura 3), los afloramientos de la Formación Chichinales alcanzan espesores de hasta 40 metros aproximadamente para la sección inferior. En el sector del ANP Paso Córdoba, denominado Valle de la Luna Amarillo, la sección inferior presenta un pequeño espesor de conglomerados finos en su base, seguidos por tufitas macizas que alternan con areniscas medianas a gruesas y conglomerados (Figura 3). Las tufitas se presentan en estratos tabulares. Las areniscas y conglomerados, portadoras de los restos fósiles aquí estudiados, integran estratos lenticulares a tabulares, de 0,5 metros a 0,8 metros de espesor con estratificación cruzada en artesa y cementación carbonática en los afloramientos aislados y de 4 metros de espesor en los depósitos con mayor continuidad lateral (Figuras 4,5). También se reconocen limolitas y arcilitas, macizas o finamente estratificadas (Rodríguez et al., 2023). En estos bancos de areniscas y conglomerados de la sección inferior de la formación, es donde se encuentra la

mayor concentración de frutos de palmeras y leños permineralizados de la zona, así mismo, de esta sección es de donde provienen la totalidad de los restos de faunas fósiles conocidos para la unidad (Kramarz et al., 2004; Paz et al. 2011; Agnolín y Chafrat, 2015; Bolomey et al., 2017).

La sección superior de la Formación Chichinales en este sector se caracteriza por su aspecto homogéneo; se compone de estratos gruesos, macizos y tabulares de tufitas de color gris blanquecino, castaño claro o blanco amarillento, que alternan con limolitas y areniscas finas amarillas, además de arcilitas y tobas blancas (Figuras 3 – 5; Rodríguez et al., 2023).

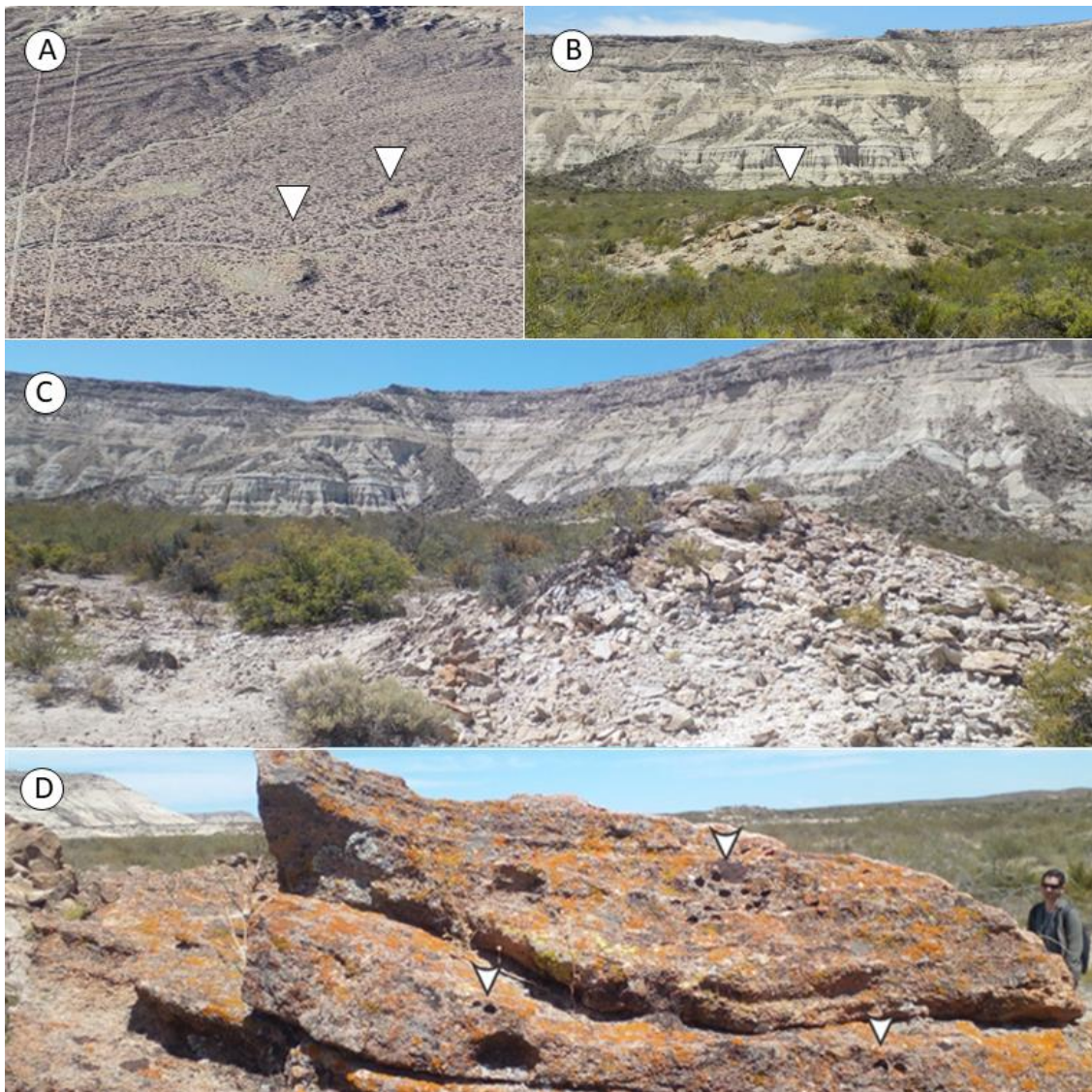


Figura 3. A. Imagen satelital (tomado de Google Earth Pro) del primer área de estudios en el Valle de la Luna Amarillo (ANP Paso Córdoba). Las flechas indican dos pequeños afloramientos aislados ($39^{\circ} 7' 57.28''$ S, 67°

36' 27.99" O) de la sección inferior de la Formación Chichinales en los que se preservan acumulaciones de frutos y otros órganos vegetales fósiles. **B, C.** En primer plano (flecha) se observa uno de los afloramientos aislados señalados en A. Al fondo se observan depósitos de la sección superior de la Formación Chichinales, cubiertos por depósitos de la Formación Río Negro coronando la meseta. **D.** Detalle de los depósitos de canales con estratificación entrecruzada, correspondientes a los afloramientos aislados de la sección inferior de la Formación Chichinales mostrados en las imágenes A-C. Las flechas blancas señalan concentraciones de moldes de frutos en arenas entrecruzadas.

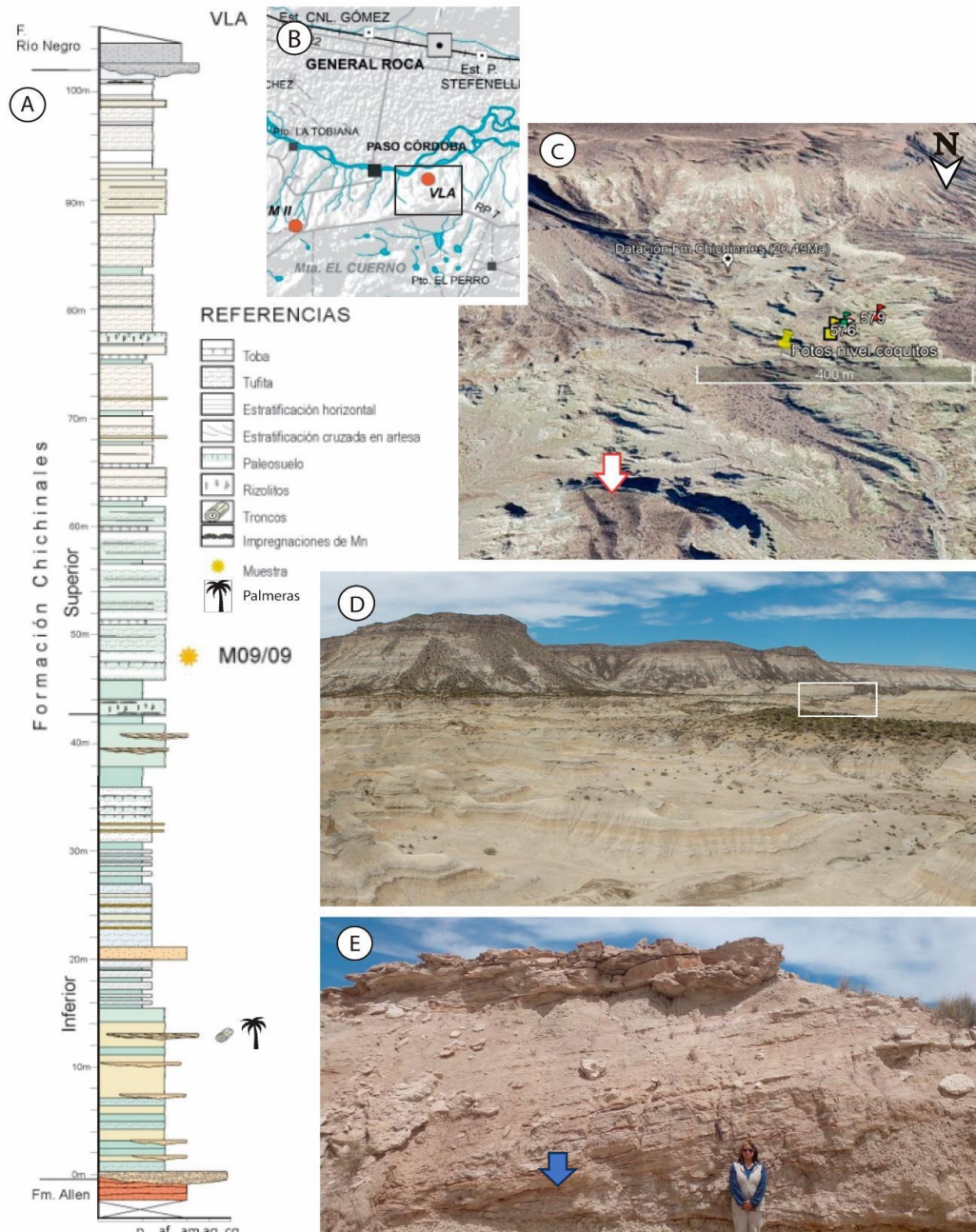


Figura 4. A. Formación Chichinales, Perfil del Valle de la Luna Amarillo (VLA), donde se indican las dos secciones de la unidad y la posición estratigráfica de los niveles con frutos y leños fósiles y de una muestra con

datación $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ (muestra M09/09). **B.** Mapa donde se indica el perfil relevado y la zona de estudio. **C.** Imagen satelital (tomado de Google Earth Pro). La flecha roja indica la posición desde donde se tomó la foto del área de estudio (Figura 4D). **D.** Vista del Valle de la Luna Amarillo, en el ANP Paso Córdoba donde se indican afloramientos de la sección inferior de la Formación Chichinales en la segunda área de estudio (rectángulo blanco). Las bardas al fondo de la imagen corresponden a depósitos de la sección superior de la Formación Chichinales, cubiertos por depósitos de la Formación Río Negro coronando la meseta. **E.** Afloramientos de la Formación Chichinales con niveles de moldes de cocos (flecha) en capas de acreción lateral heterolítica de un canal fluvial. **A, B,** tomado y modificado de Rodríguez et al., 2023. **D, E,** fotos tomadas durante la campaña a la localidad.

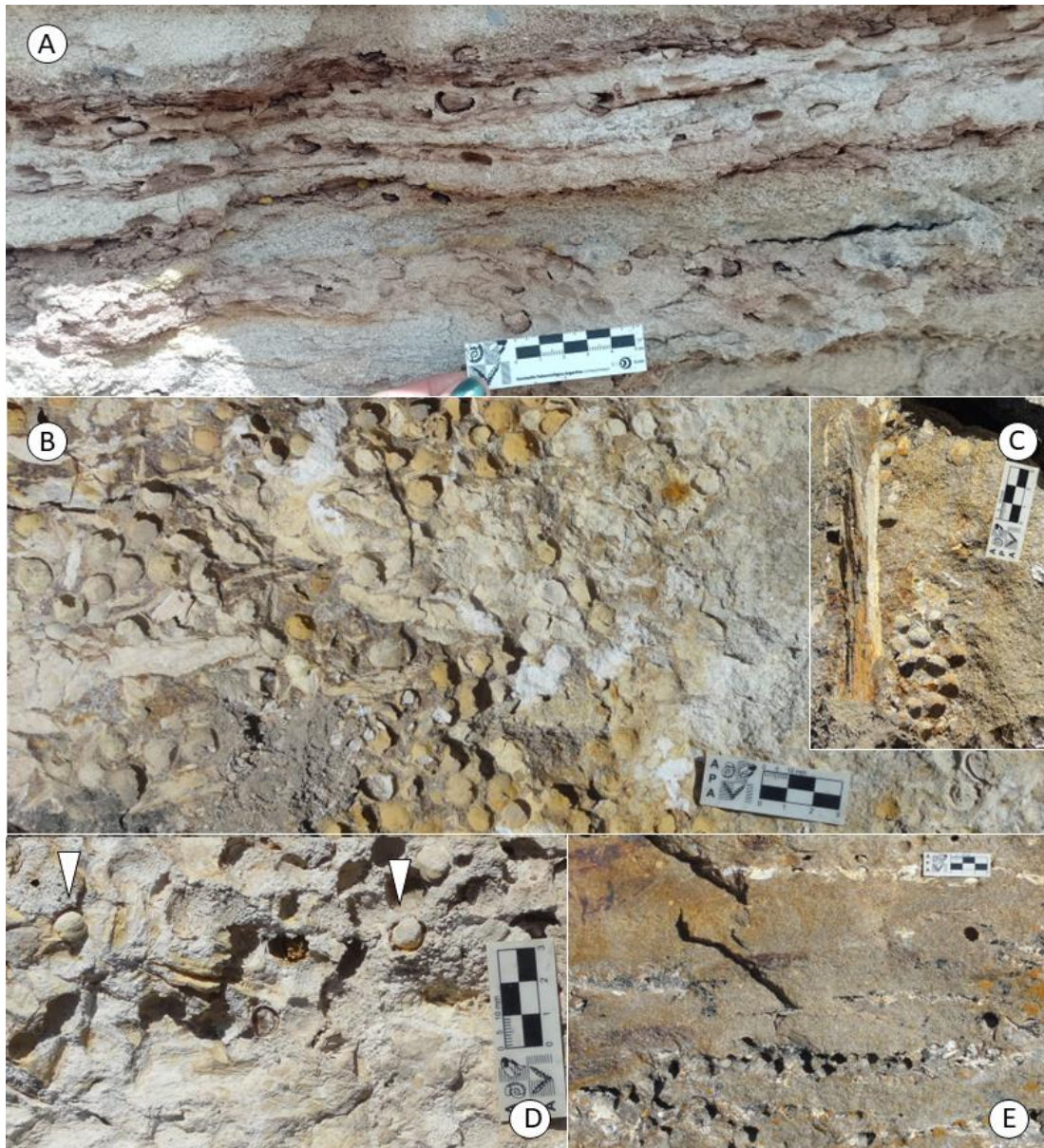


Figura 5. **A.** Depósitos de canal de la sección inferior de la Formación Chichinales con alta concentración de frutos fósiles (carpoflora). **B.** Carpoflora con moldes de frutos (pyrenes), semillas y troncos sobre la superficie

de sedimentación (vista en planta). **C.** Detalle de un bloque donde se observan frutos y fragmentos de leños en íntima asociación. **D.** Detalle de moldes externos de frutos, algunos de los cuales conservan moldes de semillas en su interior (flechas). Se observan también ejes que podrían corresponder a raquis de palmeras o bien tallos/leños de algún otro grupo de plantas. **E.** Detalle de un nivel fosilífero con concentración de frutos en arenas entrecruzadas en el corte del perfil sedimentológico.

2.3. Interpretación paleoambiental y edad

La Formación Chichinales y la suprayacente Formación Río Negro se depositaron en un ambiente esencialmente fluvial de baja sinuosidad, con variaciones de carga sedimentaria y con gran desarrollo de planicies de inundación (Delgado Kasinsky, 2021; Rodríguez et al., 2023). El conjunto de caracteres geológicos y faunísticos de la Formación Chichinales sugieren que la misma se depositó bajo condiciones climáticas de carácter continental de tipo subtropical.

La edad propuesta para la Formación Chichinales, se ha basado históricamente en su contenido de faunas fósiles, representado por aves, reptiles y mamíferos (Kramarz et al., 2004; Paz et al., 2011; Agnolín y Chaftrat, 2015; Bolomey et al., 2017). Recientemente Rodríguez et al. (2023) obtuvieron una edad de $20,49 \pm 0,05$ Ma mediante una datación $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ para un nivel basal de la sección superior de la formación (Figura 4A, muestra M09/09). Tanto su contenido paleontológico como la datación obtenida por Rodríguez et al. (2023) son concordantes y sugieren una edad Miocena temprana para la Formación Chichinales en el ANP Paso Córdoba.

CAPÍTULO III

3.1. Materiales y métodos

Los materiales fósiles estudiados en este trabajo provienen de yacimientos de la sección inferior de la Formación Chichinales (Mioceno Inferior), en el sector denominado Valle de la Luna Amarillo, del ANP Paso Córdoba (provincia de Río Negro, Argentina) (Figuras 2-5). Los mismos consisten en más de 150 permineralizaciones de frutos y semillas las cuales se encuentran aisladas y/o incrustadas silicificadas en una arenisca de grano fino, o también como moldes internos y externos preservando la morfología externa de pyrenes y semillas (Figura 5). Se realizó una selección de 30 muestras las cuales se encuentran bien preservadas conservando características morfológicas y anatómicas diagnósticas de la

familia Arecaceae. Asimismo, se realizó una salida de campo en la que se pudieron obtener precisiones sobre la procedencia geográfica y estratigráfica de estos frutos fósiles. A su vez, se realizaron observaciones de los rasgos litológicos de los niveles portadores del material de estudio, a la vez que se colectaron nuevos restos vegetales fósiles, entre los cuales se hallaba el primer registro de estípites de palmeras para el área, además de leños permineralizados y compresiones/impresiones de hojas, incrementando así la colección de materiales fósiles de esta área.

La mayor parte de los frutos fósiles estudiados forman parte de la colección del Museo Patagónico de Ciencias Naturales Juan Carlos Salgado (MPCN), General Roca, Río Negro, los cuales habían sido colectados mayormente por Juan Carlos Salgado. Los nuevos restos vegetales muestreados en el trabajo de campo realizado en el marco de este TFG, también fueron depositados en la mencionada institución, por ser el repositorio oficial más cercano. A su vez, se incluyeron para este TFG los materiales que se encuentran depositados en la colección del Museo de la Asociación Paleontológica Bariloche (MAPBAR), S. C. de Bariloche, Río Negro.

Puesto que los materiales depositados en el MPCN aún no cuentan con un número de colección, se mencionarán con números provisorios bajo el acrónimo **LM-MPCN-PB** seguido del número de muestra estudiado en este Trabajo Final de Grado.

Se estudiaron los rasgos morfológicos externos y la anatomía interna de los frutos y semillas con el objetivo de identificar caracteres que permitan una asignación taxonómica más precisa. Para ello se hicieron observaciones y fotografías del material mediante el uso de lupa binocular, microscopio óptico y de epifluorescencia. Las observaciones anatómicas se llevaron a cabo sobre frutos que ya disponían de superficies cortadas y pulidas en el MPCN y cortes naturales de los fósiles. Además, se elaboraron moldes de silicona (PANASIL Initial Contact X-light) de algunos materiales preservados como moldes externos, para poder observar los rasgos tridimensionales en su forma original. También se utilizó microtomografía de rayos X (micro CT) en uno de los frutos fósiles (MAPBAR 8706) que fue analizado con un MicroXCT-200 xradia del Laboratorio de Caracterización de Materiales del Centro Atómico Bariloche y reconstruido mediante el programa Mimics Research 21.0. Para las mediciones sobre la base de fotografías con escala, se utilizó el programa ImageJ. A partir de la información obtenida mediante las diferentes técnicas de observación, se

realizaron descripciones detalladas de la morfología externa de los frutos y de los diferentes tejidos vegetales y se ilustraron los caracteres. Para realizar las comparaciones con frutos y semillas de palmeras modernas se consultó una variada bibliografía, tales como *Genera Palmarum* (Dransfield et al., 2008) y bibliografía específica sobre frutos de palmeras (*e.g.*, Baker y Dransfield, 2016; Matsunaga 2019; Matsunaga y Smith, 2020). A su vez, con fines comparativos, se realizaron observaciones sobre frutos de tres especies actuales de palmeras sudamericanas afines a la morfología hallada, los que fueron muestreados para este TFG: *Jubaea chilensis* L., *Butia yatay* (Mart.) Becc. y *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glasman. (Tribu Cocoseae, subtribu Attaleinae). Se adoptó la clasificación sistemática de Arecaceae propuesta por Dransfield et al. (2005) y Baker y Dransfield (2016), que es actualmente la más aceptada.

La estructura leñosa de las drupas de palmeras (mayormente proveniente del mesocarpo y endocarpo), junto a las semillas que contiene en su interior, es denominada en la literatura como “pyrene” (*e.g.*, Dransfield et al., 2008; Matsunaga y Smith, 2021) o “pyrenarium” (Bobrov y Romanov, 2019).

CAPÍTULO IV

Resultados

4.1. Diversidad morfológica en frutos de palmeras

Los frutos de palmeras exhiben una gran variedad de formas y tamaños, tales como estructuras diferentes del pericarpio, desde carnosos y parenquimatosos hasta altamente esclerenquimatosos y fibrosos; diferente número, forma y tamaño de semillas; y diferentes características del endosperma y posición del embrión (Dransfield et al., 2008; Gutiérrez del Pozo et al., 2020; Matsunaga y Smith, 2021). No obstante, hay rasgos compartidos, o relativamente comunes, entre los frutos de palmeras. Las formas más frecuentemente halladas en los frutos son obovoide a elipsoidal, raramente obpiriforme u oblado (Dransfield et al., 2008; Matsunaga y Smith, 2021). El tamaño de los frutos puede variar dependiendo del taxón, desde unos pocos milímetros (*e.g.*, *Geonoma* Willd) hasta unos 50 cm de diámetro (*e.g.*, algunas especies de Borasseae, Cocoseae y Phytelpeae). La pared de los frutos (pericarpio) se diferencia usualmente en tres capas principales, la capa más externa (epicarpo

o exocarpo), que puede ser liso, irregular, espinoso o escamoso, así como también, carnoso y parenquimatoso o fibroso. El mesocarpo (capa intermedia entre el exocarpo y endocarpo) puede ser carnoso, fibroso o esclerótico y grueso. La capa más interna (endocarpo), es típicamente leñoso y duro, con grosor uniforme o raramente con engrosamientos diferenciales desarrollando lóbulos o intrusiones hacia el interior del fruto (Dransfield et al., 2008).

Los frutos son usualmente trímeros (triloculares) con hasta una semilla por lóculo. No obstante, es común que se desarrollen sólo una o dos semillas y el/los restante/s lóculo/s colapse/n (se aplasten). La cubierta seminal, la testa, también puede desarrollar capas formadas por diferentes tipos de células (*e.g.*, Aguiar y Mendonça, 2023; Da Silva et al., 2023). Asimismo, la testa puede presentar un espesor uniforme rodeando el endosperma sin penetrarlo (endosperma homogéneo) o bien, desarrollar numerosas invaginaciones irregulares hacia el interior del endosperma (endosperma ruminado) o una combinación de ambos. El endosperma suele ocupar la totalidad del espacio central de la semilla, no obstante, en algunos pocos géneros el endosperma rodea un espacio hueco (presenta una cavidad central) o es de naturaleza líquida (Noblick et al., 2013; Noblick, 2017; Mandón y Campagna 2023).

Cabe destacar que, siguiendo un criterio funcional adoptado por otros autores (*e.g.*, Essig, 1977; Manchester et al., 2016; Mandón y Campagna, 2023) en el presente estudio se considera que la pared leñosa del fruto corresponde al endocarpo. No obstante, este no es un criterio uniforme y hay autores que, a partir de estudios ontogenéticos, consideran que la estructura leñosa de los frutos de algunas palmeras incluye no solo células del endocarpo, sino también de la capa más interna del mesocarpo (*e.g.*, ver *Butia capitata* en Bobrov y Romanov, 2019). Esta estructura leñosa, junto a las semillas que contiene en su interior, es denominada en la literatura como “pyrene” (ej. Dransfield et al., 2008; Matsunaga y Smith, 2021) o “pyrenarium” (Bobrov y Romanov, 2019).

4.2. Sistemática Paleontológica

Familia Arecaceae

Subfamilia Arecoideae

Tribu Cocoseae

Subtribu Attaleinae

Género *Palmocarpon* Lesq., 1878

Comentarios: El género *Palmocarpon* fue propuesto por F. A. W. Miquel (1853) para incluir frutos fósiles presuntamente de palmeras (Arecaceae). Sin embargo, Van der Ham et al. (2022) mencionan que la especie tipo *Palmocarpon cretaceous* Miq. es un sinónimo taxonómico más reciente de *Nypa burtinii* (Brogn.) Ettingsh. (Nypoideae) y, por lo tanto, presenta consecuencias nomenclaturales para las restantes, aunque escasas, especies que se han descrito en el género *Palmocarpon* (e.g., *Palmocarpon drypeteoides*, Manchester et al., 2016). Van der Ham et al. (2022) proponen que estas especies deberían asignarse a otro género como nuevas combinaciones. A su vez, estos autores concluyen que si *Palmocarpon* Miq., 1853 se considera un *nomen rejiciendum*, el género *Palmocarpon* Lesq., 1878 puede proponerse como un *nomen conservandum*.

Provisoriamente los frutos estudiados en el presente TFG, son incluidos en un único taxón referido al género *Palmocarpon* Lesq. adoptando la propuesta de Van der Ham et al. (2022). Cabe aclarar que *Palmocarpon* constituye un género fósil que puede incluir taxones con diferente afinidad botánica. En el caso de los materiales estudiados procedentes de la Formación Chichinales se asigna a la subtribu Attaleinae (tribu Cocoseae, subfamilia Arecoideae) como se discute más adelante. Dado esto último, los materiales estudiados en este trabajo serán referidos como *Palmocarpon* sp. de la Formación Chichinales.

***Palmocarpon* sp.**

Figuras 6-12; 14A,B; 15A-C; 16A,B; 17A,B; 18A; 19B,E,F

Material incluido: LM-MPCN-PB-02; LM-MPCN-PB-03; LM-MPCN-PB-04; MAPBAR, 8706; MAPBAR 8707; LM-MPCN-PB-09; LM-MPCN-PB-10; LM-MPCN-PB-13; LM-MPCN-PB-19A; LM-MPCN-PB-19B; LM-MPCN-PB-22; LM-MPCN-PB-23; LM-MPCN-PB-25; LM-MPCN-PB-28; entre otros.

4.3. Descripción

Fruto tipo drupáceo, cuya única capa preservada con certeza corresponde enteramente al endocarpo esclerosado. Los frutos (pyrene) son de forma mayormente esférica a subesférica, presentando un contorno casi circular en vista polar y circular a ovoide en vista lateral (con el hemisferio chalazar algo más alargado y el micropilar más redondeado (Figura 6A-C). Algunos frutos presentan deformaciones propias del proceso de compactación sedimentaria (Figura 6D,E). El tamaño de los frutos oscila entre 15 y 26 mm de longitud (diámetro polar) y de 15 a 20 mm de ancho (diámetro ecuatorial). La relación largo:ancho (L:W) para los frutos de *Palmocarpion* sp. varía entre 0,8 y 1,7 (Tabla 1, Figura 6) aunque se encuentra mayormente comprendido entre ~1,0 y 1,3. Los especímenes presentan 3 surcos equidistantes que recorren longitudinalmente la superficie del fruto desde la chalaza a la micropila, definiendo 3 áreas. Estas áreas y los surcos que la delimitan corresponden a los 3 carpelos y zonas de unión (suturas) de los ovarios sincárpicos, tricarpelares de las que los frutos derivan. En la parte basal del fruto (polo chalazar), por debajo de la línea ecuatorial, se disponen tres poros de germinación, uno en cada carpelo. Los poros de germinación son circulares, presentan aproximadamente 1 mm de diámetro y se encuentran obturados por un opérculo levemente hundido respecto a la superficie del endocarpo. La superficie de la pared del endocarpo presenta microperforaciones de entre 250 y 300 μm de diámetro, más o menos uniformemente distribuidas (Figura 7A,C,D) y también surcos formados por paquetes de fibras dispuestas en forma perpendicular y paralela a la superficie.

Muestra	Figura 6	base a ápice	Diámetro ecuatorial (en mm)	Tasa (L:W)
LM-MPCN-PB-02	A	26 mm	15	1,7
LM-MPCN-PB-03	B	15 mm	15	1,0
LM-MPCN-PB-04	C	21 mm	18	1,2
MAPBAR 8706	D	15,5 mm	19,7	0,8
MAPBAR 8708	E	17 mm	13	1,3

Tabla I. Medidas de los frutos tomados en mm.

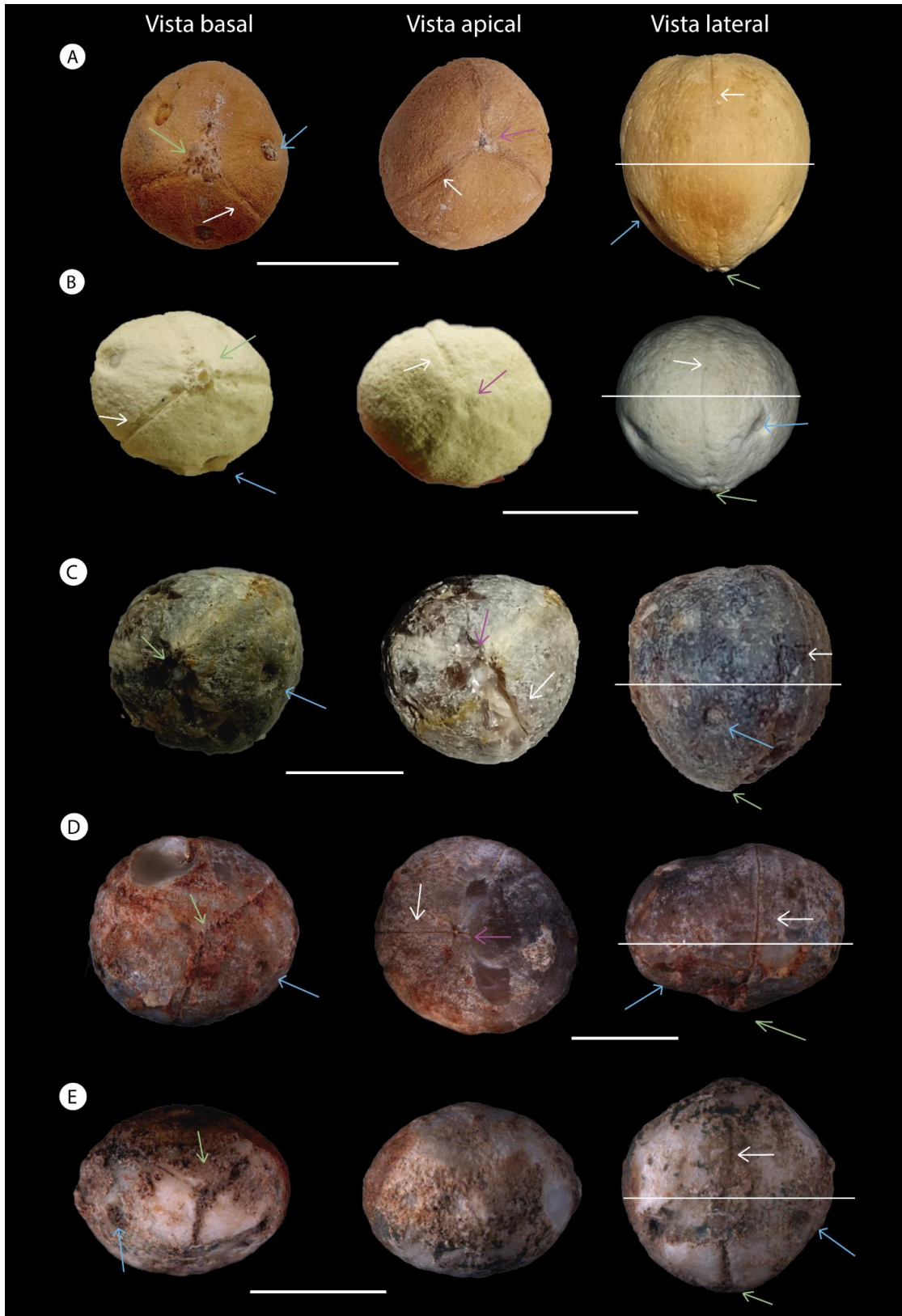


Figura 6. A-E Frutos de *Palmocarpion* sp. en diferentes vistas y cuyas medidas están especificadas en la Tabla I, A, LM-MPCN-PB-02; B, LM-MPCN-PB-03; C, LM-MPCN-PB-04; D, MAPBAR, 8706; E, MAPBAR

8707. Vista basal (chalazar), en la que se observan los tres poros de germinación (flecha celeste), la chalaza del fruto (flecha verde) y la unión de los carpelos (flecha blanca). Vista apical (micropilar) del fruto (flecha rosada), en la que se observa la unión de los carpelos (flecha blanca). Vista lateral del fruto, en la que se observa la ubicación de los poros de germinación por debajo de la línea ecuatorial (línea blanca). Escalas = 10 mm.

En los moldes externos de los frutos (Figura 7A-C) y en calcos en silicona (Figura 7D-F) se pueden apreciar algunos de los rasgos morfológicos externos observados en las petrificaciones. Esto incluye las suturas de los carpelos, los poros de germinación en posición basal, haces vasculares en la chalaza y detalles de la superficie microperforada del endocarpo. Mediante la confección de moldes de silicona es posible apreciar esta ornamentación con mayor precisión (Figura 7D-F).

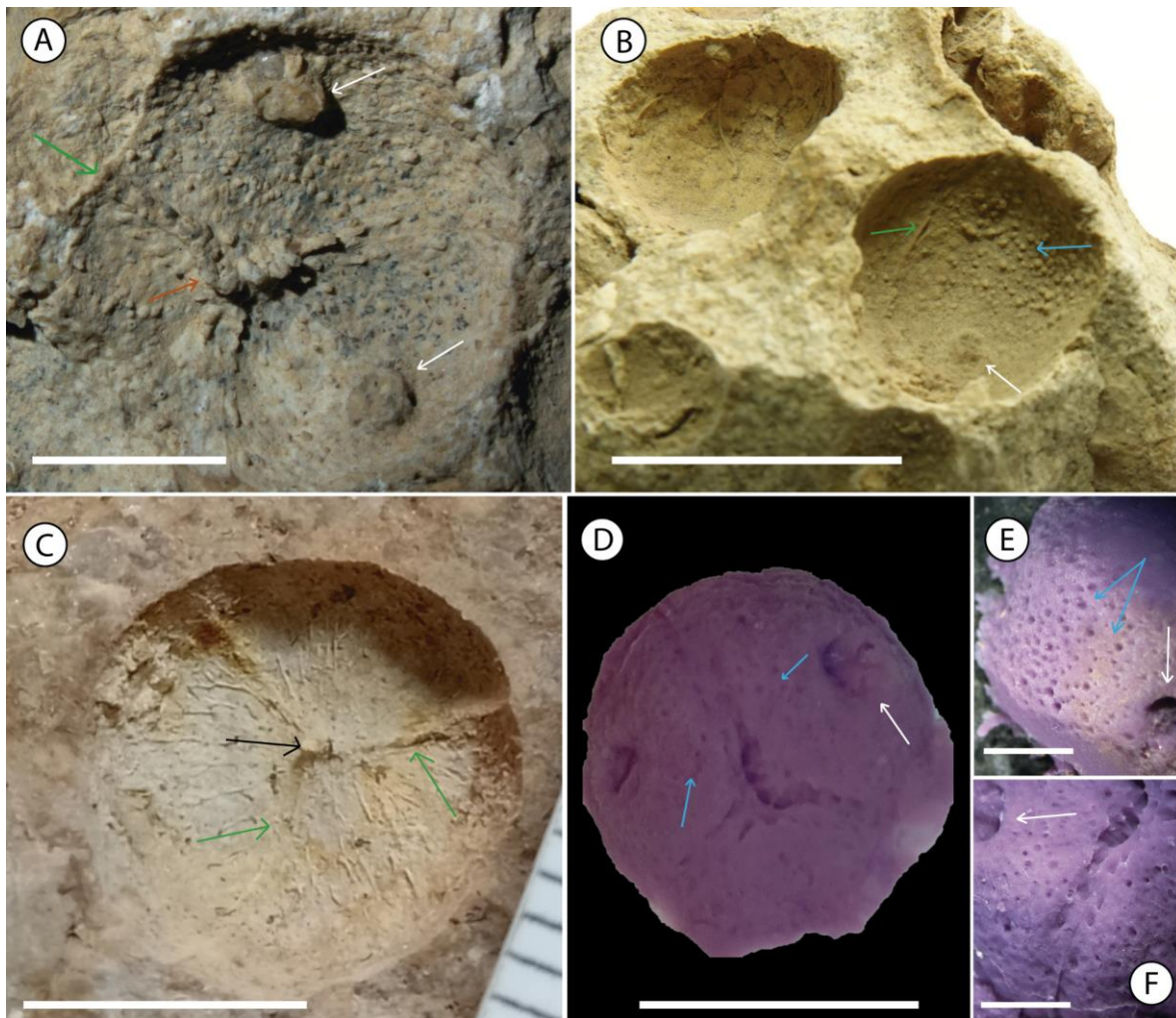


Figura 7. Frutos de *Palmocarpus* sp. **A, B.** (A, LM-MPCN-PB-23; B, LM-MPCN-PB-22) molde externo de la parte basal del fruto en el que se observan los poros germinativos (flechas blancas), surcos de los carpelos (flecha verde) y chalaza con haces de cordones vascularizados (flecha roja). También se observan (en relieve

positivo) abundantes microperforaciones en la superficie del carpelo (flecha celeste). **C.** (LM-MPCN-PB-23) molde externo de la parte apical (polo micropilar) en el que se observan fibras dispuestas en forma paralela/longitudinal, que irradian del centro de unión de los surcos intercarpelares. **D.** (LM-MPCN-PB-23) molde de silicona (PANASIL Initial Contact X-light) de la parte basal del fruto donde se observa la superficie microperforada (flechas celestes), surcos intercarpelares y poros germinativos (flechas blancas). **E, F.** (LM-MPCN-PB-22) molde de Silicona mostrando el detalle de las microperforaciones en la superficie del carpelo. Escalas A-D= 10 mm; E-F=5 mm.

Algunas muestras permineralizadas cuentan con cortes pulidos y fracturas naturales, en los cuales se pueden observar algunos rasgos de la morfología y anatomía interna de los frutos (pyrenes). Hasta el momento se han reconocido frutos con una única semilla desarrollada (pseudomonómeros, Figura 8A) o dos (Figura 8C). El grosor del endocarpo no es homogéneo, variando entre aproximadamente 3 y 4 mm de espesor (Figura 8A-C). Asimismo, el endocarpo produce una o más invaginaciones o intrusiones formando una serie de lóbulos redondeados hacia el interior de la cavidad o lóculo, causando que éstas, y la/las semillas que contienen adquieran una forma irregular. Estas intrusiones se producen sobre toda la superficie interior del endocarpo pudiendo observarse tanto en cortes transversales como longitudinales del fruto (Figura 8A-C) así como en la superficie de los moldes de semillas (Figura 11).

En los frutos con dos semillas, éstas se encuentran separadas por un septo de grosor similar o algo menor al del resto del endocarpo. En los septos se observan cordones vasculares aparentemente dispuestos en dos hileras a lo largo de los mismos (Figura 8A-C). Estos cordones vasculares son aparentemente más escasos en la pared externa del endocarpo.

En la parte más interna del endocarpo de algunos frutos permineralizados, se observan haces vasculares simples y ramificados rodeando el lóculo y en estrecho contacto con el mismo, así como parte de la cubierta seminal (Figura 9A,B). El endocarpo se encuentra formado por esclereidas isodiamétricas ligeramente alargadas, aparentemente dispuestas en distintas orientaciones (Figura 9C,D). La zona más interna del endocarpo consiste en una capa uniseriada de células columnares y perpendiculares a la superficie del fruto, que forman lo que algunos autores denominan epidermis locular (*e.g.*, Essig, 1977; Figura 9D). La cubierta seminal (testa) aparenta no ser homogénea, sino que presenta 2 o 3 capas diferentes (Figura 9B,D).

En algunos frutos permineralizados con una única semilla desarrollada (pseudomoómeros) es posible observar detalles anatómicos de poros de germinación asociados a lóculos abortados/colapsados (Figura 10A).

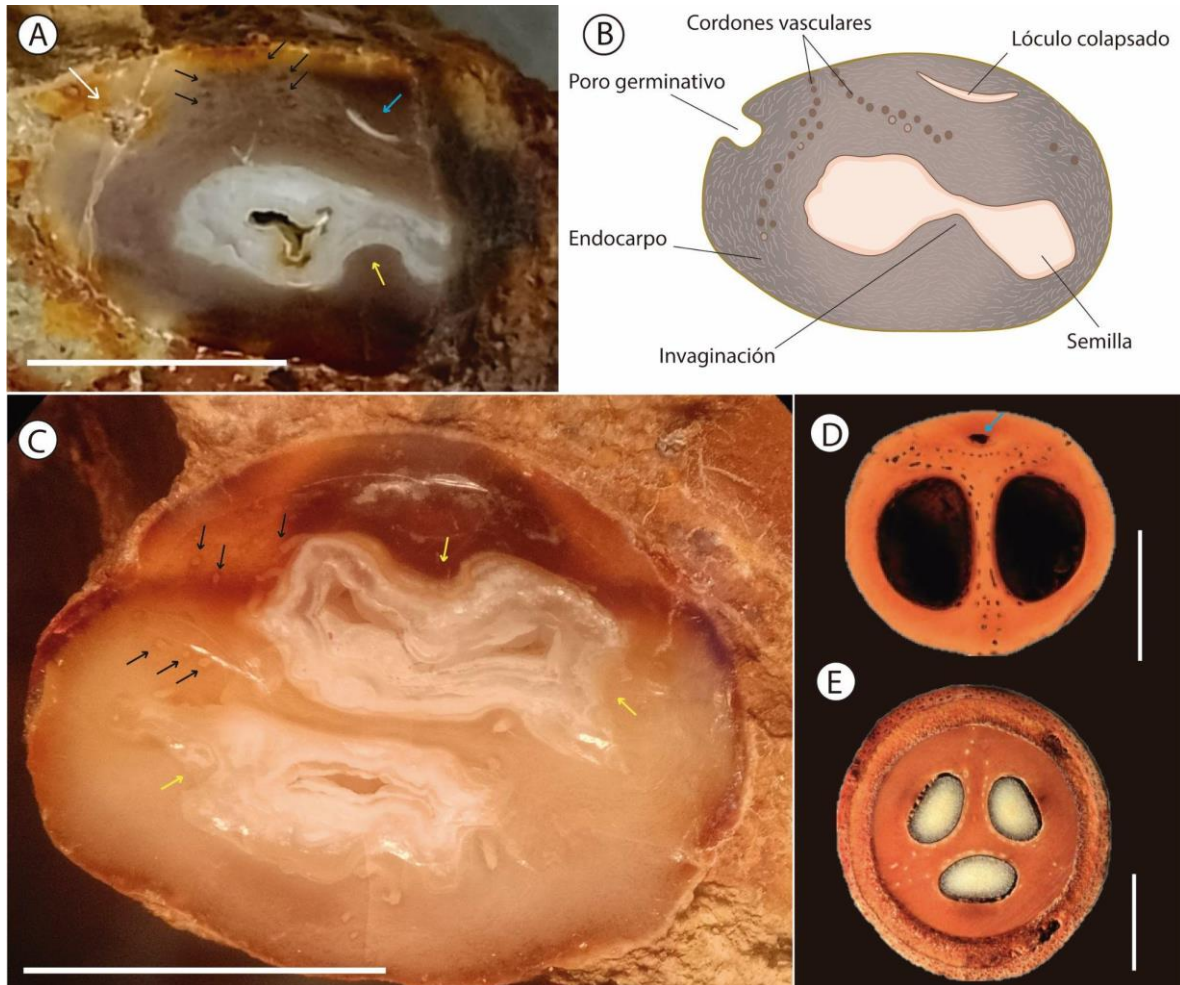


Figura 8. A-C Cortes pulidos de frutos de *Palmocarpon* sp. **A.** Espécimen LM-MPCN-PB-13, fruto con una única semilla desarrollada, en el que se observa un grueso endocarpo (capa con coloración amarronada), presentando una característica invaginación (flecha amarilla) y el desarrollo de haces vasculares (flechas negras). También se observa un posible lóculo colapsado/abortado (flecha celeste). **B.** Dibujo esquemático del fruto ilustrado en A. **C.** Espécimen LM-MPCN-PB-28, fruto con dos semillas (flechas amarillas) separadas por un septo. Se observan hileras de haces vasculares (flechas negras) e invaginaciones del endocarpo (flechas amarillas). **D, E.** Cortes transversales de frutos de la especie actual *Attalea maripa* (Cocoseae, Attaleinae) tomado de Manchester et al. (2016). **D,** pyrene mostrando dos semillas bien desarrolladas y un lóculo colapsado. **E,** fruto completo (preservando el pericarpio) con tres semillas desarrolladas y haces vasculares alineados. Escalas A y C= 10 mm; D-E=10 mm.

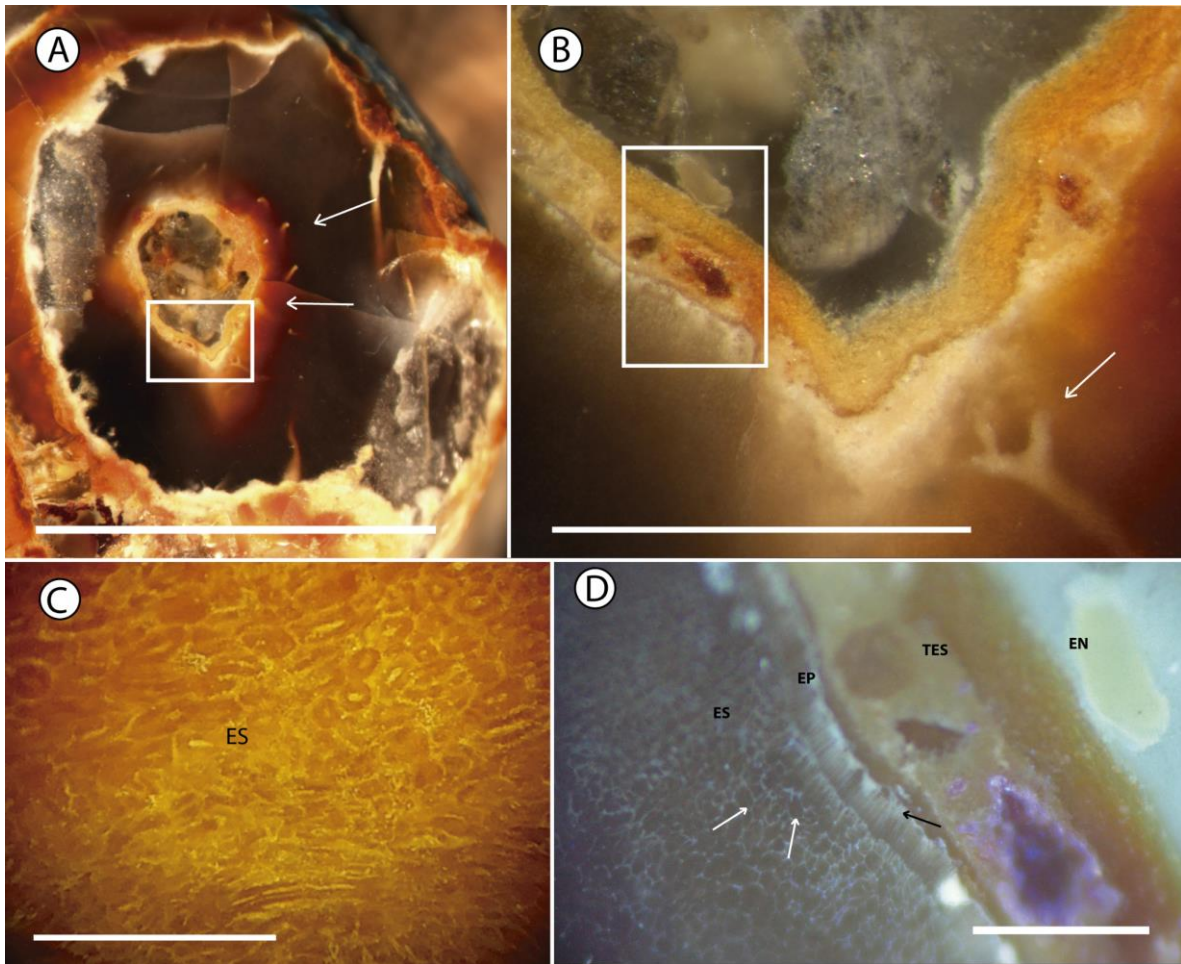


Figura 9. A-D. Espécimen LM-MPCN-PB-10. Corte pulido de un fruto de *Palmocarpon* sp. con una única semilla desarrollada. **A.** Vista general del pyrene en el que se observa un grueso endocarpo atravesado longitudinalmente por haces vasculares (flechas blancas) rodeando a la semilla. El rectángulo blanco indica la zona detallada en B. **B.** Detalle de A en el que se observa parte del endocarpo, un haz vascular ramificado (flecha blanca) y parte de la cubierta seminal. El rectángulo blanco indica la zona detallada en D. **C.** Vista al microscopio de las esclereidas que conforman el endocarpo. **D.** Detalle de B en el que se observan los distintos tejidos desde el endocarpo (flecha blanca, esclereidas; flecha negra, células columnares) hacia el endosperma. **Abreviaturas:** ES= Esclereidas isodiamétricas; EP= Epidermis locular; TES= Testa (cubierta seminal); EN= Endosperma. Escalas. A= 10 mm; B=2 mm; C=150 μ m; D=200 μ m.

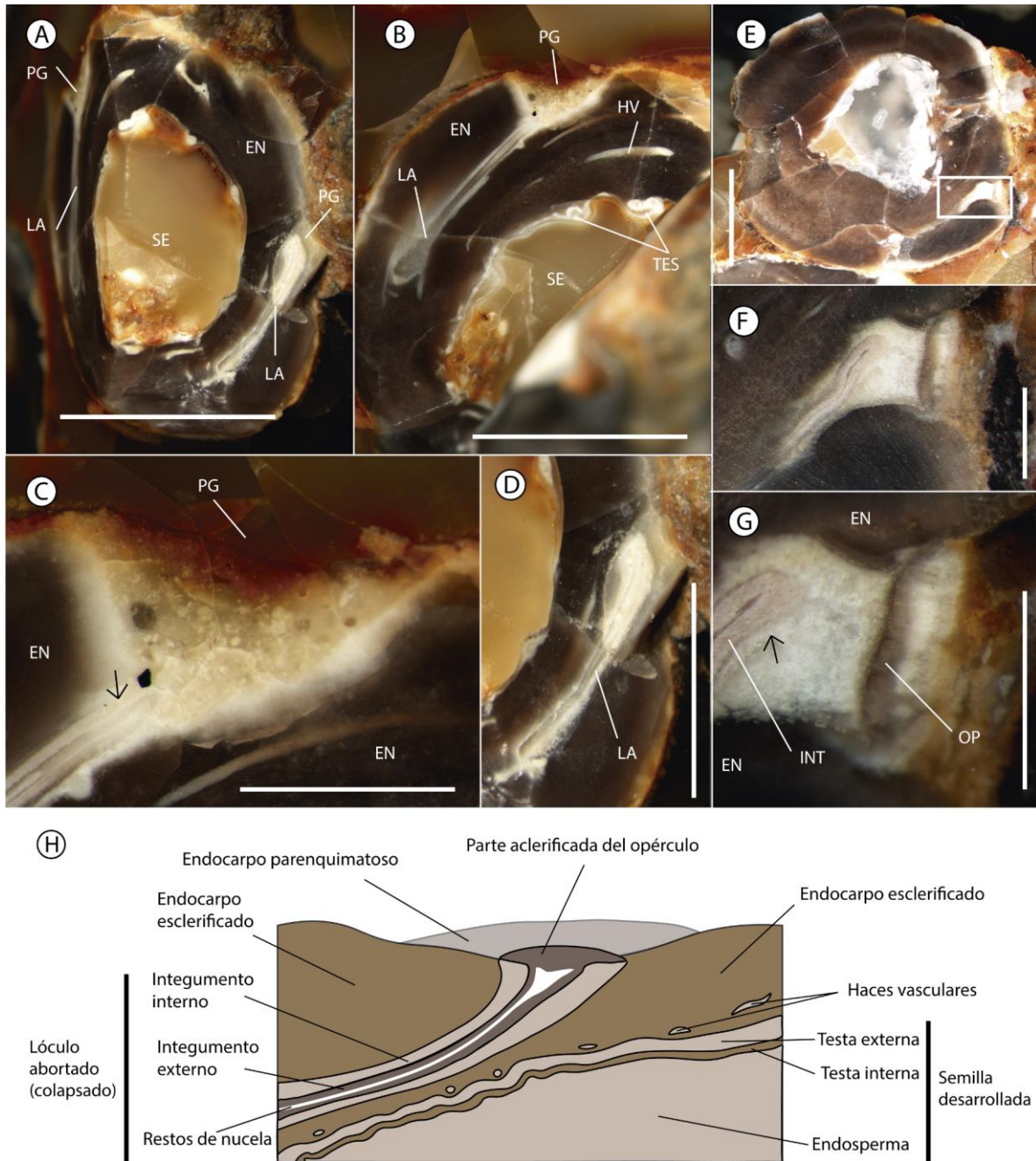


Figura 10. A-G. Frutos (pyrenes) de *Palmocarpon* sp. A-D. Espécimen LM-MPCN-PB-10a, corte longitudinal pulido y fractura natural de fruto (pyrene) con una semilla desarrollada y dos lóculos abortados C-D. Detalle de lóculos abortados en contacto con el poro de germinación. E-G. Espécimen LM-MPCN-PB-10b, corte longitudinal de fruto con al menos una semilla desarrollada en el que se observa además un lóculo abortado E. Corte longitudinal de Pyrene, con recuadro indicativo de detalles en F y G. F,G. Detalle del lóculo abortado en el que se observa el integumento, posibles restos de nucela y el poro germinativo asociado. H. dibujo esquemático de la pared de un pyrene con el desarrollo de una semilla y un lóculo abortado asociado a un poro (tomado y modificado de Smit, 1970). Abreviaturas. EN (endocarpo); HV (Haz Vascular); INT (Integumento);

LA (Lóculo Abortado); OP (Opérculo); PG (Poro Germinación); S (Semillas); TE (Testa). Escalas: A-B y E=5 mm; C-D y F-G= 1 mm.

Las semillas, en parte preservadas como moldes internos, miden aproximadamente 10 mm (Figura 11A,B). Tanto su tamaño como su forma están, en parte, determinados por el número de semillas desarrolladas dentro del fruto y el mayor o menor desarrollo de invaginaciones del endocarpo. Las semillas están compuestas por un endosperma homogéneo, esto es, sin intrusiones o invaginaciones de la testa hacia el interior del mismo (Figuras 8A,C). No obstante, se observan deformaciones de la superficie de la semilla (incluyendo la testa y el endosperma en su interior) en parte causadas por las invaginaciones del endocarpo. En semillas preservadas como moldes aislados (Figura 11A,B) se pueden observar diferentes rasgos en su superficie: como su vascularización (rafe) ramificada y anastomosada; así como también el poro de germinación (Figura 11A). Además, se puede observar el hundimiento en su superficie a modo de un grueso canal o surco, producido por una de las invaginaciones del endocarpo (Figura 11A,B).

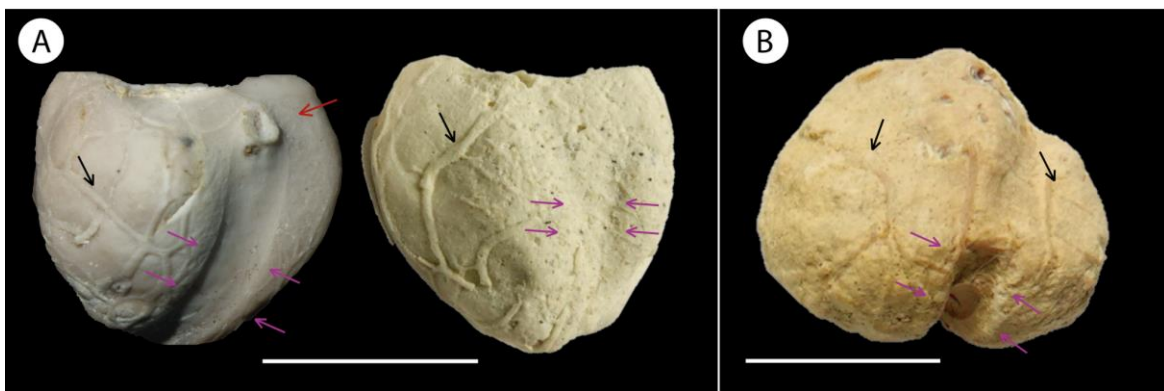


Figura 11. Moldes internos de semillas de *Palmocarpus* sp. **A.** Espécimen LM-MPCN-PB-19a, semilla con marcas de la vascularización (rafe) ramificada (flecha negra), poro germinativo (flecha roja) y un ancho surco producido por una invaginación de la pared del endocarpo (entre flecha rosa). **B.** Espécimen LM-MPCN-PB-19b, molde de la semilla con el rafe ramificado (flecha negra) y marca de la invaginación por plegamiento del endocarpo (flecha rosa). Escala= 5 mm

En la microtomografía de rayos X (micro CT), realizada en el fruto fósil MAPBAR-8706 (Figura 6D), se puede observar un poro de germinación y el desarrollo de un canal que atraviesa el endocarpo hasta el lóculo con la semilla (Figura 12A). Otros rasgos que se pueden

interpretar en distintos cortes sucesivos (micro CT) incluyen la invaginación del endocarpo que ocurre en forma repetitiva (más de una por lóculo) pero no densa; la presencia de varios haces vasculares o fibrovasculares ramificados en el endocarpo rodeando el lóculo (Figura 12B) y el desarrollo de dos semillas y el septo que las separa (Figura 12C).

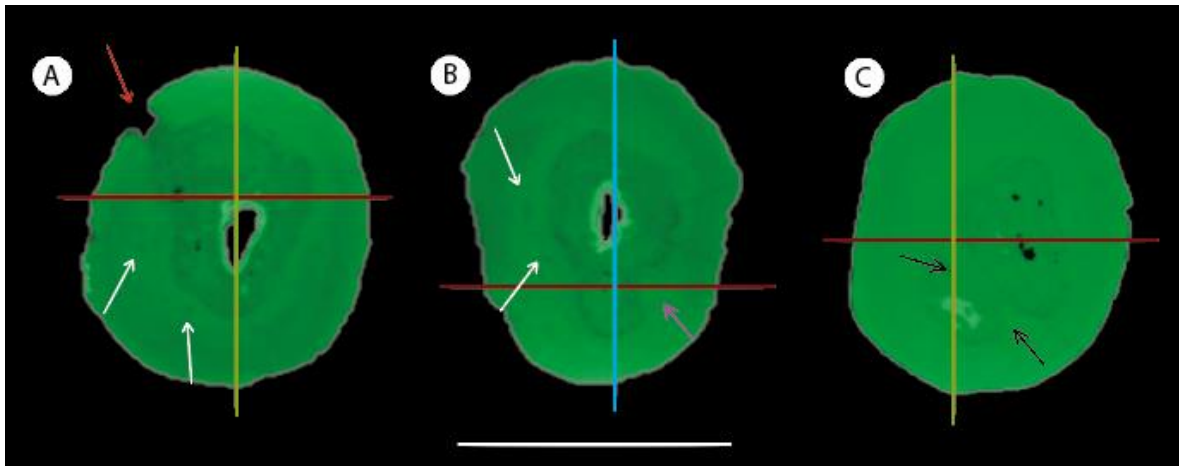


Figura. 12. Microtomografía de rayos X de un fruto (pyrene) de *Palmocarpon* sp. (MAPBAR 8706). **A.** vista de un corte transversal cerca de la base del fruto, poro germinativo (flecha naranja), y una única semilla y haces vasculares rodeando a la semilla (flechas blancas). **B.** Vista de un corte longitudinal, con registro de vascularización (flechas blancas), invaginación del endocarpo (flecha rosa). **C.** Vista de un corte transversal en la parte apical del pyrene, mostrando dos cavidades (lóculos) separadas por un septo (flechas negras). Escala = 10 mm.

CAPÍTULO V

Discusión

5.1. Afinidad botánica

La morfología y las características anatómicas de *Palmocarpon* sp., es consistente con un pyrene -derivado de un fruto drupáceo- con un endocarpo leñoso tricarpelar, con tres lóculos (de los cuales uno o dos lóculos se encuentran desarrollados), una semilla por lóculo y la presencia de tres poros germinativos circulares. Estos rasgos permiten asignarlo a la tribu Cocoseae (Arecoideae, Arecaceae; Dransfield et al., 2008).

Cocoseae es una de las 14 tribus de la subfamilia Arecoideae (Fam. Arecaceae), e incluye en la actualidad aproximadamente 17 géneros agrupados en tres subtribus: Bactridinae, Elaeidinae y Attaleinae, siendo sucesivos grupos hermanos (Fig. 13; Dransfield et al., 2008; Meerow et al., 2015). Las estimaciones por medio de relojes moleculares sugieren que la divergencia entre el clado Bactridinae–Elaeidinae y Attaleinae (Figura 13) tuvo lugar en el Paleoceno o el Eoceno temprano (Gunn 2004, Savolainen et al. 2006; Dransfield et al., 2008). Las palmeras cocosoides actuales presentan frutos con endocarpos gruesos, con tres poros de germinación circulares.

La posición relativa de dichos poros germinativos es un rasgo que permite distinguir entre clados y subtribus dentro de las Cocoseae (Dransfield et al., 2008; Matsunaga y Smith, 2021). El clado conformado por las subtribus Bactridinae y Elaeidinae desarrolla frutos con poros ubicados en posición media del pyrene (equidistantes de los polos micropilar y chalazar) o próximos al polo micropilar (=subapical, *sensu* Matsunaga y Smith, 2021); en tanto los taxones incluidos en la subtribu Attaleinae desarrollan pyrenes con poros dispuestos sobre la línea media o próximos al polo chalazar ya sea en posición subbasal (*i.e.*, ocurriendo en el tercio inferior *sensu* Matsunaga y Smith, 2021) o directamente basal (Matsunaga y Smith, 2021; Dransfield et al., 2008).

Los poros germinativos en *Palmocarpon* sp. de la Formación Chichinales se desarrollan claramente en el tercio ínfero del endocarpo (próximos al polo chalazar). Esto permite interpretar su asignación sistemática dentro de la subtribu Attaleinae (Dransfield, 2008; Matsunaga, 2019; Matsunaga y Smith, 2021).

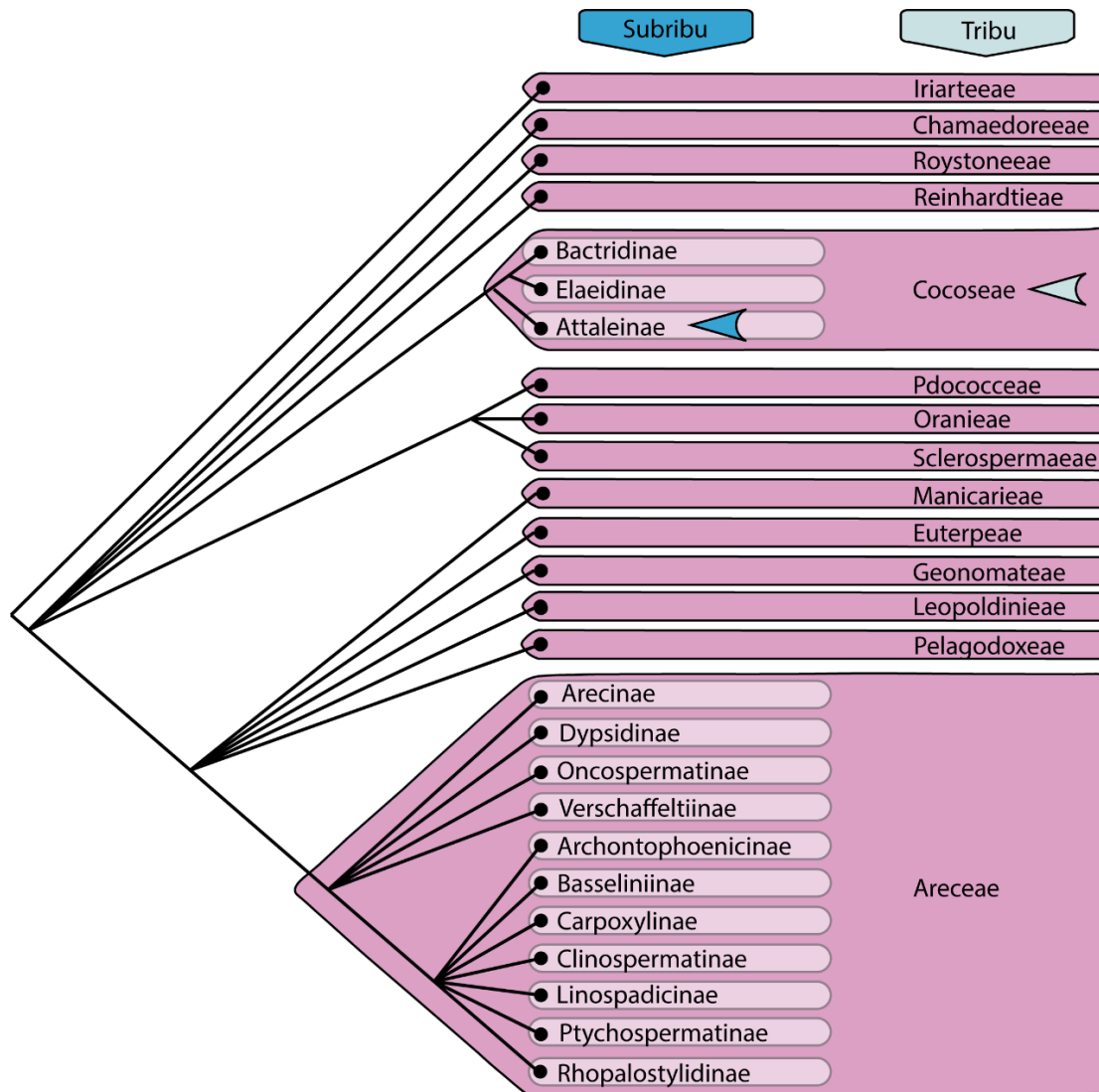


Figura. 13. Relaciones de parentesco entre tribus y subtribus de Arecoideae según se desprende de diferentes análisis filogenéticos (tomado y modificado de Dransfield et al., 2008). Las cabezas de flechas blanca y celeste indican la afinidad botánica de *Palmocarpon sp.* de la Formación Chichinales con la tribu Cocoseae y la subtribu Attaleinae.

5.2. Comparación con frutos de palmeras actuales de la subtribu Attaleinae

Attaleinae incluye en la actualidad 11 géneros de distribución subtropical, 8 de los cuales se encuentran presentes en Sudamérica (*Allagoptera*, *Attalea*, *Butia*, *Cocos*, *Lytocarium*, *Jubaea*, *Parajubaea* y *Syagrus*), uno en Sudáfrica (*Jubaeopsis*) y dos géneros en Madagascar (*Beccariophoenix* y *Voanioala*) (Dransfield et al., 2008).

Aunque hay consenso en el reconocimiento de Attaleinae como una de las tres subtribus de Coccoseae, dependiendo de la metodología analítica empleada surgen algunas diferencias en el número de géneros reconocidos (e.g. *Syagrus* y *Lytocaryum* como entidades diferentes o como un único género *Syagrus*) como así también en las relaciones filogenéticas entre géneros (Meerow et al., 2015).

Se realiza a continuación un análisis comparativo de algunos rasgos morfoanatómicos reconocidos en *Palmocarpon* sp. de la formación Chichinales y en frutos actuales de Attaleinae. Para ello, se tomó como base ciertos caracteres (y estados de caracteres) de pyrenes de Attaleinae analizados por Noblick et al. (2013), así como también de observaciones realizadas en otros estudios previos (e.g., Soares et al., 2014; Manchester et al., 2016; Noblick, 2017; Matsunaga y Smith, 2021; Mandón y Campagna, 2023, entre otros). A su vez, se realizaron observaciones personales sobre frutos colectados de las 3 especies actuales de Attaleinae que presentan límites de distribución más austral en Sudamérica: *Butia yatay* (Mart.) Becc., llamada vernáculamente yatay, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, conocido como pindó y la especie monotípica de distribución restringida *Jubaea chilensis* (Molina) Baill., llamada palma chilena. Entre los frutos (pyrenes) estudiados de *Palmocarpon* sp., se observan numerosas características morfológicas que pueden identificarse en distintos frutos de palmeras actuales, especialmente en formas sudamericanas de la subtribu Attaleinae.

Tal como se mencionó previamente, *Palmocarpon* sp. consiste en pyrenes esféricos a subesféricos (Figura 14A,B), de pequeño tamaño (entre 15 y 20 mm de diámetro ecuatorial, 15 y 26 mm de longitud o diámetro polar y una relación L:W de entre ~1,0 y 1,3). Frutos con pyrenes esféricos a subesféricos (L:W 0,8-1,0) son producidos por *J. chilensis* (Figura 14C,D), pero también por algunas especies de otros géneros de Attaleinae (e.g., *Butia eriospatha*, *B. odorata*, *Syagrus glaucescens*, entre algunos otros). No obstante, pareciera haber cierta variabilidad morfológica respecto a la relación L:W en algunas especies actuales de Attaleinae (e.g., *S. romanzoffiana*, Figura 14; *B. capitata*). Un rasgo que parece distinguir a las tres especies más australes sudamericanas de Attaleinae es la posición del ancho máximo de los pyrenes: próximo a la zona media en *J. chilensis* (pyrene de forma esferoide), próximo al extremo micropilar en *S. romanzoffiana* (pyrene de forma obovoide) y próximo

a la zona distal en *B. yatay* (pyrene de forma ovoide; Figura 14J-K). En este sentido, *Palmocarpon* sp. se asemeja más a *J. chilensis* y a las formas más esféricas de *S. romanzoffiana* (Figura 14G,H). Si bien el ancho máximo en *Palmocarpon* sp. se encuentra próximo a la zona media, equidistante entre ambos polos, el polo micropilar es redondeado (Figura 6B) o con su extremo distal algo deprimido (Figura 6A) y su polo chalazar es algo más agudo (Figura 6A,B,D), rasgos que nuevamente lo asemejan a las formas más esféricas de *S. romanzoffiana*. De igual modo algunos especímenes de *Palmocarpon* sp. pueden aparecer algo deformados.

Palmocarpon sp. presenta tres poros de germinación circulares (de aproximadamente 1 mm de diámetro) ubicados a mitad de distancia entre la zona media (ecuatorial) y el polo chalazar (subbasal *sensu* Matsunaga y Smith, 2021), obturados por un opérculo levemente hundido respecto a la superficie del endocarpo (Figura 6). La ubicación relativa de los poros de germinación y el desarrollo de un opérculo obturándolo, son rasgos compartidos por muchas especies de Attaleinae, incluyendo *B. yatay* y *J. chilensis* (en *S. romanzoffiana* se disponen algo más próximos al polo chalazar). Contrariamente, los poros con su opérculo levemente hundido, es una característica presente en *S. romanzoffiana* (en *B. yatay* y *J. chilensis* los poros se encuentran casi superficiales).

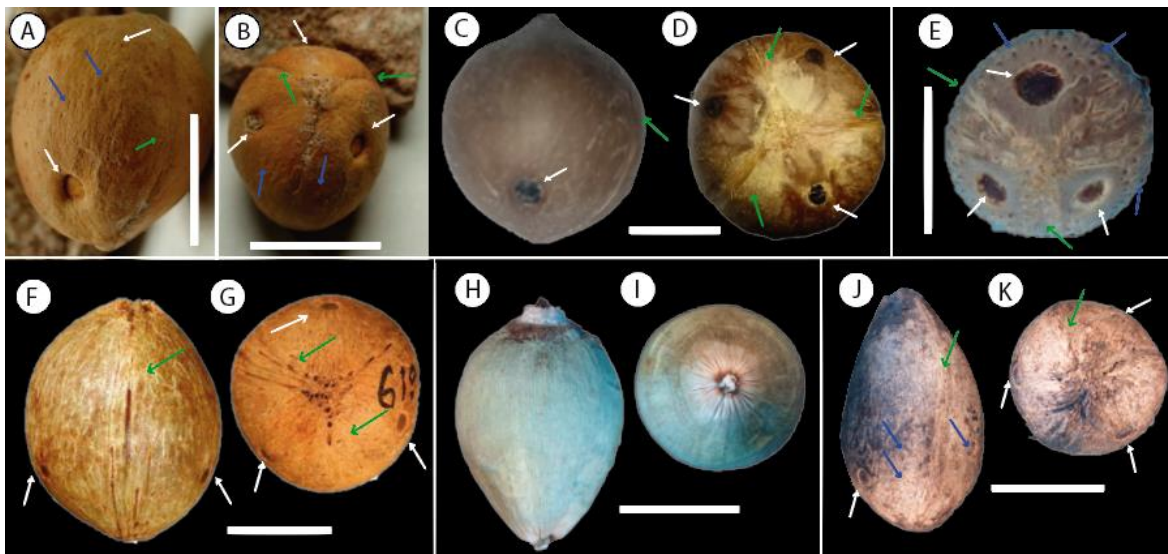


Figura 14. A,B Especímen *Palmocarpon* sp. (LM-MPCN-PB-02). A. Vista lateral, en la que se observa la ubicación de los poros de germinación por debajo de la línea ecuatorial, las microperforaciones en la superficie del endocarpo, las suturas intercarpelares. B. Vista basal. C,D. Pyrene de *Jubaea chilensis*, C. Vista lateral, en

la que se observa la ubicación de los poros de germinación por debajo de la línea ecuatorial, y las suturas entre los carpelos. Notar la superficie lisa del endocarpo. **D.** Vista chalazar. **E.** Pyrene de *Syagrus caerulescens*, vista chalazar, con marcadas a modo de microperforaciones en la superficie del endocarpo, suturas intercarpelares y poros de germinación (tomado de Noblick, 2017). **F,G.** Pyrene de *Butia eriospatha* en vista lateral (**F**) y chalazar (**G**). Suturas intercarpelares poco distinguibles y poros de germinación (tomado de Manchester et al., 2016). **H,I.** Fruto de *Syagrus romanzoffiana*, en vista lateral (**H**) y chalazar (**I**) en las que se observa un exocarpo relativamente liso. **J,K.** Pyrene de *Butia yatay*. **J**, vista lateral, se observa microperforaciones, la sutura intercarpelar y un poro de germinación en la parte basal. **K.** Vista chalazar, con 3 poros de germinación. Flecha azul= microperforaciones. Flecha blanca= poros de germinación. Flecha verde= suturas entre los carpelos. Escala= 10 mm.

En la superficie exterior del endocarpo de *Palmocarpon* sp. se observan microperforaciones más o menos uniformemente distribuidas y surcos cortos longitudinales (Figura 14A,B). Este tipo de textura se puede observar en *B. yatay* (Figura 14J-K) y algunas especies de *Syagrus* (e.g., *S. caerulescens*, Figura 14E; *S. vernicularis*). *Juabea chilensis* por su parte, presenta una superficie externa lisa o casi lisa al igual que en *Syagrus romanzoffiana* (Figura 14C,D,H,I).

Las suturas de la unión de los carpelos son visibles en la superficie de los pyrenes en *Palmocarpon* sp. Pueden consistir en un surco poco profundo que recorre el pyrene longitudinalmente o bien en un surco en el que se desarrolla una cresta apenas elevada, tal como ocurre en *B. yatay* (Figura 14J,K). Por el contrario, en *J. chilensis* los límites entre los carpelos (suturas) se identifican mayormente como un leve cambio de coloración de la superficie del endocarpo con un surco poco profundo (Figura 14C,D). En *Syagrus romanzoffiana* (Figura 14H,I) y *S. caerulescens* (Figura 14E) la sutura intercarpelar es casi indistinguible del resto de la superficie del endocarpo (Noblick et al., 2013; Noblick, 2017).

El grosor de la pared del endocarpo en *Palmocarpon* sp. oscila en un rango de ~3 y 4 mm, similar al observado en varias especies de Attaleinae, incluyendo *B. yatay*, *J. chilensis* y *S. romanzoffiana* (Tabla II). En cortes transversales o longitudinales de *Palmocarpon* sp. se puede observar uno de los rasgos más distintivos de estos pyrenes como es el desarrollo de intrusiones o invaginaciones hacia el interior del lóculo producidas por engrosamientos de la pared del endocarpo (Figuras 8A-C, 15A-C). Estas invaginaciones generan lóbulos irregulares y de distinta profundidad que deforman la cavidad locular y, en consecuencia, a la semilla que pudiera desarrollarse en su interior. Solo dos especies actuales de Attaleinae

presentan estas invaginaciones de la pared del endocarpo: la especie sudamericana *Syagrus romanzoffiana* (Figura 15D,E; Noblick, 2017; Mandón y Campagna, 2023) y *Voanioala gerardii* (especie monotípica endémica de Madagascar; Dransfield et al., 2008). La forma de estas invaginaciones en *S. romanzoffiana*, formando lóbulos con extremos más o menos redondeados, es muy similar a las que se observan en *Palmocarpon* sp. Por el contrario, parecería que las intrusiones son más numerosas e irregulares en *V. gerardii* que las observadas en *S. romanzoffiana* y en *Palmocarpon* sp.. Noblick et al. (2013) mencionan que las semillas de *Attalea phaleratta* presentan una forma irregular moldeada por invaginaciones del endocarpo, sin embargo, este rasgo no se ha observado en los cortes de frutos de esta especie (Figura 15F) ni en los ilustrados por Barros y Pires (2021). Cabe destacar, que, si bien la formación de estos lóbulos hacia el interior del lóculo es un rasgo infrecuente en especies actuales de Attaleinae, puede reconocerse, con sus características particulares, en especies de otras tribus de Arecoideae (e.g., *Ptychococcus* spp. subtribu Areceae, Essig, 1977; Zona, 2003, 2005), e incluso en otras subfamilias de palmeras (e.g., *Eugeissona insignis*, *E. utilis*, *E. minor*, subfamilia Calamoideae; *Bismarckia nobilis*, *Borassus flabellifer*, *Borasodendron machadonis*, subfamilia Coryphoideae; *Nypa fruticans*, subfamilia Nypoideae) (Romanov et al., 2011; Bobrov et al., 2012a,b; Bobrov y Romanov, 2019).

Especie	Grosor de la pared del endocarpo
<i>Palmocarpon</i> sp.	3-4 mm
<i>Butia yatay</i>	3 mm
<i>Jubaea chilensis</i>	2-3 mm
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	3-5 mm

Tabla II. Medidas del grosor de la pared del endocarpo.

Los pyrenes de *Palmocarpon* sp. se destacan por tener una o dos semillas desarrolladas (Figuras 8A,C, 12A-C) y el/los lóculos restantes colapsados (abortados). El desarrollo de frutos pseudomonómeros (conteniendo solo una semilla, pero originados de un ovario tricarpelar sincárpico) son relativamente comunes en palmeras (Uhl y Moore, 1971; Orozco-Segovia et al., 2003; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Ventura et al., 2022), en lo

que pareciera ser un carácter ancestral para el grupo (Orozco-Segovia et al., 2003 y citas allí mencionadas). El desarrollo de lóculos colapsados (vestigiales *sensu* Matsunaga y Smith, 2021) dentro del endocarpo es un rasgo observado no solo en Attaleinae, sino también ampliamente presente en Cocoseae (Matsunaga y Smith, 2021).

El número de semillas en frutos de especies actuales de Attaleinae es variable (Noblick et al., 2013) aunque es usual el desarrollo de frutos con solo una o dos semillas. En *S. romanzoffiana* y *J. chilensis* normalmente desarrollan frutos pseudomonómicos (Figura 15D,E,G), en tanto que *B. yatay* produce usualmente frutos con dos semillas aunque también con sólo una (Figura 15H; Guzmán et al., 2017; Noblick, 2017; Mandón y Campagna, 2023). Frutos pseudomonómicos son producidos también por muchas especies de *Syagrus* y por *Attalea maripa* (Figura 15I), aunque esta última especie puede producir también frutos con 2 o 3 semillas (Passos et al., 2014; Noblick, 2017). Frutos con 2 semillas son usuales en *Butia eriospatha* y *B. capitata*, aunque esta especie puede producir también frutos con 3 semillas (Figura 15J). También se conocen entre las palmeras la poliembrionía –varios embriones rodeados por el mismo endocarpo– y la producción partenocárpica de semillas. Algunas especies como *Attalea phalerata*, producen una sola semilla por fruto o frutos con múltiples semillas con un número variable de semillas entre frutos (Orozco-Segovia et al., 2003; Barros y Pires, 2021).

En *Palmocarpon* sp., el endosperma es de apariencia homogénea, esto es sin proyecciones o invaginaciones de la testa (cubierta seminal) radiando hacia el interior del endosperma e instruyéndolo. Ambos tipos de endosperma, homogéneo (Figura 15A-C) y ruminado (Figura 15K-L), se desarrollan en especies actuales de Attaleinae (Noblick, 2017; Noblick et al., 2013). Tanto *Butia yatay*, como *S. romanzoffiana* y *J. chilensis* producen endosperma homogéneo (Figura 15D-H), al igual que *Palmocarpon* sp. Cabe mencionar que las invaginaciones del endocarpo y de la testa son independientes una de otra y pueden presentarse en forma combinada. Por ejemplo, *Syagrus romanzoffiana* presenta un endocarpo lobado (con invaginaciones) y endosperma homogéneo; en tanto que *Ptychococcus* (subfamilia Arecoideae, tribu Areceae) el endocarpo es lobado y el endosperma puede ser homogéneo o ruminado (Zona, 2003, 2005).

Algunas especies actuales de Attaleinae producen semillas cuyo endosperma presenta una gran cavidad central (Noblick et al., 2013). Esta cavidad central se observa en semillas

de *J. chilensis* (Figura 15G), contrariamente a lo señalado para esta especie por Noblick et al. (2013), en tanto está ausente en semillas *S. romanzoffiana* (Figura 15D,E) y *B. yatay* (Figura 15H). Sin embargo, este no es un rasgo que por el momento pueda identificarse con claridad en *Palmocarpon* sp.. Probablemente realizando un mayor número de cortes en ejemplares con endosperma preservado, pueda obtenerse mayor información.

En moldes internos de semillas de *Palmocarpon* sp. se observa el desarrollo de un rafe prominente, ramificado y anastomosado (Figura 11), el cual consiste en un rasgo común de muchas semillas de palmeras (Dransfield et al., 2008) y en particular de Attaleinae, con excepción, al menos, de la especie *Jubaea chilensis* (Matsunaga y Smith, 2021).

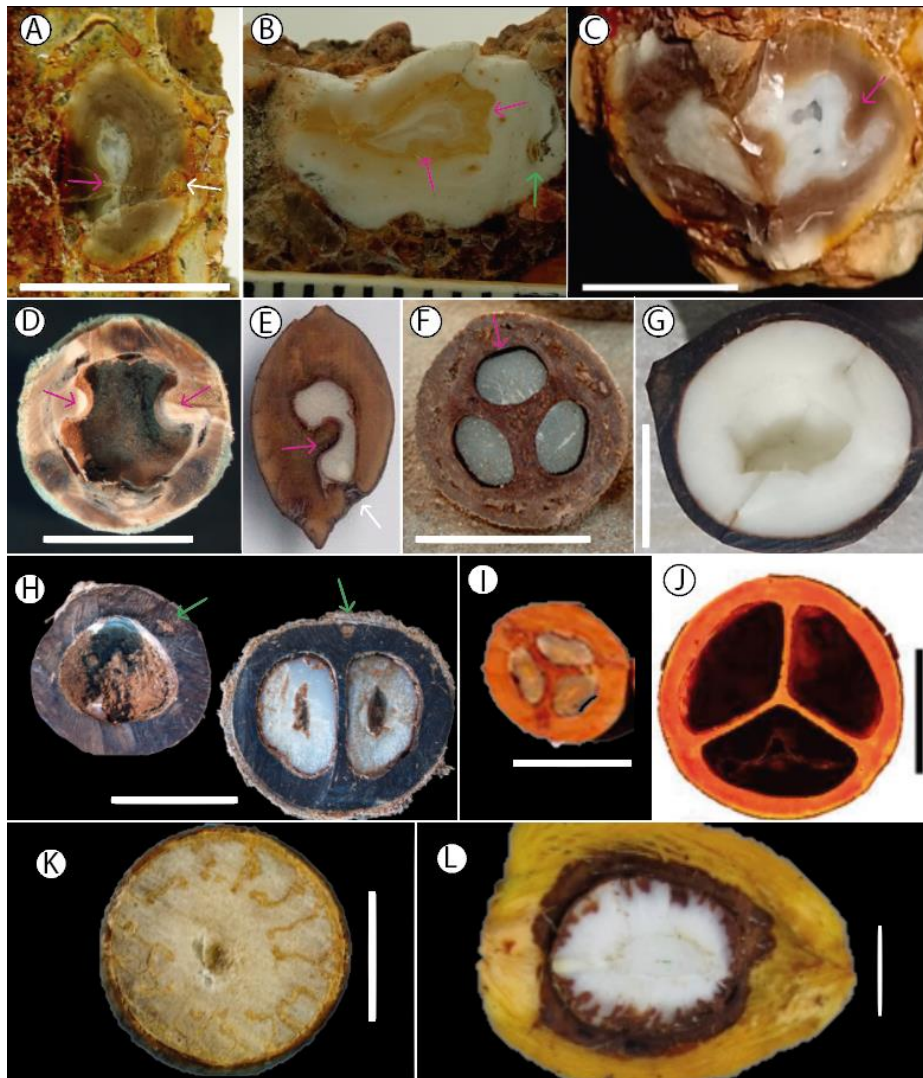


Figura 15. A-C. *Palmocarpon* sp., secciones en distintos planos de corte. A. Espécimen LM-MPCN-PB-13, mostrando poro de germinación (flecha blanca) e invaginación del endocarpo (flecha rosa). B. Espécimen LM-

MPCN-PB-25 con una única semilla e invaginaciones del endocarpo (flechas rosas) y lóculo abortado (flecha verde), **C.** Espécimen LM-MPCN-PB-13 con dos semillas separadas por un septo, la flecha rosa indica una de las invaginaciones del endocarpo, **D-E.** Fruto de *Syagrus romanzoffiana*, en corte transversal (**D**) y longitudinal (**E**) mostrando las invaginaciones del endocarpo (flecha rosa) y un poro de germinación (flecha blanca) (imagen **E** tomada de <https://palmasenresistencia.com/articulos/syagrus-romanzoffiana/>) **F.** Fruto de *Attalea phalerata* en corte transversal con tres semillas (tomado de Barros y Pires, 2021) **G.** Pyrene de *Jubaea chilensis*, cuya única semilla presenta un endosperma con una gran cavidad central **H.** Frutos de *Butia yatay* en corte transversal con una y dos semillas y lóculos abortados (flecha verde). **I.** Fruto de *Attalea maripa* con tres semillas en corte transversal (tomado de Passos et al., 2014). **J.** Fruto de *Butia capitata* con tres semillas en corte transversal (tomado de Manchester et al., 2016). **K-L.** Frutos monospermicos de *Syagrus hoenhei* (**K**) y *Syagrus amara* (**L**) cuya única semilla presenta un endosperma ruminado (tomado de Noblick, 2017). Escala= 10 mm.

La distribución de los haces vasculares en el endocarpo, y en el/los septos en frutos con más de una semilla, parece presentar patrones que permiten realizar una diferenciación entre especies actuales de *Attalea* (Manchester et al., 2016). Al respecto, Manchester et al. (2016) encuentran dos tipos o patrones en especies de este género. Por un lado, *A. maripa* y *A. attaleoides* (Figura 16C) desarrollan haces vasculares dispuestos en dos filas bien definidas dentro de los septos y son menos comunes en la pared del endocarpo (Figura 17C,D). Este es, precisamente, el tipo de distribución de haces vasculares observado en *Palmocarpon* sp. (Figura 8A,B). Por el contrario, en la mayoría de las otras de especies de *Attalea*, los haces vasculares son abundantes y están dispersos en el endocarpo rodeando el/los lóculos y son infrecuentes en el septo (Manchester et al., 2016). Este es el caso de lo observado por ejemplo en *Attalea phalerata* y *A. eichleri* (Figura 16D,E) entre otros. Dada la escases de información acerca de este carácter, es de vital importancia su análisis en otros géneros de Attaleinae para obtener precisiones de la distribución de los haces vasculares.

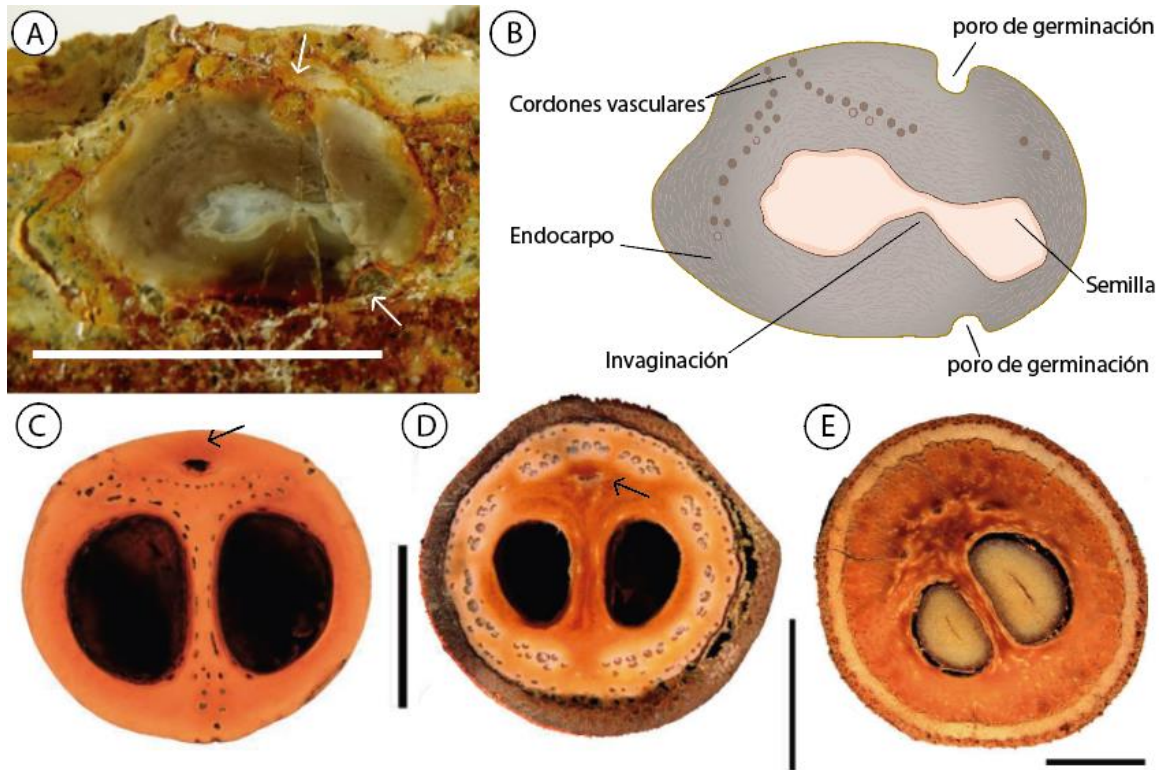


Figura 16. A-B. *Palmocarpion* sp. **A.** Espécimen LM-MPCN-PB-09 en corte transversal mostrando los cordones vasculares **B.** dibujo esquemático de **A.** **C-E** Frutos de especies actuales de *Attalea* en corte transversal (tomado de Manchester et al., 2016). **C.** *Attalea maripa* mostrando los cordones vasculares entre los lóculos. **D.** *Attalea eichleri* mostrando los haces vasculares dispuestos cerca de la pared externa del endocarpo. **E.** *Attalea phalerata* mostrando haces vasculares dispersos en todo el endocarpo. Flecha negra en C y D indica lóculo abortado. Escala = 10 mm.

En cortes pulidos de *Palmocarpion* sp. se puede reconocer que el endocarpo se encuentra formado por esclereidas isodiamétricas a ligeramente alargadas, aparentemente dispuestas en distintos planos u orientaciones (Figuras 9C, 17A). En tanto, la zona más interna del endocarpo consiste en una capa uniseriada de células columnares radiales recubriendo el lóculo conformando lo Essig, 1977 denomina epidermis locular (Figuras 9D, 17B). Esta capa uniseriada de células columnares radiales, deriva justamente de la epidermis locular del carpelo y sus células generalmente se vuelven esclerosadas en frutos maduros siendo un rasgo común en muchas especies de palmeras actuales (Murray, 1973; Essig, 1977). Este carácter está documentado en especies de Attaleinae, tales como *Attalea maripa*,

Butia eriospatha (Manchester et al., 2016) y posiblemente *B. capitata* (Ventura et al., 2022); como así también en varios géneros de otras tribus de Arecoideae, como Areceae (Murray, 1973; Essig, 1977; Roth, 1977; Essig y Hernández, 2002) y Chamaedoereae (Murray, 1973), e incluso en especies de otras subfamilias de palmeras como *Ravenea (Louvelia) madagascariensis* (Ceroxyloidea, Roth, 1977) y *Caryota mitis* (Coryphoideae, Murray, 1973). Ambos rasgos celulares del endocarpo de *Palmocarpon* sp. se reconocen *Attalea maripa* (Figura 17C) y *Butia eriospatha* Becc. (Figura 17D).

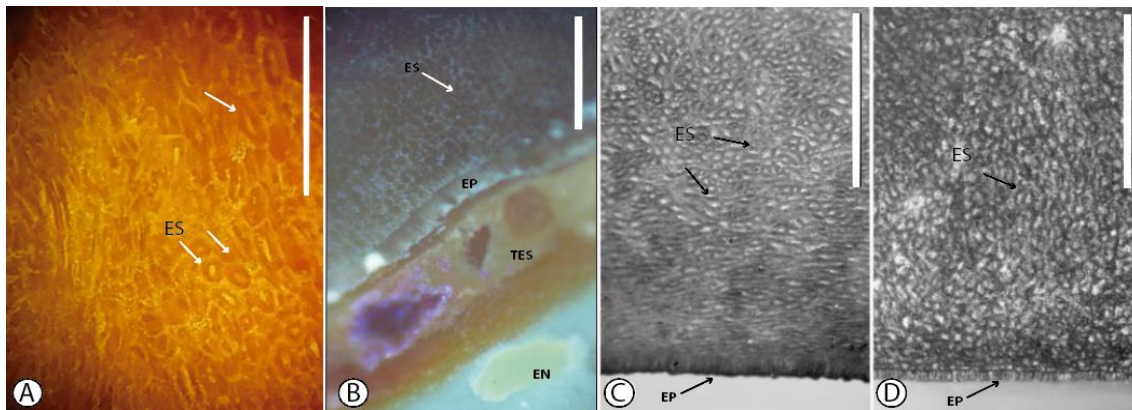


Figura 17. A. Espécimen de *Palmocarpon* sp. (LM-MPCN-PB-10), esclereidas isodiamétricas a ligeramente alargadas, aparentemente dispuestas en distintos planos u orientaciones. B. Corte de la capa más interna del endocarpo del espécimen LM-MPCN-PB-10 preservando células isodiamétricas (esclereidas) y la capa más interna uniestratificada (epidermis locular) de células columnares. C. Similar corte en *Attalea maripa* (extraído de Manchester et al., 2016). D. Similar corte en *Butia eriospatha* (extraído de Manchester et al., 2016). **Abreviaturas:** ES= Esclereidas isodiamétricas; EP= Epidermis locular; TES= Testa (cubierta seminal); EN= Endosperma. Escalas A= 150 μ m; B= 200 μ m.; C-D= 500 μ m.

Por los argumentos anteriormente mencionados, la asignación del material estudiado (*Palmocarpon* sp. de la Formación Chichinales) a la subtribu Attaleinae (Cocoseae, Arecoideae) parece fuertemente sustentada por varios rasgos morfológicos y anatómicos que han podido ser identificados en este TFG. Como rasgo destacado se puede mencionar el desarrollo de invaginaciones del endocarpo muy similares a las observadas en la especie actual *Syagrus romanzoffiana*, siendo éste un carácter extremadamente inusual en Attaleinae podría sugerir alguna afinidad con el género *Syagrus*. No obstante, no todos los rasgos

reconocidos en *Palmocarpus* sp. (*e.g.*, presencia/ausencia y distribución de haces vasculares en endocarpo y septos; presencia/ausencia de epidermis locular) han sido exhaustivamente estudiados respecto a su distribución en Attaleinae. Si bien se dispone de valiosos análisis filogenéticos previos (*e.g.*, Noblick et al., 2013; Manchester et al., 2016; Noblick, 2017; Matsunaga y Smith, 2021) es preciso ampliar el estudio a un número mayor de especies de Attaleinae y revisar las matrices morfológicas utilizadas a fin de corregir inconsistencias, lo que excede los objetivos del presente TFG.

5.3. Comparación con frutos de palmeras fósiles de la subtribu Attaleinae

El registro de frutos fósiles asignados a la subtribu Attaleinae es escaso y se conocen desde India hasta Sudamérica y desde el Maastrichtiano hasta el Plioceno (Tabla III). Estos registros consisten en compresiones y permineralizaciones de frutos, claramente distinguibles por su morfología.

Especie fósil	Afinidad botánica	fosilización	Edad	Procedencia	Referencia
<i>Cocos binoriensis</i>	Cocos L.	P	Maastrichtiano tardío - Daniano*	India	Srivastava y Srivastava, 2014
<i>Cocos intertappeansis</i>	Cocos L.	C?	Maastrichtiano tardío - Daniano*	India	Patil y Upadhye, 1984
<i>Cocos nucifera</i>	Cocos L.	?	Plioceno	Australia	Rigby, 1995 (discutido en Conran et al., 2015)
<i>Cocos nucifera like-fruits</i>	Cocos L.	P	Maastrichtiano tardío - Daniano*	India	Tripathi et al., 1999
<i>Cocos palaeonucifera</i>	Cocoseae?	P	Maastrichtiano tardío - Daniano*	India	Prasad et al., 2013

<i>Cocos pantii</i>	Cocos L.	P	Maastrichtiano tardío - Daniano*	India	Mishra, 2004
<i>Cocos sahnii</i>	Cocos nucifera L.	C	Eoceno temprano	India	Shukla et al., 2012; Singh et al., 2016
	Cocos L.	C	Paleoceno tardío - Eoceno temprano	India	Nama et al., 2021
<i>Cocos zeylandica</i>	Attaleinae	P	Mioceno	Nueva Zelanda	Berry, 1926 (discutido en Conran et al., 2015)
<i>cf. Cocos sp.</i>	Cocoseae	C	Paleoceno	Colombia	Gómez- Navarro et al., 2009
<i>Palmocarpon bravoi</i>	Cocoseae	P	Oligoceno	Perú	Hamersma et al., 2024
<i>Palmocarpon cocoides</i>	Cocos L.	P	Maastrichtiano tardío - Daniano*	India	Mehrotra, 1987
<i>Palmocarpon drypteoides</i>	Attaleinae	P	Maastrichtiano tardío - Daniano*	India	Manchester et al., 2016; Kumar et al., 2025
<i>Palmocarpon sp.</i>	Attaleinae	P	Mioceno	Argentina	Este estudio

Tabla III. Registro previo de frutos fósiles asignados a Attaleinae. Abreviaturas= **P**= Permineralizaciones; **C**= Compresiones; *= Deccan intertrappean Beds.

Tal como se mencionó previamente, *Palmocarpon* sp. consiste en pyrenes esféricos a subesféricos (Figuras 14A,B; 18A), de pequeño tamaño (entre 15 y 20 mm de diámetro ecuatorial y 15 y 26 mm de longitud o diámetro polar). De igual manera, frutos con pyrenes esféricos a subesféricos (L:W 0,8-1,0) son producidos por miembros fósiles de la subtribu Attaleinae, pero también por algunas especies de otros géneros de Attaleinae (*e.g.*, *Cocos nucifera*, *Cocos pantii*, *Cocos intertrappeansis*, *Palmocarpon dryopteroides*, entre algunos

otros). No obstante, también pareciera haber cierta variabilidad morfológica respecto a la relación L:W en algunas especies fósiles de frutos de Attaleinae (e.g., *Cocos binoriensis*). Srivastava y Srivastava (2014), describen a *Cocos binoriensis* (Maastrichtiano-Daniano de India) el cual corresponde a frutos de forma ovoide, ligeramente más ancha en la base, de tamaño relativamente grande (11,7 cm de diámetro longitudinal y 10 cm de diámetro ecuatorial), siendo similar a especies actuales del género *Cocos*. Sin embargo, debido a la presencia del exocarpo y mesocarpo preservados como parches, el endocarpo no se encuentra completamente expuesto, por lo que no ha sido posible determinar los tres poros de germinación (Figura 19B). Asimismo, cf. *Cocos* sp. del Paleoceno de Colombia (Gómez-Navarro et al., 2009), consiste en un fruto de forma ovoide de mediano a pequeño tamaño (250 mm de diámetro longitudinal y 150 mm de diámetro ecuatorial), incompleto en la parte basal y toda la superficie cubierta por cicatrices fibrosas longitudinales (Figura 19C). *Cocos sahnii* del Paleoceno-Eoceno de India (Nama et al., 2021), consiste en un fruto de mediano a gran tamaño (12 cm de diámetro longitudinal y 9 cm de diámetro ecuatorial) de forma ovalada. La superficie está parcialmente cubierta con marcas fibrosas del mesocarpo (Figura 18D). Si bien estas especies no preservan los poros de germinación en la porción basal, los que son característicos de la subtribu Attaleinae, la asignación de *Cocos binoriensis*, cf. *Cocos* sp. y *Cocos sahnii* se definieron por los caracteres preservados incluyendo la forma ovoide, las fibras paralelas, orientadas longitudinalmente y el gran tamaño (Gómez-Navarro et al., 2009; Nama et al., 2021). En este sentido, *Palmocarpon* sp. de la Formación Chichinales, presenta más caracteres morfológicos y anatómicos que los registros mencionados para su asignación a la subtribu Attaleinae, que se discuten a continuación. *Palmocarpon* sp. presenta tres poros de germinación en la porción basal del fruto (Figuras 6A-E; 14A-B), lo que también se observa en *Palmocarpon drypeteoides* del Paleoceno de India (Manchester et al., 2016). En *Palmocarpon bravoii* (Hamersma, 2024), se observan moldes de lóculos de forma cilíndrica con poros de germinación también en posición basal (Figura 18E,F).

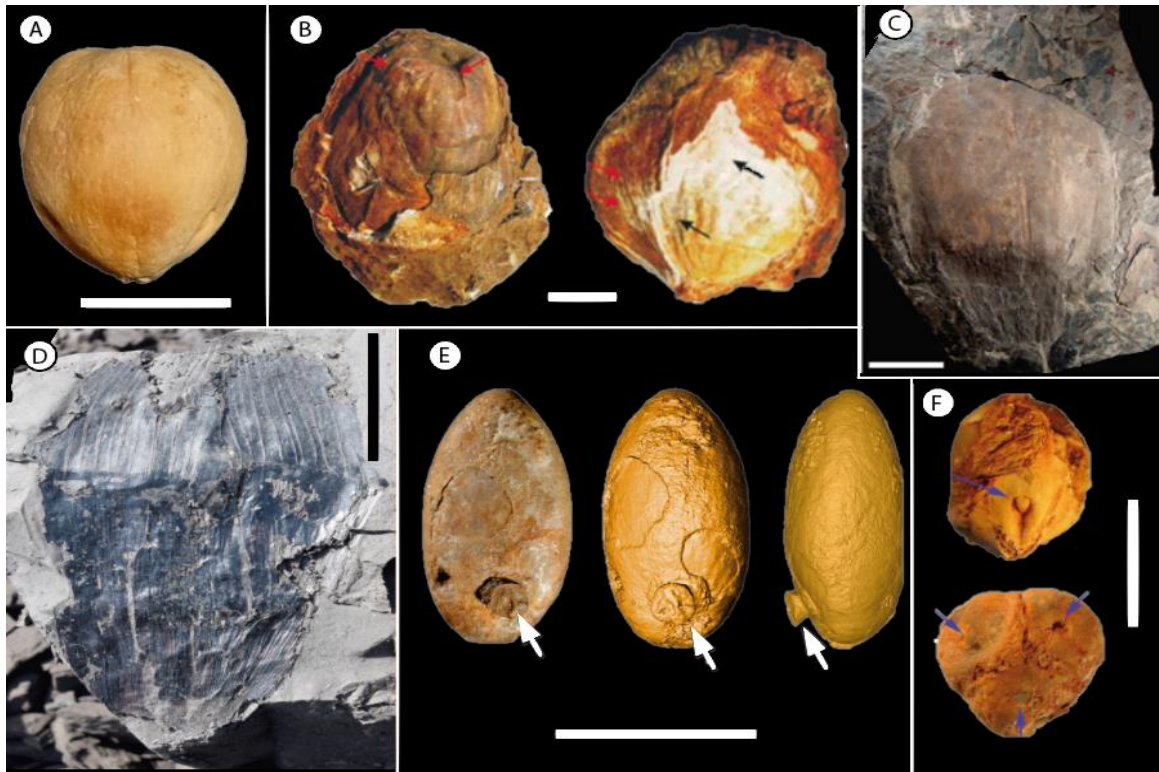


Figura 18. A *Palmocarpon* sp. de la Formación Chichinales en vista lateral (LM-MPCN-PB-02a) B. *Cocos binoriensis*, parte del fósil rota longitudinalmente que muestra mesocarpio fibroso (flechas rojas) y endocarpio con fibras horizontales y longitudinales (flechas negras) (tomado de Srivastava y Srivastava, 2014), C. Fruto entero cf. *Cocos* sp. mostrando en la parte basal restos de fibras longitudinales (tomado de Gomez-Navarro, 2009), D. Vista lateral el fruto fósil *Cocos sahnii* en forma ovalada, mostrando las fibras longitudinales (Nama et al., 2021), E. moldes de lóculos con clavijas salientes (flechas) que representan moldes de los poros de germinación de *Palmocarpon bravoii* en posición subbasal (Hamersma et al., 2024), F. especímenes de *Palmocarpon drypeteoides*, el primero en vista lateral mostrando un poro en posición subbasal, el segundo en vista basal mostrando los tres poros germinativos (Manchester et al., 2016). Escala= A, E=10 mm; B-C=20 mm; D= 30 mm; F= 5 mm.

Los pyrenes de *Palmocarpon* sp. de la Formación Chichinales se destacan por tener una o dos semillas desarrolladas donde el/los lóculos restantes colapsan (Figuras 8A,C, 12A-C). Este rasgo es variable en otros especímenes fósiles de Attaleinae. *Palmocarpon bravoii* presenta solo una semilla (Figura 18E), al igual que el género *Cocos*. Sin embargo, *Palmocarpon drypeteoides* presenta dos a tres lóculos bien desarrollados (Figura 19A,C). Estos lóculos se encuentran separados por septos con canales en dos filas dentro de cada

septo que indican la posición de los haces vasculares al igual que en *Palmocarpon* sp (Figuras 18F,19B-D).

Otro rasgo distinguible en *Palmocarpon* sp. que presenta también en *Palmocarpon drypeteoides* es la composición del endocarpo, conformado por esclereidas isodiamétricas que forman la porción principal del endocarpo y un revestimiento de lóculos uniseriados de células columnares (Figura 19E-G).

En síntesis, aunque algunos rasgos del material estudiado (*Palmocarpon* sp. de la Formación Chichinales) se reconocen en otros frutos referidos a Attaleinae (e.g., *Palmocarpon drypeteoides*), ciertas singularidades (número de lóculos, engrosamiento del endocarpo formando esas invaginaciones) sugieren fuertemente que puede tratarse de un taxón nuevo.

Futey et al. (2012) describen un nuevo género y especie (*Tripylocarpa aestuaria*) basado en frutos tricarpelares de palmeras del Paleoceno del Chubut, los cuales preservan un mesocarpo y endocarpo fusionado e indistinguible, fino sin escultura, con un solo lóculo. En esta especie el endosperma fue descrito como ruminado y presenta un solo poro de germinación de posición apical. Estos frutos son similares a *Palmocarpon* sp. de la Formación Chichinales, respecto a su forma, tamaño, y el aparente desarrollo de un endocarpo leñoso. Sin embargo, como ya fuera mencionado por Manchester et al. (2016) y Matsunaga y Smith (2021) su afinidad con Attaleinae es equívoca porque *T. aestuaria* tiene un solo poro de germinación apical en lugar de tres (Futey et al., 2012), como es característico de la tribu Cocoseae; asimismo, los poros de germinación en Attaleinae son laterales, subbasales o basales, pero nunca apicales. Matsunaga y Smith (2021) señalan que, entre las palmeras, los frutos con un solo poro de germinación apical se encuentran solo en la tribu Borasseae (Coryphoideae). *T. aestuaria* ha sido utilizada para calibrar relojes moleculares de la subtribu Attaleinae en varios estudios (e.g., Meerow et al., 2015; Freitas et al., 2016). En este sentido, el uso de los frutos de *Palmocarpon drypeteoides* del Paleoceno temprano (Daniano) de la India (Manchester et al., 2016) y cf. *Cocos* del Paleoceno de Colombia (Gomez-Navarro et al., 2009) no alteran el registro fósil más antiguo del grupo. Sobre la base de las similitudes de los pyrenes de la Formación Chichinales con la especie *Syagrus*

romanzoffiana, los nuevos fósiles de Patagonia podrían ser relevantes en análisis filogenéticos a fin de enraizar el género *Syagrus*.

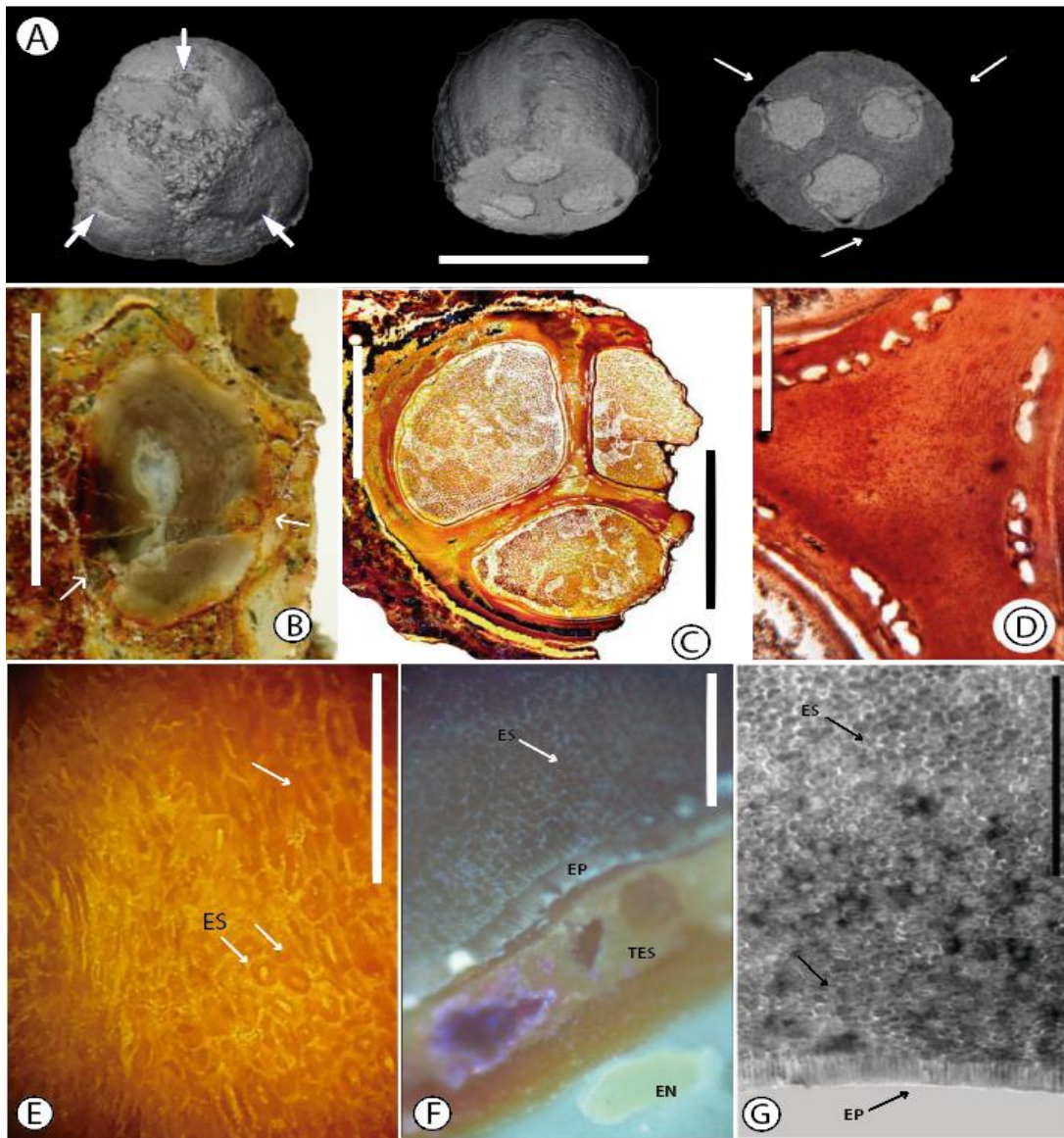


Figura 19. A. Vista basal del espécimen mostrando los poros de germinación. Representación superficial del mismo endocarpio con la porción basal eliminada a nivel de los poros de germinación mostrando tres lóculos bien desarrollados de *Palmocarpon drypeteoides*. B. Especimen de *Palmocarpon* sp. (LM-MPCN-PB-09) en corte transversal mostrando los cordones vasculares. C. detalle de septos con canales en dos filas dentro de cada septo que indican la posición de los haces vasculares de *Palmocarpon drypeteoides*. D. Detalle de los canales en el centro de los septos de C. E-F. Corte y pulido al microscopio de epifluorescencia de *Palmocarpon* sp. (LM-MPCN-PB-10) mostrando las células del endocarpio (esclereidas isodiamétricas, epidermis locular, testa o cubierta seminal y endosperma) G. Corte al microscopio de *Palmocarpon drypeteoides* mostrando esclereidas

isodiamétricas y epidermis locular (Tomado de Manchester et al., 2016). Escala= A, B= 10 mm; C= 5 mm; D= 500 μ m; E= 150 μ m; F= 200 μ m; G= 500 μ m.

5.4. Estípites de palmeras asociados a *Palmocarbon* sp.

Durante las tareas de campo realizadas para este TFG se hallaron restos permineralizados de estípites de palmeras incluyendo un ejemplar en posición de vida con alrededor de 40 cm de diámetro (Figura 20). Estos estípites se hallan en la misma área y niveles estratigráficos donde se encuentran las abundantes concentraciones de *Palmocarbon* sp. Si bien no se disponen de cortes delgados, en los cortes naturales de los fósiles puede observarse el desarrollo de haces fibrovasculares múltiples que conforman la atactostela característica de los estípites de palmeras.

En cortes naturales observados a la lupa puede distinguirse el desarrollo de 1 o 2 elementos de los vasos por haz fibrovascular, los que son grandes, y que constituye un rasgo presente en algunos taxones de Cocoseae (Arecoideae), así como también en tribus de otras subfamilias (Thomas y De Franceschi, 2013). *A priori*, es más parsimonioso pensar que dichos estípites y los abundantes frutos de palmeras con los que se encuentran asociados, correspondan a diferentes órganos de un mismo taxón. No obstante, es necesario un estudio detallado sobre la base de cortes delgados para poder obtener más precisiones sobre los rasgos anatómicos de estos estípites que permitan discutir su posible afinidad botánica.

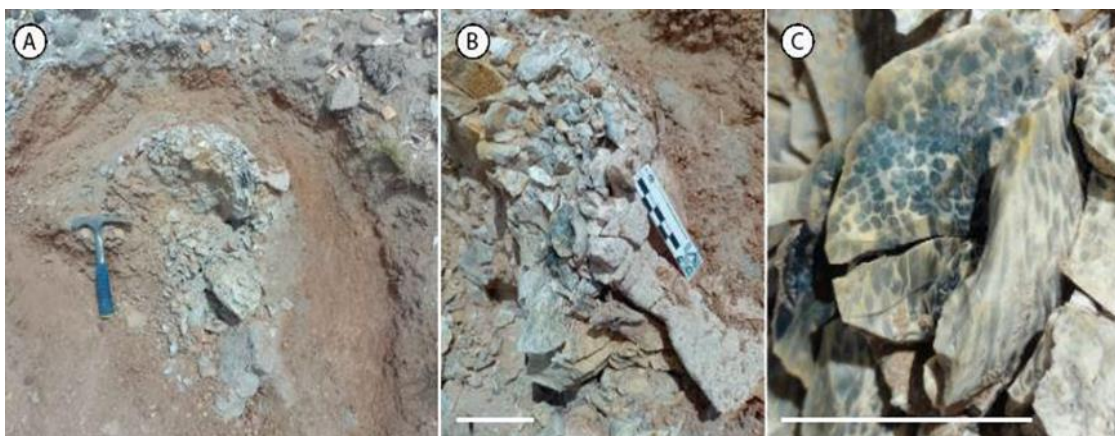


Figura. 20. A. Estípite de palmera en posición de vida hallado en la sección inferior de la Formación Chichinales (Valle de la Luna Amarillo). B. Porción externa del estípite C. Detalle de la vascularización del estípite mostrando paquetes fibrosos asociados inmersos en un tejido parenquimático.

5.5. Consideraciones paleoambientales y paleoclimáticas

La distribución actual de los distintos géneros de Attaleinae en Sudamérica se encuentra mayormente restringida a zonas tropicales y subtropicales, hasta los 35° de latitud sur (Figura 21). La presencia de *Palmocarpon* sp. en paleolatitudes próximas a los 39° latitud sur, representaría el registro más austral de Attaleinae para Sudamérica.

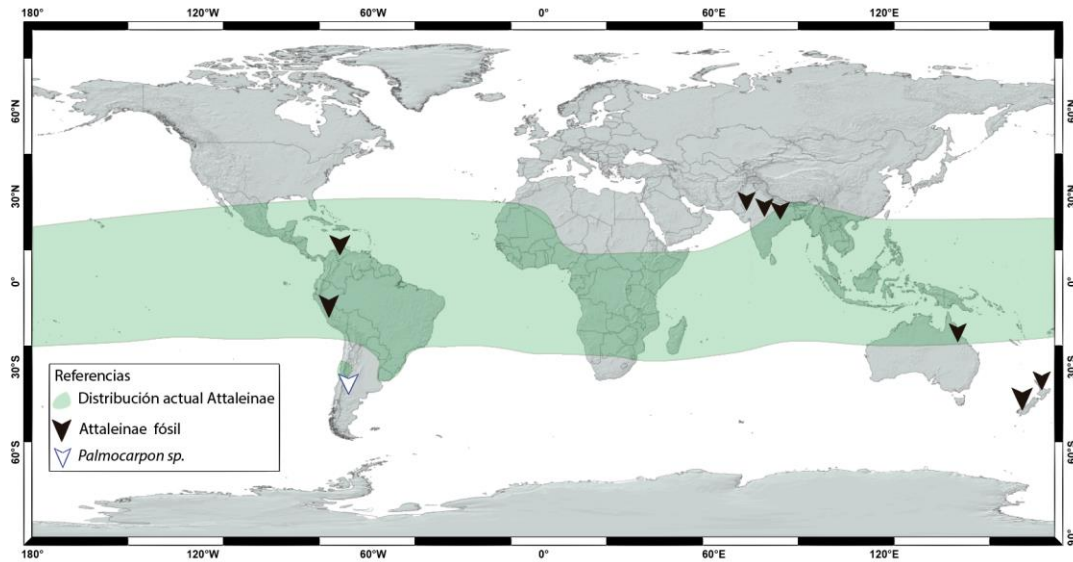


Figura. 21. Imagen que ilustra la distribución actual de la subtribu Attaleinae (tomado y modificado de Dransfield et al., 2018) y registros de frutos fósiles asignados a esta subtribu (ver Tabla III).

La extensión areal de niveles fosilíferos conteniendo grandes concentraciones de frutos de *Palmocarpon* sp. en la sección inferior de la Formación Chichinales, sugiere que, durante el Mioceno Temprano, se desarrolló en el área una comunidad vegetal en la que las palmeras constituyeron, sino el principal, al menos uno de los elementos dominantes del estrato arbóreo (palmar) con buena distribución regional. Si bien en la actualidad hay una gran diversidad de palmeras acaulescentes que forman matas bajas (e.g., *Allagoptera campestris*, entre las Attaleinae sudamericanas, Cabral y Castro, 2007), el hábito arborescente para las palmeras de la Formación Chichinales puede suponerse a partir del hallazgo de estípites permineralizados, y asumiendo que *Palmocarpon* sp. y dichos estípites constituyan diferentes partes de un taxón natural hipotético. Otros elementos arborescentes presentes en la sección inferior de la Formación Chichinales y preservados junto con las palmeras, lo constituyen los abundantes restos de grandes troncos petrificados (Figuras 5C,

22). Varios de estos leños corresponden a coníferas indeterminadas (según observaciones a campo). No obstante, también hay leños de Nothofagaceae (*Nothofagoxylon menendezii*, Ragonese, 1977; Figura 22D).

Cabe recordar que el registro fosilífero de esta unidad en el área se encuentra restringido a la sección inferior de la misma e incluye, además de plantas, una variada fauna de mamíferos, aves y reptiles (Kramarz et al., 2004; Paz et al. 2011; Agnolín y Chafrat, 2015; Bolomey et al., 2017). La combinación de elementos arborescentes con aves corredoras (Phorusrhacidae) en la paleocomunidad de la Formación Chichinales sugiere una vegetación relativamente abierta donde la comunidad arbórea, dominada por palmeras, habría constituido parches boscosos, posiblemente como se observa en algunos bosques abiertos o en sabanas actuales.

Un rasgo destacable de la carpoflora estudiada, lo constituye el hecho de que, pese a la enorme abundancia de frutos preservados (pyrenes), se ha reconocido, al menos hasta el momento, un único taxón provisoriamente asignado a *Palmocarpon* sp. La relativa homogeneidad de tamaños, formas y algunos rasgos fácilmente reconocibles de la morfología externa de estos pyrenes (*e.g.*, poros de germinación y carpelos) sugieren que, en principio, pueda considerarse como una asociación monotípica de palmeras.

La diversidad de palmeras puede llegar a ser relativamente alta en algunas comunidades vegetales actuales, especialmente en bosques neotropicales lluviosos (Dransfield et al., 2008; Pintaud et al., 2008; Couvreur et al., 2023). No obstante, tal como parece observarse en la paleocomunidad de la Formación Chichinales, es común el desarrollo de extensos parches de vegetación monotípicos de palmeras (*i.e.*, constituidas por una única especie de palmeras) en las que éstas pueden o no constituir el único elemento arborescente y formar parte tanto de comunidades boscosas abiertas como de matorrales o sabanas (*e.g.*, palmares de *Butia yatay* en la provincia fitogeográfica del Espinal, Cabrera, 1976 o *Trithrinax campestris* en la provincia fitogeográfica del Chaco, Muscarella et al., 2020).

La abundancia de palmeras para este momento en el norte de Patagonia, según se desprende del registro de la Formación Chichinales, coincide con un incremento en la representación de polen de esta familia de plantas, en asociaciones palinológicas incluso más

australes, del centro-este patagónico (Barreda y Palazzesi, 2021). Zachos et al. (2001) estiman que durante el Mioceno Inferior las temperaturas medias globales alcanzaron un clima óptimo cálido. Esto habría proporcionado las condiciones propicias para el desarrollo exitoso de ciertos linajes de plantas y animales meso o megatérmicos en paleolatitudes relativamente altas como las patagónicas.

Reichgelt et al. (2017) analizaron la correspondencia entre diferentes variables climáticas, especialmente la temperatura, y la distribución global actual de palmeras, hallando que la temperatura media del mes más frío (CMMT por sus siglas en inglés) es una de las variables climáticas que mejor explica los límites de distribución de este grupo de plantas. De este modo, señalan que las especies actuales de Cocoseae crecen bajo condiciones de temperatura media anual no inferiores a 16°C y CMMT no inferior a 12,5°C. Estos valores podrían extrapolarse con el objetivo de reconstruir las condiciones de temperatura hipotéticas bajo las cuales pudo haberse desarrollado la paleocomunidad de la Formación Chichinales, sin embargo, estos valores excluyen los límites térmicos de distribución de *Jubaea chilensis* (la “palma chilena” Attaleinae, Cocoseae). *Jubaea chilensis* es una de las tres especies actuales de Attaleinae sudamericanas de distribución más austral, junto a *B. yatay* y *S. romanzoffiana*. Esta especie (*J. chilensis*) forma poblaciones naturales en Chile, en latitudes comprendidas entre los ~30° y los 35° de latitud S, aunque puede crecer exitosamente hasta al menos los 41° de latitud S (Guzmán et al., 2017). Su tolerancia térmica incluye un rango de CMMT cuyo límite inferior es de ~6.9 °C, siendo casi 5.5 °C menos que el límite inferior de CMMT para Cocoseae (Reichgelt et al., 2017). Incluso puede tolerar temperaturas extremas de hasta varios grados bajo cero (Guzman et al., 2017) al igual que *S. romanzoffiana* (Janick y Paull, 2006).

Otro hecho destacable de la paleocomunidad de la Formación Chichinales en el ANP Paso Córdoba es la aparente co-ocurrencia de *Nothofagoxylon menendezii* (Ragonese, 1977) y palmeras. En la actualidad, Nothofagaceae y palmeras, solo crecen juntos en algunas comunidades vegetales de Nueva Guinea y Nueva Caledonia (Read and Hope, 1996). No obstante, la asociación de ambos taxones no es novedosa para el registro fósil en Patagonia, donde se conoce por lo menos desde el Maastrichtiano (*e.g.*, Povilauskas, 2013) y a lo largo del Cenozoico. Los registros en la Formación Chichinales en el ANP Paso Córdoba

constituyen uno de los límites septentrionales para dicha co-ocurrencia. La desaparición de *Nothofagaceae* en el área y retracción hacia el oeste, junto a otros elementos arborescentes, puede explicarse por el incremento de las condiciones de aridez durante el Mioceno Medio a Superior que dio lugar al desarrollo de la diagonal árida sudamericana (Barreda y Palazzesi, 2021; de Porras y Maldonado, 2018; Hinojosa y Villagrán, 1997; Abraham et al., 2020). La retracción de la distribución de palmeras a latitudes algo más bajas, posiblemente pueda deberse no tanto por el incremento de la aridez, ya que *Attaleinae* actuales pueden crecer en ambientes relativamente secos (e.g., Cabral y Castro, 2007; Guzman et al., 2017; Noblick, 2017), sino por el paulatino descenso de las temperaturas a partir del Mioceno medio-alto (Zachos et al., 2021).

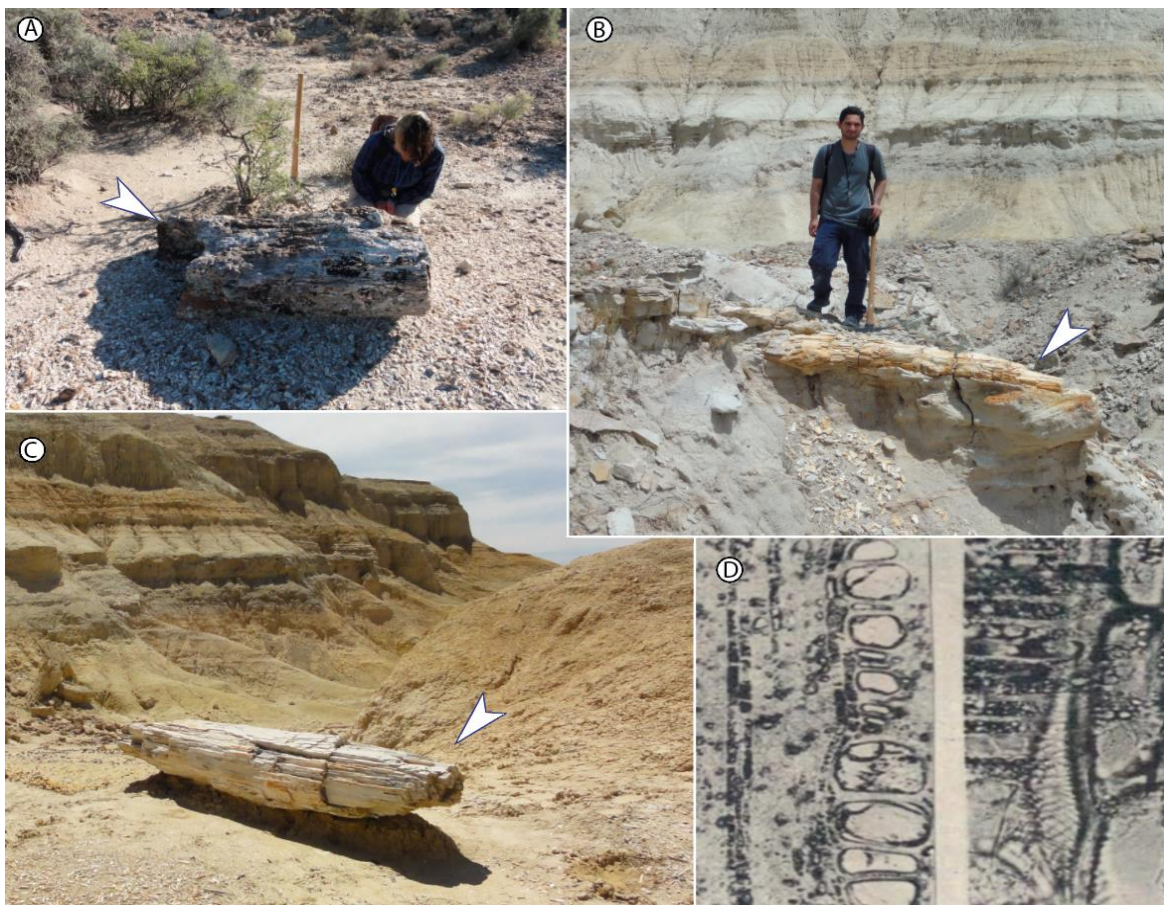


Figura 22. A-C Depósitos de la sección inferior de la Formación Chichinales en el ANP Paso Córdoba donde se observan grandes troncos preservados, D. Leño de *Nothofagoxylon menendezii* en sección transversal, tomado de Ragonese, 1977.

5.6. Conclusiones

En el presente Trabajo Final de Grado se dieron a conocer los resultados del estudio de frutos permineralizados de palmeras de la Formación Chichinales (Mioceno Inferior) procedentes del Área Natural Protegida Paso Córdoba, Provincia de Río Negro.

Si bien la presencia de dichos fósiles en el área se conoce desde al menos la década del '70, el presente trabajo constituye el primer estudio formal de los mismos.

A partir de un trabajo de campo en el marco de esta TFG, se pudo corroborar y precisar la ubicación estratigráfica de los niveles portadores de los frutos fósiles en depósitos de canal de la sección inferior de la Formación Chichinales. Una reciente datación radiométrica (Rodríguez et al., 2023) de niveles suprayacentes a los niveles fosilíferos, limitan la edad mínima a ~20 Ma.

Los frutos (pyrenes) se preservan como permineralizaciones y moldes externos. Aun cuando se encuentran preservadas grandes cantidades y en grandes concentraciones, hasta el momento se ha podido identificar un único taxón, que ha sido incluido en el género fósil *Palmocarpon* Lesq. como *Palmocarpon* sp.

La morfología y las características anatómicas de *Palmocarpon* sp., son consistentes con un pyrene -derivado de un fruto drupáceo- con un endocarpo leñoso tricarpelar, con tres lóculos, de los cuales uno o dos se encuentran desarrollados, poseen una semilla por lóculo y la presencia de tres poros germinativos circulares. Estos rasgos permiten su inclusión dentro de la tribu Cocoseae (Arecoideae, Arecaceae). En tanto, la presencia de los poros de germinación en el tercio ínfero del endocarpo (próximos al polo chalazar) permiten su ubicación sistemática dentro de la subtribu Attaleinae, grupo que hoy alcanza una distribución subtropical en América del Sur (~35° latitud sur).

El desarrollo de invaginaciones en la pared del endocarpo en *Palmocarpon* sp. sugiere cierta vinculación con la especie actual *Syagrus romanzoffiana*, una de las especies de Attaleinae que, junto con *Jubaea chilensis* y *Butia yatay*, constituyen los taxones de distribución más austral en Sudamérica para dicha subtribu. Sin embargo, otros rasgos anatómicos de *Syagrus romanzoffiana* (e.g., endocarpo con fusión de carpelos indistinguibles en su superficie, sin diferenciación de una epidermis locular y haces vasculares no alineados

en los septos) no coinciden con lo observado en *Palmocarpon* sp. Es preciso un análisis detallado de caracteres anatómicos y morfológicos dentro de Attaleinae para establecer vínculos más precisos de *Palmocarpon* sp., de la Formación Chichinales, con taxones actuales de esta subtribu.

Este registro fósil constituye el primer registro fósil de Attaleinae para el sur de América del Sur. Además, es el único que preserva caracteres anatómicos del pyrene en el continente, ya que otros registros previos consisten en moldes de semillas (Oligoceno de Perú) y compresiones carbonosas (Paleoceno de Colombia) y uno de los pocos registros de Attaleinae bien documentados a nivel mundial.

En el ANP Paso Córdoba, *Palmocarpon* sp. se ha encontrado asociado a estípites de palmeras anatómicamente preservados y otros leños de coníferas aún no estudiados, que se suman al registro de *Nothofagoxylon menendezii* Ragonese que, hasta la realización de este trabajo final de grado, constituía el único estudio de restos paleobotánicos en el área.

La presencia conjunta de Nothofagaceae y palmeras en el ANP Paso Córdoba constituyen uno de los límites más septentrionales y probablemente una de las últimas evidencias para dicha co-ocurrencia en las comunidades vegetales de Patagonia.

La abundancia y amplia distribución espacial del registro de palmeras en la sección inferior de la Formación Chichinales en el ANP Paso Córdoba, sugiere el desarrollo de una comunidad vegetal en la que las palmeras constituyeron uno de los elementos dominantes del estrato arbóreo. Muy probablemente las palmeras habrían constituido parches monotípicos en comunidades abiertas -como suelen presentarse las Attaleinae en sabanas y bosques abiertos actuales- concordante con la presencia de aves corredoras (Phorusrhacidae) en la paleocomunidad de la Formación Chichinales.

Referencias bibliográficas

- Abraham, E.M., Rodríguez, M.D., Rubio, M.C., Guida-Johnson C, Gomez L, Rubio C. (2020). Disentangling the concept of “South American Arid Diagonal”. *Journal of Arid Environments*. 175:104089. doi: 10.1016/j.jaridenv.2019.104089.
- Agnolin, F.L., Chafrat, P. (2015). New fossil bird remains from the Chichinales Formation (Early Miocene) of northern Patagonia, Argentina. *Annales de Paléontologie* 101, 87–94.
- Aguiar, M.O., Mendonça, M. S. D. (2003). Morfo-anatomia da semente de *Euterpe precatoria* Mart. (Palmae). *Revista Brasileira de Sementes* 25, 37–42.
- Ancibor, E. (1995). Palmeras fosiles del Cretacico Tardio de la Patagonia Argentina (Bajo de Santa Rosa, Rio Negro). *Ameghiniana* 32, 287–299.
- Baker, W.J., Dransfield, J. (2016). Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society* 182, 207–233.
- Barreda, D.V., Palazzesi, L. (2007). Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene–Early Neogene: origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review* 73, 31–50.
- Barreda, D.V., Palazzesi, L., Olivero, E. (2019). When flowering plants ruled Antarctica: evidence from Cretaceous pollen grains. *New Phytologist* 223, 1023–1030.
- Barreda, V.D., Palazzesi, L. (2021). Role of climate and tectonism on the modernization of Patagonian floras: evidence from the fossil record. *Global and Planetary Change* 204, 103556.
- Barros, C.S., Pires, A.S. (2021). Seed predation by macaws favors fruits with less seeds and thicker endocarps in the palm *Attalea phalerata*. *Acta Botanica Brasilica* 35, 714–718.
- Barrio, C., Carlini, A.A., Goin, F.J. (1989). Litogénesis y antigüedad de la Formación Chichinales de Paso Córdoba (Río Negro, Argentina). In *Actas, IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Vol. 4, pp. 149–156).

- Bobrov, A.V.C., Lorence, D.H., Romanov, M.S., Romanova, E.S. (2012a). Fruit development and pericarp structure in *Nypa fruticans* Wurm (Arecaceae): a comparison with other palms. *International Journal of Plant Sciences* 173, 751–766.
- Bobrov, A.V.C., Dransfield, J., Romanov, M.S., Romanova, E.S. (2012b). Gynoecium and fruit histology and development in *Eugeissona* (Calamoideae: Arecaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 168, 377–394.
- Bobrov, A.V.C., Romanov, M.S. (2019). Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. *Botany Letters* 166, 366–399.
- Bellot, S., Condamine, F.L., Matsunaga, K.K., Morley, R.J., Cano, Á., Couvreur, T.L., Cowan, R., Eiserhardt, W.L., Kuhnhäuser, B.G., Maurin, O., Siros, M., Forest, F., Leitch, I.J., Baker, W.J. (2024). Early Cretaceous Origin and Evolutionary History of Palms (Arecaceae) inferred from 1,033 Nuclear Genes and a New Synthesis of Fossil Evidence. *bioRxiv*, doi.org/10.1101/2024.06.23.600266
- Berry, E.W. (1926). A fossil palm fruit from the Middle Eocene of Northwestern Peru. *Proceedings of the United States National Museum* 70, 3102 – 26.
- Bolomey, J., Méndez, A.H., Salgado, L. (2017). Un nuevo *Hermosiornithinae* (Aves: *Phorusracoidea*) de la Formación Chichinales (Oligoceno superior-Mioceno inferior), Provincia de Río Negro, Patagonia Argentina. 1° Reunión de Paleontología de Vertebrados de Chile, Santiago de Chile.
- Bucher, J., Varela, A., D'Elia, L., Bilmes, A., López, M., García, M., Franzese, J. (2020). Multiproxy paleosol evidence for a rain shadow effect linked to Miocene uplift of the North Patagonian Andes. *Geological Society of America Bulletin* 132, 7–8.
- Cabral, E.L., Castro, M. (2007). *Palmeras argentinas, guía para el reconocimiento*. Editorial L.O.L.A, Buenos Aires, Argentina, 88 pags.
- Cabrera, A.L. (1976). *Regiones fitogeográficas argentinas*. Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Editorial Acme, 1976, Buenos Aires. 85 pp.

- Couvreur, T.L.P., Jijon, N., Montúfar, R., Morales-Morales, P.A., Sanín, M.J., Copete, J.C., Loziguez, A., Pérez, A.J., Beech, E. (2024). Diversity and conservation status of palms (Arecaceae) in two hotspots of biodiversity in Colombia and Ecuador. *Plants, People, Planet* 6, 885–901.
- Conran, J.G., Bannister, J.M., Lee, D.E., Carpenter, R.J., Kennedy, E.M., Reichgelt, T., Fordyce, R.E. (2015). An update of monocot macrofossil data from New Zealand and Australia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178, 394–420.
- Da Silva, R.H.D., Silva, A.B., Arruda, R., Vargas, I.P., Zanoelo, F.F., Damasceno Junior, G.A., et al. (2023). Morphological-anatomical and chemical features of *Copernicia alba* fruits and seeds, a palm from Brazilian Pantanal. *Plos one*, 18, e0282775.
- Daghlian, C.P. (1981). A review of the fossil record of monocotyledons. *The Botanical Review* 47, 517–555.
- Delgado Kasinsky, E.J. (2021). Análisis petrográfico de las formaciones Chichinales y El Palo en las localidades de Paso Córdoba y Villa Regina (Doctoral dissertation).
- de Porras, M.E., Maldonado, A. (2018). Metodologías y avances de la palinología del Cuaternario tardío a lo largo de la Diagonal Árida Sudamericana.
- Dransfield, J., Uhl, N.W., Asmussen, C.B., Baker, W.J., Harley, M.M., Lewis, C.E. (2005). A new phylogenetic classification of the palm family, Arecaceae. *Kew Bulletin* 60, 559–569.
- Dransfield, J., Uhl, N.W., Asmussen, C.B., Baker, W.J., Harley, M.M., Lewis, C.E. (2008). *Genera Palmarum: the evolution and classification of palms*. Kew Publishing, Richmond, Surrey, UK.
- Essig, F.B. (1977). A systematic histological study of palm fruits. I. The *Ptychosperma* alliance. *Systematic Botany*, 151–168.
- Essig, F.B., Hernandez, N. (2002) Systematic histological study of palm fruits. V Subtribe *Archontophoenicinae* (Arecaceae). *Brittonia* 54, 65–71.

- Freitas, C., Meerow, A.W., Pintaud, J.C., Henderson, A., Noblick, L., Costa, F.R.C., et al. (2016). Phylogenetic analysis of *Attalea* (Arecaceae): insights into the historical biogeography of a recently diversified Neotropical plant group. *Botanical Journal of the Linnean Society* 182, 287–302.
- Futey, M.K., Gandolfo, M.A., Zamalao, M.C., Cúneo, N.R., Cladera, G. (2012). Arecaceae Fossil Fruits from the Paleocene of Patagonia, Argentina. *Botanical Review* 78, 205–234.
- Gomez-Navarro, C., Jaramillo, C., Herrera, F., Wing, S.L., Callejas, R. (2009). Palms (Arecaceae) from a Paleocene rainforest of northern Colombia. *American Journal of Botany* 96, 1300–1312.
- Gunn, B.F. (2004). The phylogeny of the Cocoeae (Arecaceae) with emphasis on *Cocos nucifera*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 505–522.
- Gutiérrez del Pozo, D., Martín-Gómez, J.J., Tocino, Á., Cervantes, E. (2020). Seed geometry in the Arecaceae. *Horticulturæ*, 6, 64.
- Guzman, E., Alcalde, J.A., Contreras, S., Fernández, M.P. (2017). A review of the massive Chilean palm *Jubaea chilensis*. *Caldasia* 39, 183–217
- Hamersma, A., Herrera, F., Matsunaga, K., Manchester, S.R. (2024). Palm fruits from the Oligocene of west coastal Peru. *Review of Palaeobotany and Palynology* 320, 105018.
- Harley, M.M. (2006). A summary of fossil records for Arecaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151, 39–67.
- Harley, M.M., Dransfield, J. (2003). Triporate pollen in the Arecaceae. *Grana*, 42, 3–19.
- Hinojosa LF, Villagrán C. (1997). Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*. 70, 225–239.

- Janick, J., Paull, R.E. (2006). The Encyclopedia of fruits and nuts. Cambridge University Press, Cambridge 9–12.
- Janssen, T., Bremer, K. (2004). The age of major monocot groups inferred from 800+ rbcL sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146, 385–398.
- Jones, D.L. (1999). *Palmeras del mundo*. Ediciones Omega, Barcelona 410 pp.
- Kumar, S., Manchester, S.R., Khan, M.A. (2025). Cocoseae: A dominant arecoid palm element in the Deccan K-Pg flora of Madhya Pradesh, Central India. *Cretaceous Research* 165, 105974.
- Kramarz, A., Garrido, A.C., Ribeiro, A.M., Ortiz, R. (2004). Nuevos registros de vertebrados fósiles de la Formación Chichinales, Mioceno Temprano de la Provincia de Río Negro, Argentina. 20° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados (La Plata), *Ameghiniana Supl. Resúmenes* 41: 53R.
- Lesquereux, L. (1878). Contributions to the fossil flora of the Western Territories 2. The Tertiary flora. – Report of the United States Geological Survey of the Territories 7, 3–366.
- Manchester, S.R., Bonde, S.D., Nipunage, D.S., Srivatava, R., Mehrotra, R. C., Smith, S. Y. (2016). Trilocular palm fruits from the Deccan Intertrappean beds of India. *International Journal of Plant Sciences*, 177, 633–641.
- Mandón, E., Campagna, M. N. (2023). Estudio de los frutos de *Butia yatay* y *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) cultivadas con fines ornamentales como fuente de nutrientes y compuestos bioactivos. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 58.
- Martínez, L.C.A. (2012). Estípites de palmera en el Campaniano del Grupo Neuquén, provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 49, 573–584.

- Martínez, L.C.A., Archangelsky, S., Prámparo, M.B., Archangelsky, A. (2016). Early Cretaceous palm pollen tetrads from Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 59, 129–139.
- Matsunaga, K.K.S. (2019). *Fossils, Fruits, and Phylogeny: An Integrative Approach to Understanding the Evolutionary History of Palms (Arecaceae)*. Doctoral dissertation, University of Michigan, 254 pp.
- Matsunaga, K.K.S., Smith, S.Y. (2020). Fossil palm reading: using fruits to reveal the deep roots of palm diversity. *American Journal of Botany* 108, 1–23.
- Mazzottini-dos-Santos, H. C., Ribeiro, L. M., Mercadante-Simões, M. O., Sant’Anna-Santos, B. F. (2015). Ontogenesis of the pseudomonomerous fruits of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): a new approach to the development of pyrenarium fruits. *Trees* 29, 199–214.
- Meerow, A. W., Noblick, L., Salas-Leiva, D. E., Sanchez, V., Francisco-Ortega, J., Jestrow, B., Nakamura, K. (2015). Phylogeny and historical biogeography of the cocosoid palms (Arecaceae, Arecoideae, Coceseae) inferred from sequences of six WRKY gene family loci. *Cladistics*, 31, 509–534.
- Mehrotra, R. C. (1987). Some new palm fruits from the Deccan Intertrappean beds of Mandla District, Madhya Pradesh. *Geophytology*, 17, 204–208.
- Miquel, F. A. W. (1853). *De fossiele planten van het Krijt in het hertogdom Limburg [The fossil plants from the Cretaceous in the Duchy of Limburg]*. -Verhandelingen uitgegeven door de Commissie belast met het vervaardigen eener geologische Beschrijving en Kaart van Nederland 1, 33–56 (en alemán).
- Mishra, S. N. (2004). *Cocos pantii* sp. nov.—The Tertiary counterpart of modern coconut fruit from Amarkantak, India. *Vistas in Palaeobotany and Plant Morphology: Evolutionary and Environmental Perspectives*, UP Offset, Lucknow, 237–239.
- Murray, S. G. (1973). Formation of endocarp in palm fruits. *Principes. Journql of The Polm Society*. 3, 90–102.

- Muscarella R, Emilio T, Phillips OL, et al. (2020). The global abundance of tree palms. *Global Ecol Biogeogr* 29, 1495–1514.
- Nama, S. L., Goyal, M. K., Rathore, G., Ram, C. (2021). A Coconut Fruit Fossil (*Cocos* L.) from the Giral Lignite Mine of Akli Formation in Western Rajasthan, India. *The Scientific Temper*, 12.
- Noblick, L. R., Hahn, W. J., Griffith, M. P. (2013). Structural cladistic study of Cocoseae, subtribe Attaleinae (Arecaceae): Evaluating taxonomic limits in Attaleinae and the neotropical genus *Syagrus*. *Brittonia* 65, 232–261.
- Noblick, L. R. (2017). A revision of the genus *Syagrus* (Arecaceae).
- Orozco-Segovia, A., Batis, A. I., Rojas-Aréchiga, M., Mendoza, A. (2003). Seed biology of palms: a review.
- Ottone, E.G. 2007. A new palm trunk from the Upper Cretaceous of Argentina. *Ameghiniana* 44, 719–725.
- Palazzesi, L., Barreda, V. (2012). Fossil pollen records reveal a late rise of open-habitat ecosystems in Patagonia. *Nature Communications*, 3,1294. doi: 10.1038/ncomms2299.
- Passos, M. A., Yuyama, K., Duarte, O. R. (2014). Morphometric Characterization of *Attalea maripa* (Arecaceae) from Roraima State, Brazil. *Journal of Agricultural Science* 6, 115–125
- Patil, G. V., Upadhye, E. V. (1984). Cocos like fruit from Mohgaonkalan and its significance towards the stratigraphy of Mohgaonkalan Intertrappean beds. En *Proceedings of the Symposium on Evolutionary Botany and Biostratigraphy*/edited by AK Sharma, GC Mitra, Manju Banerjee; sponsored by University Grants Commission [and] Department of Botany, University of Calcutta, 1979. New Delhi: Today and Tomorrow's Printers y Publishers, 1984.

- Paz, R.E., Kramarz, A., Bond, M., (2011). Mesotheriid (Mammalia, Notoungulata) Remains from The Colhuehuapian Beds (Early Miocene) of Chichinales Formation, Río Negro Province, Argentina. *Ameghiniana* 48, 264–269.
- Pintaud, J.C., Galeano, G., Balslev, H., Bernal, R., Borchsenius, F., Ferreira, E., de Granville, J.-J., Mejía, K., Millán, B., Moraes, M. R., Noblick, L., Stauffer, F. W., Kahn, F. (2008). The palms of South America: Diversity, distribution and evolutionary history. *Revista Peruana de Ecología* 15 (supl. 1), 7–29.
- Povilauskas, L. (2013). Palinología de angiospermas de la Formación Monte Chico (Cretácico Superior) de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 16, 115–126.
- Prasad, M., Khare, E. G., Singh, S. K. (2013). Plant fossils from the Deccan Intertrappean sediments of Chhindwara district, Madhya Pradesh, India: their palaeoclimatic significance. *Journal of the Palaeontological Society of India*. 58, 229–240.
- Quattrocchio, M., Volkheimer, W. (2000). Danian microfloras in Argentina. *Revista Española de Paleontología*, 15, 3–11.
- Ragonese, A.M. (1977). *Nothofagoxylon menendezii*, leño petrificado del Terciario de General Roca, Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 14, 75–86.
- Read J, Hope GS. (1996). Ecology of *Nothofagus* Forests of New Guinea and New Caledonia. En: Veblen T, Hill R, Read J, editors. The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests. New Haven: Yale University Press; p. 200–256.
- Reichgelt, T. West, Ch.K., Greenwood, D.R. (2018). The relation between global palm distribution and climate. *Scientific reports* 8, 4721.
- Rigby, J. F. (1995). A fossil *Cocos nucifera* L. fruit from the latest Pliocene of Queensland, Australia. Global environment and diversification of plants through geological time: Birbal Sahni Centennial Volume, Society of Indian Plant Taxonomists, Allahabad 379–381.

- Romanov, M. S., Bobrov, A. V. C., Wijesundara, D. S. A., Romanova, E. S. (2011). Pericarp development and fruit structure in borassoid palms (Arecaceae–Coryphoideae–Borasseae). *Annals of Botany*, 108, 1489–1502.
- Rodríguez, M. F., Casa, A., Dal Molin, C. N., Hernando, I. (2023). Hoja Geológica 3969–24 General Roca, provincia de Río Negro.
- Roth, I. (1977). Fruits of Angiosperms. En: *Encyclopedia of plant anatomy*. Gebruder Borntraeger, Berlin. 400–411.
- Savolainen, V., Anstett, M. C., Lexer, C., Hutton, I., Clarkson, J. J., Norup, M. V., Powell, M.P., Springate, D., Salamin, N., Baker, W. J. (2006). Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature*, 441, 210–213.
- Singh, H., Shukla, A., Mehrotra, R. C. (2016). A fossil coconut fruit from the early Eocene of Gujarat. *Journal of the Geological Society of India*, 87, 268–270.
- Shukla, A., Mehrotra, R. C., Guleria, J. S. (2012). *Cocos sahnii* Kaul: A *Cocos nucifera* L.-like fruit from the Early Eocene rainforest of Rajasthan, western India. *Journal of Biosciences* 37, 769–776.
- Smit, E. H. D. (1970). *Morphological and anatomical studies of the coconut*. Wageningen University and Research.
- Soares, K. P., Longhi, S. J., Witeck Neto, L., Assis, L. C. D. (2014). Palmeiras (Arecaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Rodriguésia*, 65, 113–139.
- Srivastava, R. A. S. H. M. I., y Srivastava, G. A. U. R. A. V. (2014). Fossil fruit of *Cocos* L. (Arecaceae) from Maastrichtian-Danian sediments of central India and its phytogeographical significance. *Acta Palaeobotanica*, 54, 67–75.
- Strömberg, C. A. (2011). Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annual review of Earth and planetary sciences*, 39, 517-544.

- Thomas, R., De Franceschi, D. (2013). Palm stem anatomy and computer-aided identification: the Coryphoideae (Arecaceae). *American Journal of Botany* 100, 289–313.
- Tomlinson, P.B. (2006). La singularidad de las palmeras. *Revista botánica de la Sociedad Linneana*, 151, 5–14.
- Tomlinson, P. B., Huggett, B. A. (2012). Longevidad celular y crecimiento primario sostenido en los tallos de las palmas. *Revista Americana de Botánica*, 99, 1891–1902.
- Tripathi, R. P., Mishra, S. N., Sharma, B. D. (1999). *Cocos nucifera* like petrified fruit from the Tertiary of Amarkantak, MP, India. *Journal of Palaeosciences*, 48, 251–255.
- Turazzini, G.F., Vilchez Barral, M.G. (2016). Primeros hallazgos fósiles de la Formación Chichinales (Mioceno temprano) en cercanías de la localidad Cerro Policía (Río Negro). XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana*. 44
- Uhl, N.W., Moore, H.E. (1971). The palm gynoeceum. *American Journal of Botany* 58, 945–992.
- Uliana, M. A. (1979). Geología de la región comprendida entre los ríos Colorado y Negro, Provincias de Neuquén y Río Negro (tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata).
- Van der Ham, R. W., Van Konijnenburg-van Cittert, J. H., Renkens, S., Hayes, P. A. (2022). The type of *Palmocarpon cretaceum* Miq., 1853 described from the Cretaceous of the Sint-Pietersberg, The Netherlands, is an Eocene *Nypa burtinii* (Brongn.) Ettingsh., 1879, most likely from the Brussels area, Belgium. *Fossil Imprint* 78, 44–50.
- Ventura, L.J.M, Mazzottini-dos-Santos, H. C., Mercadante-Simões, M. O., Lopes, P. S. N., Ribeiro, L. M. (2022). Pericarp histogenesis and histochemistry during fruit development in *Butia capitata* (Arecaceae). *Protoplasma* 259, 1521–1539.

Vera, E.I., Perez Loinaze, V.S., Llorens, M., Passalia, M.G., Bau, C. (2017). Sobre la presencia de *Palmoxylon* en la Formación Puntudo Chico (Campaniano–Maastrichtiano), Provincia de Chubut, Argentina. Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, noviembre de 2017. San Luis, Argentina. Resúmenes: 76.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292, 686–693.

Zona, S. (2003). Endosperm condition and the paradox of *Ptychococcus paradoxus*. *Telopea*, 10, 179–185.

Zona, S. (2005). A revision of *Ptychococcus* (Arecaceae). *Systematic Botany*, 30, 520–529.