



JOAQUÍN FRENGUELLI Y LAS ANGIOSPERMAS FÓSILES DE PATAGONIA

JOAQUÍN FRENGUELLI AND FOSSIL ANGIOSPERMS FROM PATAGONIA

En homenaje a Joaquín Frenguelli

María del C. Zamaloa^{1*}  & María A. Gandolfo² 

SUMMARY

1. Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina
2. L. H. Bailey Hortorium, Plant Biology Section, School of Integrative Plant Science, Cornell University, Ithaca, EE. UU.

*mzamaloa@gmail.com

Citar este artículo

ZAMALOA, M. C. & M. A. GANDOLFO. 2025. Joaquín Frenguelli y las angiospermas fósiles de Patagonia. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 60: 275-283.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v60.n3.49143>

Joaquín Frenguelli was a passionate naturalist who cultivated diverse branches of the natural sciences. In Paleobotany, he is recognized for his research on Patagonian Paleozoic and Mesozoic floras; however, he is less known for his work on Cenozoic angiosperms, including his pioneering work on the fossil record of she-oaks, eucalypts, and the Proteaceae. He did not choose these groups randomly, but rather because Frenguelli foresaw their biogeographical potential and evolutionary significance as prominent components of the Gondwana floras. Frenguelli recognized the value of fossils as direct evidence of past floristic distribution and interrelationships, which aid in reconstructing the history of the floras. His interest in phytogeography and his holistic view of vegetation, closely linked to geological structures and the environment, reflect his thinking and partly explain his diverse range of interests and research. He could undertake extensive work on entire floras or select certain groups he considered potentially significant. The angiosperms he studied are key elements linking the Cenozoic floras of Patagonia, Australia, and New Zealand, with each subsequent study reaffirming their importance as major components of the floras that were widely distributed in the past throughout the Southern Hemisphere, and experienced local extinctions that resulted in reduced or displaced ranges. This contribution highlights the legacy of these historical findings, their scientific value, subsequent advances, and the state of the art.

RESUMEN

Joaquín Frenguelli, fue un naturalista apasionado que cultivó diversas ramas de las ciencias naturales. En Paleobotánica es reconocido por sus investigaciones sobre floras paleozoicas y mesozoicas de Argentina y menos conocido por sus trabajos sobre angiospermas cenozoicas entre las que destacan trabajos pioneros en el registro fósil de casuarinas, eucaliptos y proteáceas. Estos tres grupos no fueron elegidos al azar sino porque Frenguelli vislumbraba su potencial interés biogeográfico y evolutivo como conspicuos componentes de las floras de Gondwana. Frenguelli reconocía el valor de los fósiles, como evidencia directa de la distribución e interrelaciones florísticas del pasado, para reconstruir la historia de las floras. Su interés por la fitogeografía y su visión integral de la vegetación, estrechamente ligada a las estructuras geológicas y al ambiente, reflejan su pensamiento y explican en parte la diversidad de sus intereses e investigaciones. Podía encarar extensos trabajos sobre floras completas o seleccionar ciertos grupos que consideraba potencialmente significativos. Las angiospermas estudiadas por él son elementos característicos que vinculan las floras cenozoicas de Patagonia, Australia y Nueva Zelanda, cuyo valor fue reafirmado por cada estudio subsiguiente confirmando que dichos taxones fueron componentes importantes y diversos de las floras patagónicas, ampliamente distribuidos en el pasado en el hemisferio sur, que experimentaron extinciones locales reduciendo o desplazando sus áreas. Esta contribución destaca el legado de esos hallazgos históricos, su valor científico, los subsiguientes avances y el estado del arte.

KEY WORDS

Argentina, *Casuarina*, *Eucalyptus*, fossils, Proteaceae.

PALABRAS CLAVE

Argentina, casuarinas, eucaliptos, fósiles, proteáceas.

Recibido: 20 Jun 2025

Aceptado: 15 Ago 2025

Publicado en línea: 30 Sep 2025

Publicado impreso: 30 Sep 2025

Editora: Georgina M. Del Fueyo 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUCCIÓN

Joaquín Frenguelli (JF, 1883-1958), médico por formación (Doctor en Medicina y Cirugía, títulos otorgados por la Real Universidad de Roma, Italia) y naturalista por vocación, fue un extraordinario y prolífico científico nacido en Roma que se radicó en Argentina en 1911 donde desarrolló toda su carrera (Fig. 1). Tuvo una extensa actuación institucional y académica, fue destacado docente e investigador y apasionado explorador que disfrutaba sus viajes de campo tanto por Argentina como por el exterior. Su nutrida producción científica abarcó casi todos los campos de las ciencias naturales incluyendo geología, estratigrafía, biogeografía, climatología, paleozoología, paleobotánica, zoología, botánica, micropaleontología, fitogeografía y antropología, entre otros (Riccardi, 2013).

Sus investigaciones en Paleobotánica se focalizaron en las floras del Paleozoico superior y Mesozoico inferior de Argentina, en especial aquellas procedentes de la región cordillerana (*e.g.*, Frenguelli, 1942, 1943a, ver bibliografía completa de JF en Riccardi, 2013). Sin embargo, sus aportes también se extendieron a otras regiones y unidades geológicas argentinas. En Patagonia, por ejemplo, dio a conocer numerosas floras mesozoicas, entre ellas las “pecopteroideas” del Pérmico de Santa Cruz (Frenguelli, 1953a), floras jurásicas de Cañadón Asfalto en Chubut (Frenguelli, 1949), Paso Flores en Neuquén (Frenguelli, 1937), floras cretácicas de las Sierras de San Bernardo en Chubut (Frenguelli, 1930) y río Chalia y Mata Amarilla en Santa Cruz (Frenguelli, 1953b). Analizó la relevancia del conocimiento de las floras para la geología y paleogeografía y sostuvo que las especies paleobotánicas bien determinadas constituyen las bases fundamentales para las interpretaciones estratigráficas y cronológicas (Frenguelli, 1953c). Además, extendió el análisis de las correlaciones de las floras estudiadas con otras floras en ese entonces conocidas del norte de Argentina y de Brasil e incluso de otras regiones más lejanas como India y Antártida.

Menos difundidas, pero igualmente trascendentes, fueron sus campañas e investigaciones sobre las plantas cenozoicas de Patagonia. De allí describió y ubicó estratigráficamente las paleofloras de Laguna del Hunco en Chubut (Frenguelli & Parodi, 1941; Frenguelli, 1943b), de Pico Quemado en Río Negro



Fig. 1. Joaquín Frenguelli (Roma, 1883-Santa Fe, 1958).

(Frenguelli, 1943c), de Río Turbio en Santa Cruz (Frenguelli, 1941), y confluencia de los ríos Limay y Traful en Neuquén (Frenguelli, 1953c). Respecto a las angiospermas, su interés quedó reflejado en un trabajo en el que recorre la historia de las distintas hipótesis y expone con detalle crítico el estado del arte en ese momento sobre el origen de las angiospermas y sus posibles ancestros paleozoicos o mesozoicos (Frenguelli, 1946).

JF fue partidario y defensor de las ideas propuestas por Alfred Wegener en 1912 sobre el movimiento de los continentes, que años más tarde se plasmarían en la aceptada “Teoría de la Deriva Continental”. Apoyaba la hipótesis de la vinculación en el pasado geológico de los continentes australes en el súper continente de Gondwana y las correlaciones de sus floras (en especial “la flora de *Glossopteris*”) y faunas, cuyo análisis profundo consideraba crucial para sustentar dichas vinculaciones gondwánicas.

También eran objeto de su especial interés las similitudes existentes actualmente entre las floras

que habitan altas latitudes australes (Australia, Nueva Zelanda y Sudamérica), ya señalada por Hooker en el siglo XIX, y un hecho hoy indudable en la literatura botánica. Movido por ese interés en indagar en la distribución presente y pasada de familias y géneros con “indiscutible valor para el conocimiento de las relaciones y el origen de nuestras floras cenozoicas” (Frenguelli, 1943c, p. 201), y convencido de la trascendencia de los fósiles descubiertos en sus viajes, dio a conocer la presencia en el pasado patagónico de elementos característicos que vinculan las floras australes, algunos de los cuales ya no crecen naturalmente en Sudamérica pero si lo hacen en Australia o Nueva Zelanda.

Sus hallazgos son fundacionales por su elevado impacto biogeográfico, en especial para Gondwana, y para el entendimiento de la fitogeografía histórica. Se trata de los primeros estudios en Patagonia de restos fósiles de casuarinas, eucaliptos y proteáceas, tres grupos que, a partir de los trabajos pioneros de JF, han sido y continúan siendo elementos insoslayables para encarar hipótesis ecológicas, filogenéticas, evolutivas y de conservación, entre otras. A modo de homenaje y reconocimiento, en esta contribución recorreremos en forma sucinta la evolución del estudio, desde su primera mención hasta el presente, de los tres grupos mencionados y sobre los que JF avizoró la importancia, que trascendió el aspecto exclusivamente florístico, hace más de 80 años.

Restos de *Casuarina* en el Mioceno de El Mirador, Patagonia Central (1943b)

Bajo este título JF describe, en 1943, con cuidadoso detalle la impronta de una porción de “rama fructífera” de poco más de 4 cm de largo portadora de 4 conos o infrutescencias de 1 cm de largo dispuestos alternadamente en nudos sucesivos (Fig. 2) y que asigna a la especie *Casuarina patagonica*. Aunque descripta en una nota breve y preliminar, JF la considera una contribución particularmente valiosa ya que demuestra la presencia en Patagonia de restos de *Casuarina*, “un representante de uno de los géneros más genuinos de la flora australiana” (*sic*). Este espécimen depositado en el Museo de La Plata (LPPB), fue colectado por él en la localidad fosilífera conocida en ese entonces como El Mirador (Berry, 1925), hoy reconocida como la localidad de Laguna del Hunco y cuya edad corresponde al Eoceno



Fig. 2. *Gymnostoma patagonicum*. Holotipo LPPB 20415. Escala= 1 cm.

temprano (~52 Ma, Hajek *et al.*, 2025).

Esta contribución constituye el primer registro fósil de la familia Casuarinaceae a nivel mundial y fue por muchos años referencia obligada, por ser la única de Sudamérica, para analizar posibles escenarios paleofitogeográficos, paleoecológicos y evolutivos del hemisferio austral, a medida que se fueron descubriendo restos fósiles de Casuarináceas en Australia y Nueva Zelanda (*e.g.*, Romero, 1978; Campbell & Holden, 1984; Hill, 1990; Hill & Carpenter, 1991; Dilcher *et al.*, 1990; Pole, 1993). Christophel (1980) estudiando fósiles de Australia sugirió que el ejemplar descripto por JF debía ubicarse en *Gymnostoma*, un nuevo género establecido por Johnson (1980) quien dividió el género *Casuarina* en cuatro géneros: *Casuarina*, *Allocasuarina*, *Gymnostoma* y *Ceuthostoma*, todos actualmente con distribución restringida a Australasia.

Más de medio siglo después de aquel primer hallazgo se realizaron varias expediciones y trabajos de campo intensivos en varios afloramientos de Laguna del Hunco donde se coleccionaron numerosas improntas y compresiones asignables a la familia Casuarinaceae. Zamaloa *et al.* (2006) analizaron esos nuevos materiales y re-examinaron el material original tipo descrito por JF que asignaron a la especie *Gymnostoma patagonicum* (Frenguelli). También reconocieron dos nuevas especies de infrutescencias de *Gymnostoma*, *G. archangelskyi* y *G. argentinum*, una inflorescencia estaminada con polen, y abundantes tallos estriados con verticilos de hojas reducidas características, demostrando que la familia era diversa y estaba bien establecida en las comunidades vegetales eocenas de Patagonia, aunque los alcances de su distribución geográfica aún quedan pendientes de confirmación (Zamaloa *et al.*, 2006).

El estudio de la familia Casuarinaceae continuó incrementándose en las últimas décadas consolidándose su valor como elemento relictual de las floras de Gondwana que evidencia la estrecha vinculación de las biotas australes (e.g., Kooyman *et al.*, 2014; Barreda *et al.*, 2021; Gandolfo & Zamaloa, 2021), un demorado reconocimiento al hallazgo pionero registrado por JF.

Restos del género «*Eucalyptus*» en el Mioceno del Neuquén (1953d)

El precedente es el título (*sic*) del trabajo en el cual JF describe en 1953 la impronta de un grupo de tres pequeños frutos capsulares de unos 6 mm de diámetro unidos a un pedúnculo que consideró afines a *Eucalyptus* y denominó *Eucalyptus patagonicus* (hoy *E. patagonica*, Fig. 3) y que corresponde a la primera mención de la presencia nativa del género en Sudamérica. *Eucalyptus*, perteneciente a la familia Myrtaceae, hoy crece naturalmente en Australia e islas cercanas, y aunque es extensamente cultivado con fines ornamentales y comerciales, no crece naturalmente en Sudamérica. En el trabajo JF destaca la importancia de sumar un elemento nativo australiano a la flora terciaria sudamericana (p. 213).

El fósil había sido encontrado por el Dr. Licciardo en las proximidades de la mina de carbón Jorge Newbery, cerca de la confluencia de los ríos Neuquén y Triful, en la provincia de Neuquén, en rocas de edad oligoceno-miocena (~ 20-27 Ma). Estos frutos sumados a las hojas fósiles previamente descriptas por E. W. Berry (1925, 1938) como *Myrcia chubutensis*

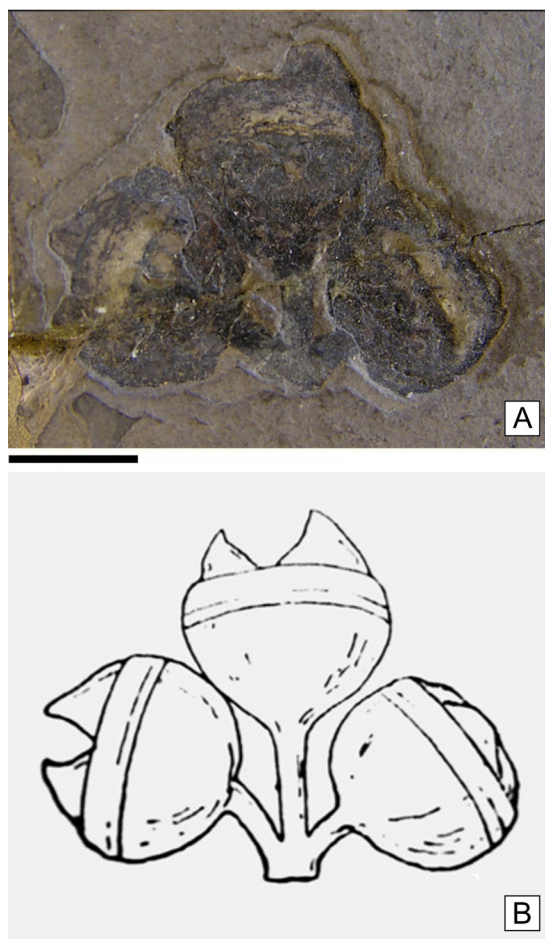


Fig. 3. *Eucalyptus patagonica*. **A:** Holotipo LPPB 10998. **B:** Esquema interpretativo realizado por Frenguelli (1953, p. 211). Escalas= 0,5 cm.

en Laguna del Hunco (Chubut) y Río Pichileufú (Río Negro), quien sugirió su posible vinculación con el género, fueron por mucho tiempo evidencia controvertida de la presencia de *Eucalyptus* en Patagonia (e.g., Johnson & Briggs, 1984; Hill, 1994; Hill *et al.*, 1999) cuando se trataba de vincular los fósiles hallados en Australasia y Sudamérica.

A principios de este siglo varias expediciones recorrieron la región noroeste de Chubut y realizaron extensas colecciones paleobotánicas en distintas localidades con afloramientos de edad eocena obteniendo abundante material vinculado a nuevas especies del género *Eucalyptus*. Entre los fósiles se hallaron hojas (*Eucalyptus frenguelliana*), frutos

solitarios y en infrutescencias de morfología diversa (*E. caldericola*), incluso pimpollos (*E. lynchiae*) y flores con polen (*E. xoshemium*) (Wilf *et al.*, 2003, 2005; Gandolfo *et al.*, 2011; Hermesen *et al.*, 2012; Zamaloa *et al.*, 2020), los cuales fueron comparados con los materiales históricos publicados por E. W. Berry (1938) y Frenguelli (1953d). Asimismo, los caracteres de los fósiles fueron incorporados a matrices de taxones actuales, morfológicas y moleculares combinadas, para ser analizados en un marco filogenético (Gandolfo *et al.*, 2011) cuyos resultados confirmaron la posición taxonómica de los fósiles en el género *Eucalyptus*. Desafortunadamente la identificación de *E. patagonica* continúa siendo dudosa debido a la pobre preservación del ejemplar fósil exhumado por JF (Hermesen *et al.*, 2012).

Estos estudios son los únicos que documentan la presencia de *Eucalyptus* fuera de su actual área de distribución. Asimismo, los fósiles patagónicos son los más antiguos del género a nivel mundial y demuestran, ahora sí en forma fehaciente, la presencia de *Eucalyptus* en Patagonia hace al menos 53 Ma y por ende su extendida distribución geográfica en el pasado ocupando amplias regiones gondwánicas desde Australasia a Sudamérica. Actualmente la inclusión de los fósiles patagónicos vinculados a *Eucalyptus* es ineludible al momento de evaluar escenarios paleofitogeográficos y evolutivos australes (Ladiges *et al.*, 2003; Bayly, 2016; Hill *et al.*, 2016; Barreda *et al.*, 2021; Wilf & Kooyman, 2025).

Proteáceas del Cenozoico de Patagonia (1943c)

Éste es el título de otro trabajo emblemático de JF. Las proteáceas constituyen una de las familias más numerosas y diversas del hemisferio sur con aproximadamente 70 géneros y más de 1000 especies y es considerada un grupo relictual de Gondwana dada su distribución disyunta que incluye África, Sudamérica y Australasia (Weston & Crisp, 1994). En Argentina actualmente habitan cinco géneros: *Embothrium*, *Lomatia* y *Gevuina*, restringidos a la región andino-patagónica, *Roupala* en el noreste y *Orites*, con distribución disyunta en Salta y Patagonia (Xifreda & Sanso, 2001).

La familia tuvo una representación significativa en el pasado dejando un abundante registro fósil que incluye hojas, frutos, polen y maderas. Su presencia en el Cenozoico en Patagonia se conoce desde principios del siglo XX por los trabajos de E. W. Berry en los yacimientos eocenos de Laguna del Hunco en Chubut

(Berry, 1925) y Río Pichileufú (Berry, 1938) en Río Negro en los que describe dos especies a partir de improntas incompletas de hojas. JF coleccionó abundante y bien preservado material paleobotánico, probablemente en la misma localidad estudiada por E. W. Berry en 1925. De esa colección, depositada en el Museo de Ciencias Naturales de La Plata, JF revisó, describió e ilustró hojas que asignó al género *Lomatia* procedentes de Laguna del Hunco a las que sumó otras de los estratos oligocenos-miocenos de la localidad de Pico Quemado en Río Negro (Frenguelli, 1943c). En ese trabajo JF verifica la presencia del género *Lomatia* en Patagonia con una nueva especie: *Lomatia patagonica* Frenguelli basada en una impronta foliar hallada en la zona de Pico Quemado (Fig. 4). También destaca el indiscutible valor del género, presente hoy solo en Australia y Sudamérica, para el “conocimiento de las relaciones y el origen de nuestra flora cenozoica” (p. 201).



Fig. 4. *Lomatia patagonica*. Holotipo LPPB 335. Escala 1: cm.

Unos pocos trabajos se produjeron en años subsiguientes basados en material fósil procedente de los mismos yacimientos norpatagónicos que registraron hallazgos puntuales de distintas especies representadas por hojas, frutos y maderas, como hojas de *Roupala patagonica* Durango & Romero (1988), frutos de *Orites bivascularis* Romero *et al.* (1988) y una raíz de *Lomatia* sp. (Ancibor, 1989).

Gonzalez *et al.* (2007) publicaron la revisión más reciente y exhaustiva de las proteáceas fósiles argentinas. En la misma incluyeron fósiles de nuevas campañas, ejemplares depositados en colecciones de Argentina y de USA y material actual de herbarios que usaron como referencia comparativa. Como resultado enmendaron diagnosis, designaron ejemplares tipo y establecieron comparaciones con especies vivientes. Reconocieron la existencia de tres especies fósiles de hojas de *Lomatia* (*L. occidentalis*, *L. patagonica* y *L. preferruginea*), una de hojas de *Roupala* (*R. patagonica*) y una de frutos de *Orites* (*O. bivascularis*), mientras que la presencia de hojas de *Embothrium* es aún dudosa en las paleofloras patagónicas por ellos estudiadas.

Tal como lo anticipara JF, la importancia de la historia pasada de esta familia netamente gondwánica se ve reflejada en los diversos análisis paleoambientales, evolutivos y biogeográficos que incluyen los registros fósiles (*e.g.*, Carpenter, 2012; Milner *et al.*, 2015; Barreda *et al.*, 2020).

CONSIDERACIONES FINALES

JF reconocía el valor del registro fósil como un dato concreto que brinda evidencia tanto de la distribución como de las interrelaciones florísticas del pasado y que constituye una valiosa herramienta para reconstruir la historia de las floras. Demostró un particular interés por la fitogeografía y en especial de América del Sur. En su trabajo sobre la fitogeografía de Argentina dejó expresada su apreciación sobre la misma como herramienta que debe servir para “descubrir las razones geográficas que determinan la distribución de las especies, la presencia o ausencia de entidades específicas determinadas y las diferencias íntimas entre sociedades vegetales morfológicamente semejantes” (Frenguelli, 1940 p. 66). En el mismo trabajo sostuvo que el estudio de cualquier forma vegetal debe considerar necesariamente su

vinculación con la superficie terrestre, con formas análogas que existen en otras regiones geográficas, con las condiciones que determinan su distribución presente y pasada, o sea indagar cómo a través del tiempo cada forma llega a sus condiciones actuales (principio histórico).

Refiriéndose a la vinculación vegetación-clima afirmó, por ejemplo, que el carácter de las floras fósiles de Patagonia indica que durante gran parte del Cenozoico reinaba en la región un clima subtropical húmedo similar al de las selvas del sur de Brasil. Con respecto a la vinculación geológica, estimó que la presencia de floras cenozoicas semejantes en regiones subandinas argentinas y chilenas indicaría que la altura de la cordillera de los Andes no era todavía tan considerable como para actuar de barrera biológica o climática (Frenguelli, 1953c).

Esta visión integral de la vegetación estrechamente asociada a las estructuras geológicas, al suelo y al clima, refleja su pensamiento y explica en parte la diversidad de sus intereses e investigaciones. Por ejemplo, encaró extensos trabajos sobre floras completas como la flora del Gondwana superior, que lo llevó a publicar una serie de más de 30 entregas y, en otras ocasiones, seleccionó y estudió ciertos elementos de las floras que consideró potencialmente valiosos, más allá de la asociación florística que integraban, como por ejemplo su trabajo sobre *Sagenopteris* en el Triásico de Neuquén, *Cladophlebis* en Argentina, las araucarias de Patagonia o los grupos del Cenozoico tratados en esta contribución. En estos trabajos sobre angiospermas JF puso especial énfasis en señalar el interés biogeográfico de cada grupo presente tanto desde el punto de vista de sus vinculaciones gondwánicas como de las posibles causas que promovieron las sucesiones florísticas durante del Cenozoico.

Varios autores prosiguieron con sus ideas de focalizar la investigación en los taxones que hoy no crecen naturalmente en las regiones en que se encuentran como fósiles obteniendo resultados interesantes. Por ejemplo, Hill y Carpenter (1991) analizaron la distribución pasada de los elementos representativos de las floras del sur de Australia, Nueva Zelanda y sur de Sudamérica, aquí incluyeron, entre otros, los registros históricos de *Eucalyptus* y Casuarinaceae, que en ese momento eran los únicos conocidos, y encontraron que la

asociación *Eucalyptus* / Casuarinaceae también se dio en el Cenozoico de Nueva Zelanda, mientras hoy ambos taxones se encuentran allí extinguidos. Otros autores (e.g., Kooyman *et al.*, 2014) aplicaron la información de los fósiles cenozoicos de Australasia y Patagonia para evaluar la persistencia en el tiempo de las asociaciones boscosas australes y para estimar cuán significativa es su señal florística actual.

Los estudios posteriores basados en las colecciones realizadas por JF prospectaron y coleccionaron en numerosas localidades de Patagonia produciendo un incremento importante en la información paleobotánica del Cenozoico. El registro de hojas sumado al de polen y maderas (Barreda *et al.*, 2021) demostró que las floras patagónicas experimentaron durante el Eoceno un marcado aumento (máximo) de la diversidad de los componentes gondwánicos con respecto a la flora total (incremento similar al que ocurre en las floras coetáneas de Australia) y en un breve lapso subsiguiente se produjeron los mayores reemplazos de los taxones gondwánicos tropicales como *Eucalyptus* y *Gymnostoma* por taxones de clima templado frío, como *Nothofagus*, conforme se producía un desmejoramiento climático.

Los estudios recientes confirman que las casuarinas, eucaliptos y proteáceas fueron componentes importantes y diversos de las floras cenozoicas de Patagonia que ocuparon áreas más extendidas en el hemisferio sur y que experimentaron extinciones locales que redujeron o desplazaron su distribución geográfica. Probablemente estos taxones fueron especialmente elegidos por JF tanto por su valor paleofitogeográfico como por incrementar el número de “elementos florísticos” que vinculan las floras cenozoicas de Patagónica, Australia y Nueva Zelanda, valor que ha sido ratificado por cada estudio subsiguiente. Cada nuevo hallazgo fósil fue y es significativo bajo múltiples aspectos (e.g. sistemático, paleoflorístico, evolutivo, biogeográfico, paleoambiental) y da nuevo impulso al legado visionario de JF iniciado hace más de 80 años atrás.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Ambas autoras han contribuido al diseño y realización del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

A las Dras. J. Bodnar y G. Del Fueyo por invitarnos a participar en esta edición especial homenaje del Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica con motivo de cumplirse su 80 aniversario. A los dos revisores anónimos y a la editora Dra. G. Del Fueyo por sus valiosas sugerencias. A M. Lafuente Diaz y G. Del Fueyo por facilitarnos copia de la fotografía de J. Frenguelli. A P. Knigh, encargado de la Colección Paleobotánica del Museo de la Plata, por facilitarnos la fotografía del holotipo de *Lomatia patagonica*. Esta contribución fue financiada en parte por una subvención de la National Science Foundation (US) EAR 1925552 a MAG.

BIBLIOGRAFÍA

- ANCIBOR, E. 1989. Determinación xilológica de una raíz petrificada de Proteaceae de la Formación Río Turbio (Eoceno), Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 25: 289-295.
- BARREDA, V. D., M. C. ZAMALOA, M. A. GANDOLFO, C. JARAMILLO & P. WILF. 2020. Early Eocene spore and pollen assemblages from the Laguna del Hunco fossil lake beds, Patagonia, Argentina. *Int. J. Plant Sci.* 181: 594-615. <https://doi.org/10.1086/708386>
- BARREDA, V. D., L. PALAZZESI, R. R. PUJANA, C. PANTI & S. NOETINGER. 2021. The Gondwanan heritage of the Eocene–Miocene Patagonian floras. *J. S. Am. Earth Sci.* 107: 103022. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.103022>
- BAYLY, M. J. 2016. Phylogenetic studies of eucalypts: fossils, morphology and genomes. *Proc. R. Soc. Vic.* 128: 12-24. <https://doi.org/10.1071/RS16002>
- BERRY, E. W. 1925. A Miocene flora from Patagonia. *Johns Hopkins Univ. Stud. Geol.* 6: 183-251.
- BERRY, E. W. 1938. Tertiary flora from the Río Pichileufú, Argentina. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 12: 1-149.
- CAMPBELL, J. D. & A. M. HOLDEN. 1984. Miocene casuarinacean fossils from Southland and Central Otago, New Zealand. *New Zeal. J. Bot.* 22: 159-167. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1984.10425242>
- CARPENTER, R. J. 2012. Proteaceae Leaf Fossils: Phylogeny, Diversity, Ecology and Austral Distributions. *Bot. Rev.* 78: 261-287. <https://doi.org/10.1007/s12229-012-9099-y>

- CHRISTOPHEL, D. C. 1980. Occurrence of *Casuarina* megafossils in the Tertiary of south-eastern Australia. *Aus. J. Bot.* 28: 249-259.
<https://doi.org/10.1071/BT9800249>
- DILCHER, D. L., D. C. CHRISTOPHEL, J. R. BHAGWANDIN & L. J. SCRIVEN. 1990. Evolution of the Casuarinaceae: morphological comparisons of some extant species. *Amer. J. Bot.* 77: 338-355.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1990.tb13563.x>
- DURANGO DE CABRERA J. & E. J. ROMERO. 1988. *Roupala patagonica* n. sp. de Laguna del Hunco (Paleoceno), Provincia Chubut, Argentina. En: *Libro de Actas del 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 3: 121-124, Mendoza.
- FRENGUELLI, J. 1930. Sobre restos de vegetales procedentes del Chubutiano de la Sierra de San Bernardo en el Chubut. *Anal. Soc. Ci. Santa Fe* 2: 29-89.
- FRENGUELLI, J. 1937. La flórula jurásica de Paso Flores en el Neuquén, con referencias a la de Piedra Pintada y otras floras jurásicas argentinas. *Rev. Mus. La Plata (N. S.), Paleo.* 1: 67-108.
- FRENGUELLI, J. 1940. Rasgos principales de Fitogeografía Argentina. *Rev. Mus. La Plata (N. S.), Bot.* 3: 65-181.
- FRENGUELLI, J. 1941. Nuevos elementos florísticos del Magellaniano de Patagonia Austral. *Notas Mus. La Plata*, 6, *Paleo.* 30: 173-202.
- FRENGUELLI, J. 1942. Contribuciones al conocimiento de la flora del Gondwana superior en la Argentina, 1- X. *Notas Mus. La Plata*, 7, *Paleo.* 42-51: 265-353.
- FRENGUELLI, J. 1943a. Contribuciones al conocimiento de la flora del Gondwana superior en la Argentina. XI - XIV. *Notas Mus. La Plata*, 8, *Paleo.* 57-60: 401-430.
- FRENGUELLI, J. 1943b. Restos de Casuarina en el Mioceno de El Mirador, Patagonia Central. *Notas Mus. La Plata*, 8, *Paleo.* 56: 349-354.
- FRENGUELLI, J. 1943c. Proteáceas del Cenozoico de Patagonia. *Notas Mus. La Plata*, 8, *Paleo.* 52: 201-213.
- FRENGUELLI, J. 1946. El origen de las Angiospermas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 1: 169-208.
- FRENGUELLI, J. 1949. Los estratos con *Estheria* en el Chubut (Patagonia). *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 4: 11-24.
- FRENGUELLI, J. 1953a. Las pecopteroides del Pérmico del Chubut. *Notas Mus. La Plata*, 16, *Paleo.* 99: 287-296.
- FRENGUELLI, J. 1953b. La flora fósil de la región del alto Río Chalia en Santa Cruz (Patagonia). *Notas Mus. La Plata*, 16, *Paleo.* 98: 239-257.
- FRENGUELLI, J. 1953c. Recientes progresos en el conocimiento de la geología y la paleografía de Patagonia, basados sobre el estudio de sus plantas fósiles. *Rev. Mus. La Plata (N. S.), Geol.* 4, 27: 321-342.
- FRENGUELLI, J. 1953d. Restos del género «*Eucalyptus*» en el Mioceno del Neuquén. *Notas Mus. La Plata*, 16, *Paleo.* 97: 209-213.
- FRENGUELLI, J. & L. R. PARODI. 1941. Una chusquea fósil de El Mirador (Chubut). *Notas Mus. La Plata*, 6, *Paleo.* 32: 235-238.
- GANDOLFO, M. A. & M. C. ZAMALOA. 2021. Macroevolutionary changes in the fossil plant record: Key examples from the Cretaceous-Paleogene of Patagonia, Argentina. *J. S. Am. Earth Sci.* 110: 103250.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103250>
- GANDOLFO, M. A., E. J. HERMSEN, M. C. ZAMALOA, K. C. NIXON, C. C. GONZÁLEZ & K. R. JOHNSON. 2011. Oldest known *Eucalyptus* macrofossils are from South America. *PLoS One* 6: e21084.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021084>
- GONZALEZ, C. C., M. A. GANDOLFO, M. C. ZAMALOA, N. R. CÚNEO & K. R. JOHNSON. 2007. Revision of the Proteaceae macrofossil record from Patagonia, Argentina. *Bot. Rev.* 73: 235-266.
[https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2007\)73\[235:ROT PMR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2007)73[235:ROT PMR]2.0.CO;2)
- HAJEK, E. A., J. M. KRAUSE, P. WILF & M. D. SCHMITZ. 2025. Sedimentological controls on plant-fossil preservation in an Eocene caldera-lake fill: A high-resolution, age-constrained record from the Tufolitas Laguna del Hunco, Chubut Province, Argentina. *Palaio* 40: 114-129.
<https://doi.org/10.2110/palo.2024.024>
- HERMSEN, E. J., M. A. GANDOLFO & M. C. ZAMALOA. 2012. The fossil record of *Eucalyptus* in Patagonia. *Amer. J. Bot.* 99: 1356-1374.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1200025>
- HILL, R. S. 1990. Evolution of the modern high latitude southern hemisphere flora: evidence from the Australian macrofossil record. En: *Libro de Actas del 3º International Organization of Palaeobotany Conference*, pp. 31-42, Melbourne.
- HILL, R. S. 1994. The history of selected Australian taxa. En: HILL, R. S. (ed.), *History of the Australian vegetation: Cretaceous to Recent*, pp. 390-420. Cambridge University Press, Cambridge.
<https://doi.org/10.20851/australian-vegetation>

- HILL, R. S. & R. J. CARPENTER. 1991. Extensive past distribution for major Gondwanic floral elements: macrofossil evidence. En: BANKS, M. R., S. J. SMITH, A. E. ORCHARD & G. KANTVILAS, (eds.) *Aspects of Tasmanian botany: a tribute to Winifred Curtis*, pp. 239-247. Royal Society of Tasmania, Hobart.
- HILL, R. S., E. TRUSWELL, S. MCLOUGHLIN & M. DETTMANN. 1999. The evolution of the Australian flora: Fossil evidence. En: ORCHARD, A. E. (ed.), *Flora of Australia*, vol. 1: 251-320. CSIRO, Melbourne.
- HILL, R. S., Y. K. BEER, K. E. HILL, E. MACIUNAS & C. C. WAINMAN. 2016. Evolution of the eucalypts – an interpretation from the macrofossil record. *Aust. J. Bot.* 64: 600-608.
<https://doi.org/10.1071/BT16117>
- JOHNSON, L. A. S. 1980. Notes on Casuarinaceae. *Telopea* 2: 83-84. <https://doi.org/10.7751/telepeal9804114>
- JOHNSON, L. A. S. & B. G. BRIGGS. 1984. Myrtales and Myrtaceae - A phylogenetic analysis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 700-756.
<https://doi.org/10.2307/2399159>
- KOORYMAN, R. M., P. WILF, V. D. BARREDA, R. J. CARPENTER, G. J. JORDAN & P. H. WESTON. 2014. Paleo-Antarctic rainforest into the modern Old-World tropics: The rich past and threatened future of the “southern wet forest survivors”. *Amer. J. Bot.* 101: 2121-2135.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1400340>
- LADIGES, P. Y., F. UDOVICIC & G. NELSON. 2003. Australian biogeographical connections and the phylogeny of large genera in the plant family Myrtaceae. *J. Biogeogr.* 30: 989-998.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00881.x>
- MILNER, M. L., P. H. WESTON, M. ROSSETTO & M. D. CRISP. 2015. Biogeography of the Gondwanan genus *Lomatia* (Proteaceae): vicariance at continental and intercontinental scales. *J. Biogeogr.* 42: 2440-2451. <https://doi.org/10.1111/jbi.12588>
- POLE, M. 1993. Early Miocene flora of the Manuhirikia Group, New Zealand. 7. Myrtaceae, including *Eucalyptus*. *J. Roy. Soc. New Zeal.* 23: 313-328.
<https://doi.org/10.1080/03036758.1993.10721229>
- RICCARDI, A. C. 2013. Joaquín Frenguelli: Vida y obra científica. En: ALONSO, R. N. (ed.), *Actas del 3º Congreso Argentino de Historia de la Geología*, pp. 169-219. Mundo Gráfico Editorial, Salta.
- ROMERO, E. J. 1978. Paleoeología y paleofitogeografía de las taofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15: 209-227.
- ROMERO, E. J., M. C. DIBBERN & M. A. GANDOLFO. 1988. Revisión de *Lomatia bivascularis* (Berry) Frenguelli (Proteaceae) del yacimiento de la Laguna del Hunco (Paleoceno), Pcia. del Chubut. En: Libro de Actas del 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 3: 125-130, Mendoza, 1986.
- WEGENER, A. 1912. Die Herausbildung der Großformen der Erdrinde (Kontinente und Ozeane) auf geophysikalischer Grundlage. *Petermanns Geogr. Mitt.* 63: 185-195, 253-256, 305-309 (en alemán).
- WESTON, P. H. & M. D. CRISP. 1994. Cladistic biogeography of waratahs (Proteaceae: Embothriaceae) and their allies across the Pacific. *Austral. Syst. Bot.* 7: 225-249. <https://doi.org/10.1071/SB9940225>
- WILF, P. & R. M. KOORYMAN. 2025. Paleobotany reframes the fiery debate on Australia’s rainforest edges. *New Phytol.* 245: 1355-1365.
<https://doi.org/10.1111/nph.20301>
- WILF, P., N. R. CÚNEO, K. R. JOHNSON, J. F. HICKS & J. D. OBRADOVICH. 2003. High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science* 300: 122-125. <https://doi.org/10.1126/science.1080475>
- WILF, P., K. R. JOHNSON, N. R. CÚNEO, M. E. SMITH & M. A. GANDOLFO. 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *Am. Nat.* 165: 634-650.
<https://doi.org/10.1086/430055>
- XIFREDA, C. C. & A. M. SANSO. 2001. Proteaceae. En: ZULOAGA, F. O. & O. MORRONE (eds.), Instituto Darwinion, *Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina II — Dicotiledoneae*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri.
- ZAMALOA, M. C., M. A. GANDOLFO, C. C. GONZÁLEZ, E. J. ROMERO & P. WILF. 2006. Casuarinaceae from the Eocene of Patagonia, Argentina. *Int. J. Plant Sci.* 167: 1279-1289.
<https://doi.org/10.1086/507873>
- ZAMALOA, M. C., M. A. GANDOLFO & K. C. NIXON. 2020. 52 million years old *Eucalyptus* flower sheds more than pollen grains. *Amer. J. Bot.* 107: 1763-1771. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1569>

