

## Análisis evolutivo de la vegetación cenozoica en las provincias de Chubut y Santa Cruz (Argentina) con especial atención en las comunidades herbáceo-arbustivas

Luis PALAZZESI<sup>1,2</sup>, Viviana BARREDA<sup>1</sup> & Aido R. PRIETO<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Sección Paleopalínología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".

Av. Á. Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina. lpalazzesi@macn.gov.ar, vbarreda@macn.gov.ar.

<sup>2</sup>Laboratorio de Paleocología y Palinología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. aprieto@mdp.edu.ar.

**Abstract: Evolutionary trends of Cenozoic vegetation from Chubut and Santa Cruz Provinces (Argentina) with special attention in herbaceous-shrubby communities.** The vegetational evolution from Chubut and Santa Cruz during the Cenozoic, considering fossil spore-pollen assemblages, was analyzed. Particular attention was placed on herbaceous and shrubby communities. A vegetation dominated by tropical elements would have developed during the Paleocene. No evidence of open vegetation was recorded. Similar communities were recognized at the Early Eocene, being later replaced by "mixed" forests with both neotropical and antarctic elements occupying most of emerged lands. Great paleogeographic and tectonic events affected Patagonia during the Oligocene and even more clearly at Early Miocene. An expansion of open vegetation patches with Chenopodiaceae, Ephedraceae, Asteraceae and Poaceae (common in recent patagonian steppe) was registered. However, forests were still abundant. From Late Miocene, xerophitic conditions were established in the patagonian coast, with a shrubby vegetation dominating the area. No spore pollen records for the Pliocene nor for most Quaternary are available. Spore-pollen assemblages for Late Pleistocene and Holocene suggest vegetational changes, likely linked with atmospheric circulation patterns and glaciation, gradually reaching the current phytogeographic configuration.

**Key words:** Palynology, herbaceous and shrubby vegetation, Chubut and Santa Cruz Provinces, Cenozoic.

Las comunidades herbáceo-arbustivas que se conocen hoy en Patagonia, dominadas por angiospermas (principalmente por gramíneas y compuestas), son unidades de vegetación de características modernas y que tienen escasos representantes en el registro fósil anterior al Neogeno. Los términos hierba y arbusto hacen referencia a las formas biológicas de las plantas de una determinada comunidad. Así el estrato herbáceo está integrado por hierbas (plantas no leñosas) y el arbustivo por componentes que, si bien son leñosos, no llegan a adquirir una forma arborescente. Durante el Cenozoico comenzaron a definirse estos tipos fisonómicos, asociados con las apariciones y diversificaciones de la mayoría de las familias de angiospermas que integran tales comunidades. Los cambios evolutivos en la vegetación, desde selvas y bosques húmedos, a principios del Cenozoico, al desarrollo en la actualidad de amplias estepas con formas mejor adaptadas a condiciones rigurosas en amplios sectores del planeta, estuvieron controlados por los importantes eventos geodinámicos

que ocurrieron durante los últimos 65 Ma (Zachos *et al.*, 2001).

La vegetación hoy dominante en el sector extra andino de la Patagonia es la estepa, con sus distintas fisonomías (herbácea, herbáceo-arbustiva o arbustiva). El clima es árido, ventoso y muy frío, con temperaturas medias anuales por debajo de los 10° C. Sólo en los sectores andinos, donde las precipitaciones son relativamente elevadas, se desarrollan los bosques.

En este trabajo se propone un esquema sobre la evolución de la vegetación en las provincias de Chubut y Santa Cruz durante el Cenozoico, con especial atención en las comunidades herbáceo-arbustivas, a partir del análisis crítico de la información palinológica disponible (Figs. 1-2). Se omitieron en esta revisión los resúmenes o trabajos cuyos resultados dieran lugar a controversias no claramente fundamentadas.

Como el polen y las esporas representan a la vegetación que los produce, es posible interpretar sus cambios a partir de los registros esporopolínicos.

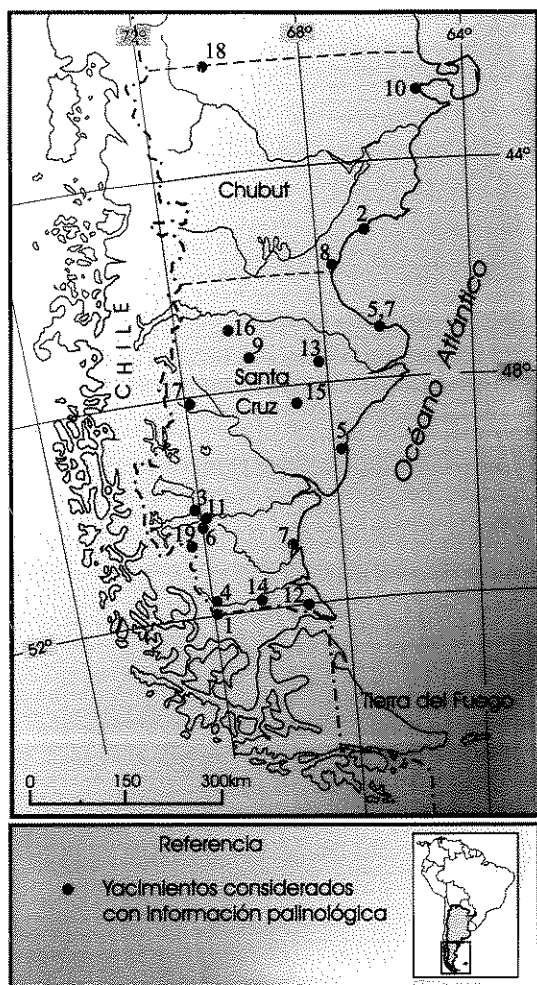


Fig. 1. Mapa de ubicación del área de estudio y localidades consideradas.

En este trabajo se consideraron las afinidades botánicas actuales de los granos de polen y esporas que constituyen las asociaciones palinológicas fósiles. El conocimiento de dichas afinidades permite hipotetizar sobre la evolución de la paleoflora. Para el Paleogeno, los tipos morfológicos con afinidades botánicas actuales son comparativamente escasos. En el Neogeno y, de manera más clara, en el Cuaternario, los tipos polínicos identificados son asignados con mayor precisión a familias y géneros actuales. La asignación de herbáceo y arbustivo para los tipos polínicos representados por familias (por ej. asteráceas, quenopodiáceas) se basa en el supuesto que, hoy día en el área, éstas se encuentran constituidas principalmente por especies que tienen esa forma biológica.

Numerosas contribuciones delinearon algunos de los cambios ocurridos en las comunidades vege-

tales durante el Cenozoico de Sudamérica austral mediante el análisis integrado del registro paleobotánico y palinológico (Menéndez, 1971; Volkheimer, 1971; Romero, 1978, 1986, 1993; Markgraf *et al.*, 1996; Hinojosa & Villagrán, 1997; Villagrán & Hinojosa, 1997; Troncoso & Romero, 1998). La mayoría de estos trabajos se centraron en el estudio de los bosques australes, sin hacer referencia directa a las comunidades herbáceas o arbustivas que son especialmente analizadas en este trabajo.

Para integrar los datos palinológicos provenientes de diferentes secuencias temporales fue necesario tener presente la escala espacio temporal utilizada en las contribuciones analizadas. En general, estas escalas no son comparables cuando se relacionan el Pleistoceno tardío y el Holoceno con el resto del Cenozoico (Paleogeno y Neogeno). Otro factor limitante es el desigual nivel de información palinológica disponible para el Cenozoico de las provincias del Chubut y Santa Cruz, donde existen épocas completas sin datos (Fig. 2). Esta falta de registros se debe principalmente a la ausencia de secuencias sedimentarias fértiles desde el punto de vista palinológico o a su escasa prospección. Teniendo en cuenta estas limitaciones, que son inherentes al nivel del conocimiento actual y a las distintas metodologías empleadas (Martin, 1984), la consideración de los espectros esporopolínicos en un intervalo de tiempo determinado permite interpretar la dinámica de las comunidades vegetales y, también, establecer un esquema evolutivo general el cual puede perfeccionarse a medida que se avance en el conocimiento.

## CAMBIOS FLORÍSTICOS EN CHUBUT Y SANTA CRUZ

### Paleogeno-Neogeno

Durante el Cenozoico sucedieron marcados cambios paleogeográficos, tectónicos y climáticos que afectaron la distribución y abundancia de todos los elementos que integran las comunidades vegetales.

En el Paleoceno, grandes extensiones de Sudamérica fueron inundadas por un mar somero, de aguas cálidas, indicado por importantes espesores de sedimentos clásticos, muy fosilíferos y hoy referidos a distintas unidades formacionales. Este avance marino, el más extendido regionalmente dentro del Cenozoico, comenzó a fines del Cretácico (Maastrichtiano) y permaneció hasta el Paleoceno Temprano (Daniano) en un amplio sector de Sudamérica (*cf.* Malumián, 2000).

En Chubut y Santa Cruz las sedimentitas con información palinológica, fueron asignadas a las Formaciones Cerro Dorotea y Salamanca (Figs. 1-

2). El análisis de estos datos señala que, durante el Paleoceno Temprano, la diversidad de angiospermas habría sido relativamente alta, y sus representantes, en su mayoría, fueron árboles (Petriella & Archangelsky, 1975; Zamaloa & Andreis, 1995). Las comunidades de angiospermas herbáceas y arbustivas, aunque con escasa representación, habrían ocupado un lugar en el sotobosque (haloragáceas, *Gunnera*) junto a los helechos o quizás, como componentes de comunidades litorales (restionáceas, esparganiáceas/tifáceas). El clima habría sido tropical a subtropical, sugerido por la alta representación de olacáceas, palmáceas, euforbiáceas, casuarináceas, clorantáceas y juglandáceas, cuyos representantes actuales se desarrollan en climas semejantes. La participación de elementos actualmente australes (podocarpáceas, araucariáceas y coniacáceas), como acompañantes de la flora más cálida sugieren que la "Paleoflora Mixta", habría comenzado a desarrollarse durante el Paleoceno Temprano (Romero, 1978). Es llamativa la baja representación de *Nothofagus* (Romero, 1973; Archangelsky & Romero, 1974; Zamaloa & Andreis, 1995), especialmente si se tiene en cuenta que durante el Paleoceno el extremo sur de Sudamérica se conectaba con Antártida, en donde este género es reconocido desde el Cretácico Tardío (Dettmann & Thomson, 1987; Dettmann et al., 1990). El registro megafiorístico sugiere condiciones climáticas semejantes a las inferidas a partir de la palinoflora (Romero, 1968; Petriella, 1972; Somoza et al., 1995; Brea et al., 2000).

En el Paleoceno Tardío se produjo un evento regresivo representado en la provincia del Chubut por las sedimentitas continentales de la Formación Río Chico. La asociación palinológica asignada a esta unidad (Lema et al., 1999) sugiere una edad más moderna que paleocena, probablemente pliocena o pleistocena. La proveniencia de estas muestras será revisada (O. Papú & E. Sepúlveda, 2003, com. pers.).

Una nueva transgresión se produjo a partir del Eoceno Medio. En el entorno patagónico este avance, extendido en el sector sudoeste de Santa Cruz, acumuló sedimentitas marinas referidas a diversas unidades litoestratigráficas (Malumián, 2000). La información palinológica proviene de las Formaciones Río Turbio y Calafate (Figs. 1-2). Las asociaciones esporopolínicas sugieren que la vegetación se habría caracterizado por una dominancia de bosques, ocupando un lugar destacado en los ambientes no perturbados por las transgresiones marinas. Notoriamente, en este contexto, algunos elementos del estrato arbóreo de vinculación templado-fría (podocarpáceas, fagáceas, araucariáceas) dominaron las comunidades eocenas aunque aso-

ciados siempre, en el entorno patagónico, a otros componentes florísticos de afinidad tropical (Paleoflora Mixta) (Romero, 1978, 1993). Durante esta Época, las condiciones climáticas del sector austral de Patagonia habrían sido templado-cálidas y muy húmedas.

Durante el Oligoceno Temprano se registró la primera glaciación en Antártida (Zachos et al., 2001), afectando considerablemente los ecosistemas terrestres y marinos de la Patagonia austral. No existen evidencias palinológicas para Chubut y Santa Cruz que atestigüen el tipo de vegetación desarrollada durante esos momentos.

La información paleobotánica de la región austral de Santa Cruz (Formación Río Leona) indica que durante el Oligoceno Temprano proliferó una flora subantártica, sin participación de elementos tropicales (Romero, 1986). Por otra parte, el registro de paleovertebrados señala la desaparición de familias braquiodontas (ramoneadores), que habrían sido reemplazadas por mamíferos hipsodontes (pastadores), sugiriendo un cambio hacia un paisaje más abierto en la Patagonia extra-andina (Pascual et al., 2002). Sin embargo, hasta el momento, en la mayor parte del Paleogeno de este sector no se hallaron evidencias palinológicas que indiquen el desarrollo de áreas abiertas dominadas por hierbas y arbustos comparables con las presentes en la actual estepa patagónica. Si bien los primeros registros mundiales de poáceas (gramíneas) se remontan al Maastrichtiano o Daniano (Macphail & Hill, 2002), su expansión se produjo en el Mioceno (Jacobs et al., 1999). En Chubut y Santa Cruz, de acuerdo a los registros palinológicos disponibles, las gramíneas solo se reconocen desde el Oligoceno Tardío (Fig. 3). Es posible, sin embargo, que las poáceas hayan formado parte de las comunidades paleogenas de Patagonia, ocupando un lugar subordinado en las zonas marginales de los bosques. A partir del Oligoceno Tardío el mar cubrió extensas regiones de la Patagonia extra-andina (Malumián, 2000). El predominio del mar sobre el continente seguramente provocó un efecto moderador sobre el régimen térmico, disminuyendo en forma marcada la continentalidad en los sectores emergidos. Estas y otras condiciones favorecieron el desarrollo de comunidades boscosas mixtas, con participación conjunta de elementos australes (podocarpáceas, araucariáceas y fagáceas) y subtropicales (arecáceas, rubiáceas, sapindáceas y combretáceas). Según la información palinológica disponible, proveniente de las Formaciones San Julián y Centinela (Figs. 1-2) hacia fines del Paleogeno y comienzos del Neogeno (Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano) se produjo un cambio considerable en las comunidades vegetales y, aun-

| Edad Ma. | Era       | Período                                | Época    | Localidades consideradas (Fig. 1) |  | Referencias bibliográficas  |                                |   |
|----------|-----------|--|----------|-----------------------------------|--|---|--------------------------------|---|
|          |           |  |          |                                   |  |   |                                |   |
| 0.01-    | CENOZOICO | Cuaternario                            | Holoceno | 19                                | Cerro Verlika 1  | Mancini, 2001   |                                |   |
|          |           |  |          | 18                                | Campo Moncada 2  | Paez, 1991  |                                |   |
|          |           |  |          | 17                                | Pe. Nac. Perito Moreno   | Mancini <i>et al.</i> , 2002                                      |                                |   |
|          |           |  |          | 16                                | Alero Cárdenas   | Mancini, 1998   |                                |   |
|          |           |  |          | 15                                | La Martita   | Mancini, 1998   |                                |   |
|          |           |  |          | 14                                | Cueva las Buitreras  | Prieto <i>et al.</i> , 1998                                       |                                |   |
|          |           |  | 1.81-    | Pleistoceno                       | tardío   | 13  | Los Toldos                     | Paez <i>et al.</i> , 1999<br>Mancini, 2003                              |
|          |           |  |          |                                   |  | 12  | Magallanes Maar                | Corbella <i>et al.</i> , 1998   |
|          |           |  |          |                                   |  | 11  | Cdón. El Mosquito              | Schäbitz & Schellmann, 1999   |
|          |           |  | 5.32-    | Neogeno                           | Mioceno  | Plioceno  |                                |   |
| Tardío   |           |  |          |                                   |  |   |                                |   |
|          | 10        | Fm. Puerto Madryn (Haller, 1978)       |          |                                   |  |   | Barreda & Palazzesi, 2002      |   |
| Medio    |           |  |          |                                   |  |   |                                |   |
|          |           |  |          |                                   |  |   |                                |   |
| Temp. -  | 9         | Fm. Pinturas (Bown & Lariestra, 1990)  |          |                                   |  | Zamaloa, 1993   |                                |   |
|          | 8         | Fm. Chenque (Bellosi, 1990)            |          |                                   |  | Barreda, 1992, 1993, 1996<br>1997a-d<br>Barreda & Caccavari, 1992 |                                |   |
|          | 7         | Fm. Monte León (Bertels, 1970)         |          |                                   |  | Barreda & Palamarczuk, 2000a-b                                    |                                |   |
|          | 6         | Fm. Centinela (Furque & Camacho, 1972) |          |                                   |  | Guerstein <i>et al.</i> , en prensa                               |                                |   |
| 23.8-    | Oligoceno | Tardío                                 |          |                                   |  | 5   | Fm. San Julián (Bertels, 1970) | Pöthe de Baldis, 1974<br>Barreda, 1997e<br>Barreda & Palamarczuk, 2000b |
|          |           |  |          |                                   |  |   |                                |   |
| 28.5-    | Temp. -   |  |          |                                   |  |   |                                |   |
|          |           |  |          |                                   |  |   |                                |   |
|          |           |  |          |                                   |  |   |                                |   |
| 33.7-    | Eoceno    | Tardío                                 |          |                                   |  |   |                                |   |
|          |           |  | 4        | Fm. Río Turbio (Feruglio, 1938)   | Romero, 1977<br>Romero & Castro, 1986<br>Romero & Zamaloa, 1985  |   |                                |   |
|          |           |  | 3        | Fm. Calafate (Feruglio, 1949)     | Sepúlveda, 1980<br>Sepúlveda & Norris, 1982  |   |                                |   |
| 55.0-    | Temp. -   |  |          |                                   |  |   |                                |   |
|          |           |  |          |                                   |  |   |                                |   |
|          |           |  |          |                                   |  |   |                                |   |
| 65.5     | Paleoceno | Tardío                                 |          |                                   |  |   |                                |   |
|          |           |  | 2        | Fm. Salamanca (Feruglio, 1949)    | Archangelsky, 1973, 1976<br>Archangelsky & Romero, 1974<br>Petriella & Archangelsky, 1975<br>Archangelsky & Zamaloa, 1986<br>Zamaloa & Andreis, 1995 |   |                                |   |
|          |           |  | 1        | Fm. Co. Dorotea (Feruglio, 1949)  | Freile, 1972   |   |                                |   |

Fig. 2. Localidades con información palinológica consideradas para esta revisión. Las áreas en gris representan épocas sin registros.

que los elementos del estrato arbóreo fueron siempre dominantes, se registraron familias relativamente modernas que luego caracterizarían el paisaje del resto del Neogeno y del Cuaternario (Markgraf et al., 1996; Barreda, 1997e, Guerstein et al., en prensa).

En este contexto, en Chubut y Santa Cruz, se encuentran representadas las asteráceas, ciperáceas, onagráceas y poligonáceas. También las esparagniacas/tifáceas, poáceas, malváceas, entre otras familias, integraron parte de las comunidades herbáceo-arbustivas (Fig. 3). Ninguna de estas familias alcanzó valores porcentuales significativos en los depósitos patagónicos paleogenos, hasta ahora estudiados. El registro sudamericano de la familia Asteraceae (compuestas) es uno de los más destacados, con citas de taxones que presentan características ancestrales del tipo *Mutisiae*, junto con formas morfológicamente más complejas vinculables al tipo *Nassauvia*; ambos elementos fueron hallados en sedimentitas del Oligoceno Tardío y Mioceno, respectivamente, de la Patagonia extra-andina (Barreda, 1993, 1997e; Barreda & Palazzesi, 2002). Hasta el momento no existen en el mundo registros certeros de asteráceas más antiguos que los hallados en sedimentitas del Oligoceno, y se ha propuesto al continente Sudamericano como uno de los posibles centros de origen y dispersión de la familia (Graham, 1996).

A partir del Mioceno Temprano, en concordancia con la primera gran glaciación Neogena en Antártida (Zachos et al., 2001), los espectros esporopolínicos sugieren un avance de las comunidades herbáceas y arbustivas representadas en el registro palinológico de las Formaciones Chenque, Monte León y Centinela (Barreda, 1996; Barreda & Palamarczuk, 2000a; Guerstein et al., en prensa). Esto permite suponer que, por primera vez, algunas comunidades integradas por familias herbáceas y arbustivas hayan sustituido a los bosques en regiones específicas de Chubut y Santa Cruz. La alta participación de algunos representantes de las familias chenopodiáceas, efedráceas, convolvuláceas y anacardiáceas, propios de ambientes xerofíticos, sugiere que durante una gran parte del Mioceno Temprano el clima habría sido, por lo menos, estacionalmente seco en las regiones patagónicas cercanas al litoral atlántico (Barreda & Bellosi, 2003). Las primeras apariciones en Patagonia de políades afines a *Anadenanthera* aff. *colubrina* (Fabaceae, Subfamilia Mimosoideae) durante el Mioceno Temprano (Barreda & Caccavari, 1992), indicaría condiciones de cierta aridez, coincidiendo con lo sugerido por la asociación esporopolínica en su conjunto. A diferencia de las gramíneas, el registro fósil de Fabaceae (leguminosas) es algo más discutido; los palinomorfos que caracterizan a esta familia son morfológicamente variados y algunas subfamilias

basales, como por ejemplo Caesalpinioideae, poseen granos tricolporados sin características morfológicas diagnósticas que permitan una asignación confiable. Las citas mundiales más antiguas de las Fabaceae provienen de sedimentitas del Paleoceno, aunque su mayor diversificación se produciría durante el Eoceno Medio (Herendeen et al., 1992).

Existen coincidencias entre los esquemas paleoflorísticos indicados por las asociaciones palinológicas y los inferidos a partir del registro de paleovertebrados. La mayor diversificación de mamíferos hipsodontes pastadores se produjo en Patagonia durante el Oligoceno y Mioceno Temprano (Patterson & Pascual, 1972; Pascual et al., 2002). Las variaciones en la configuración de los océanos australes y el ascenso paulatino de los Andes patagónicos ejercieron un efecto notorio sobre los ecosistemas terrestres y marinos que, desde comienzos del Mioceno, fueron adquiriendo progresivamente características más modernas.

Hacia fines del Mioceno Temprano las condiciones climáticas fueron favorables para un nuevo avance de elementos tropicales. En la parte superior de la Formación Chenque y en la Formación Pinturas (Figs. 1-2) se documentó un importante desarrollo de bosques con participación de representantes cálidos vinculables con los géneros arbóreos *Cupania* (Sapindaceae) y *Alchornea* (Euphorbiaceae), junto a una marcada reducción de elementos arbustivos xerofíticos, en especial anacardiáceas y efedráceas (Zamaloa, 1993; Barreda, 1996). La fauna de mamíferos, temporalmente correlacionable, también sugiere el desarrollo de áreas boscosas, con presencia de puerco espines arborícolas y primates platirrininos (Tejedor, 1997; Kramarz, 1998). Este momento es conocido en la literatura paleontológica como el óptimo climático del Neogeno (Vucetich, 1994; Barreda & Palamarczuk, 2000c). El tradicional esquema evolutivo de la vegetación cenozoica (Romero, 1986; Markgraf et al., 1996; Troncoso & Romero, 1998), en donde se plantea un reemplazo de la Paleoflora Mixta por una Subantártica al sur de los 40° desde el Eoceno cuspidal, se modificaría según toda la información expuesta. Hasta comienzos del Mioceno Medio, en sectores de Chubut y Santa Cruz, habrían prevalecido condiciones relativamente cálidas como para permitir el desarrollo de taxones de actual distribución tropical.

Para el Mioceno Tardío los registros palinológicos de Patagonia son muy escasos y se restringen a datos puntuales de la Formación Puerto Madryn (Figs. 1-2). La asociación esporopolínica indicó el desarrollo de una vegetación dominada por familias que tienen, en general, formas biológicas arbustivas (quenopodiáceas, convolvuláceas, efedráceas y asteráceas). A diferencia de lo observado en asocia-

| Familias Seleccionadas | Distribución Temporal en Chubut y Santa Cruz |           |        |          |       |          |             |
|------------------------|--|-----------|--------|----------|-------|----------|-------------|
|                        | Paleoceno-Eoceno                             | Oligoceno |        | Mioceno  |       | Plioceno | Cuaternario |
|                        |  | Temprano  | Tardío | Temprano | Medio |          |             |
| <i>Sparganiaceae</i>   |  |           |        |          |       |          |             |
| <i>Chenopodiaceae</i>  |  |           |        |          |       |          |             |
| <i>Onagraceae</i>      |  |           |        |          |       |          |             |
| <i>Poaceae</i>         |  |           |        |          |       |          |             |
| <i>Polygonaceae</i>    |  |           |        |          |       |          |             |
| <i>Malvaceae</i>       |  |           |        |          |       |          |             |
| <i>Rubiaceae</i>       |  |           |        |          |       |          |             |
| <i>Cyperaceae</i>      |  |           |        |          |       |          |             |
| <i>Convolvulaceae</i>  |  |           |        |          |       |          |             |
| <i>Goodeniaceae</i>    |  |           |        |          |       |          |             |
| <i>Asteraceae</i>      |  |           |        |          |       |          |             |

**Referencias**  
 — Registro de la Familia en Chubut y Santa Cruz  
 - - - Sin registro de la Familia en Chubut y Santa Cruz

Fig. 3. Distribución temporal, durante el Cenozoico de Chubut y Santa Cruz, de las familias seleccionadas para esta revisión. Se consideraron taxones de hábito herbáceo y/o arbustivo, característicos del Cenozoico de Patagonia, y de distribución cronoestratigráfica relativamente restringida.

ciones paleogenas y neogenas tempranas, los elementos de bosque ya no serían abundantes en el entorno marítimo (Barreda & Palazzesi, 2002).

**Cuaternario**

Durante los últimos dos millones de años ocurrieron numerosos cambios climáticos y ambientales, que afectaron la distribución de la vegetación hasta adquirir su actual configuración. Como consecuencia del progresivo efecto provocado por

el ascenso andino, junto con los enormes volúmenes de hielo que ocuparon discontinuamente extensos sectores, los ecosistemas sudamericanos habrían soportado constantes desplazamientos y modificaciones.

En Patagonia las primeras glaciaciones neogenas se limitarían al sector montañoso, alcanzando mayor extensión hacia el Plioceno Tardío y Pleistoceno temprano, cuando ocurrió la "Gran Glaciación Patagónica" entre 1,168 y 1,016 Ma



(Rabassa, 2000; Rabassa & Coronato, 2002). Luego de ella hubo 14-16 épocas geoclimáticas frías, glaciales/estadales, intercaladas con sus correspondientes equivalentes cálidos, interglaciales/interstadiales en el Pleistoceno temprano-medio (Rabassa & Coronato, 2002). La última gran glaciación, con uno o más avances, se extendió ampliamente durante el Pleistoceno tardío, finalizando hace 10.000 años AP (Rabassa, 2000). Las frecuentes lluvias de cenizas volcánica (Lapido & Pereyra, 2000) y los cambios relativos en el nivel del mar también habrían condicionado la distribución de los ecosistemas cuaternarios.

Los registros palinológicos previos al último periodo glaciario son escasos. Corresponden a un depósito en el sudoeste de Santa Cruz asignado al Interglaciario M4/M3 (Pleistoceno medio) (Schäbitz & Schellmann, 1999) y a un testigo en el sudeste de Santa Cruz, asignado al Pleistoceno tardío (Corbella et al., 1998) (Figs. 1-2). En el primer caso el registro polínico sugiere el desarrollo de un bosque denso de *Podocarpus* sp. y *Nothofagus obliqua*, donde actualmente se desarrolla la Estepa, sin análogos actuales en Patagonia. En el segundo caso, el espectro polínico muestra una alta frecuencia de elementos herbáceos y arbustivos (Poaceae y Asteraceae). Los componentes arbustivos, indicativos de ambientes xerofíticos (*Empetrum*, *Nassauvia* y *Ephedra*), estuvieron asociados con la vegetación herbácea. El conjunto de datos permitió determinar que durante el Pleistoceno tardío en la región sudoriental de Santa Cruz se desarrolló una estepa gramínea con pulsos variables de humedad relativa, indicado por las variaciones de la vegetación arbustiva xerofítica acompañante.

Los registros palinológicos que abarcan el lapso Glacial tardío-Holoceno provienen en su mayoría de sitios arqueológicos y se ubican en el área extra-andina (Figs. 1-2). Entre los 15.000 años AP y 11.000 años AP un amplio sector austral de Santa Cruz (51°-52° S) estuvo dominado por una estepa arbustiva de *Empetrum* (Markgraf, 1983). Hacia el norte (47° S) se habría desarrollado una estepa arbustiva, pero con dominancia de *Ephedra*, sugiriendo condiciones frías y extremadamente áridas (Paez et al., 1999).

Entre los 11.000 y 9.000 años AP (transición Glacial tardío-Holoceno), se dieron cambios vegetacionales de distinta magnitud aunque en general, y a diferencia de las asociaciones del Paleógeno y del Neógeno, con algún grado de vinculación con asociaciones vegetales que se desarrollan actualmente en la región. En este intervalo temporal, según los registros polínicos de Los Toldos (Paez et al., 1999), se habría desarrollado una estepa gramínea en una importante extensión de

la Patagonia extra-andina, sugiriendo un incremento en la humedad efectiva y en la precipitación. Estas estepas serían reemplazadas por estepas arbustivas entre los 10.000 y los 8.000 AP (Mancini, 1998; Paez et al., 1999; Prieto et al., 2000).

Los cambios ambientales que se produjeron durante el Holoceno son de una amplitud mucho menor que los observados para el Glacial tardío y, en términos generales, tienen lugar a los 8.500, 6.000, 5.000, y 3.000 años AP (Markgraf, 1983). Los principales patrones de distribución de la vegetación serían, durante el Holoceno, comparables a los actuales. La variabilidad climática de los últimos 10.000 años, sin embargo, habría condicionado la extensión y posición de la Diagonal Árida hasta su actual configuración (Mancini, 1998, 2001, 2002, 2003; Mancini et al., 2002).

## DISCUSIÓN

De acuerdo a nuestro análisis, existen algunos puntos que merecen ser destacados y que incrementarían o modificarían en parte algunos de los supuestos, actualmente vigentes sobre la dinámica de las comunidades vegetales durante el Cenozoico.

Landrum (1981, 1988) postuló para la latitud de Chile y Argentina central, la existencia de bosques subtropicales durante el Oligoceno-Mioceno, sobre la base de estudios filogenéticos y biogeográficos de la familia Myrtaceae, hipótesis que más tarde fuera avalada por Villagrán e Hinojosa (1997) por evidencias paleobotánicas. La información palinológica existente en la Patagonia extra-andina también sugiere que los bosques habrían constituido formaciones prácticamente continuas por lo menos hasta el Mioceno Temprano. Sin embargo, es durante esta época cuando tienen lugar las primeras evidencias de comunidades herbáceo arbustivas xerofíticas, quizás desarrolladas como parches aislados de extensión subordinada. La expansión de formaciones xéricas en el centro-este de Patagonia habría tenido lugar con posterioridad, durante el Mioceno Tardío (Barreda & Palazzesi, 2002). Fuera del área de estudio, en el noroeste Argentino, el proceso de aridización probablemente habría comenzado a esbozarse con anterioridad, hacia fines del Mioceno Temprano y durante el Mioceno Medio. Las asociaciones palinológicas de estas edades, provenientes de las Formaciones Chinchas, La Ollita, Cerro Morado y Anta (Ottone et al., 1998; Limarino et al., 1999; Caccavari & Barreda, 2000; Barreda et al., 2003; Quattrocchio et al., 2003) indican el dominio de una vegetación xerofítica con presencia de efedráceas, quenopodiáceas, anacardiáceas,

asteráceas, convolvuláceas y leguminosas (*Calliandra*). En consecuencia, y como resultado de este análisis, se podría sugerir un carácter aparentemente diacrónico en el desarrollo de la región árida-semiárida, posiblemente influenciadas por muy diversos factores, como: el efecto continentalidad-oceanidad, los cambios en los patrones de circulación atmosférica y oceánica y la orogenia andina entre los más significativos, que habrían afectado diferencialmente distintos sectores de Argentina. Este nuevo esquema modificaría en parte la idea sobre una tardía expansión de la vegetación herbáceo-arbustiva en toda Sudamérica a partir del Plioceno (5 Ma) (Villagrán & Hinojosa, 1997).

### CONCLUSIONES

Los principales rasgos evolutivos de la vegetación cenozoica en las provincias del Chubut y Santa Cruz que surgieron del análisis conjunto de la información disponible pueden ahora sintetizarse:

Durante todo el Paleogeno y principios del Neogeno el clima del sector austral de Patagonia habría favorecido el desarrollo de tipos de vegetación muy diferentes a los que actualmente proliferan en la región. Estas desigualdades son en particular notorias en el sector extra-andino; al punto que el registro Paleoceno (Formación Salamanca) estaría indicando la presencia de selvas y manglares bajo condiciones templado-cálidas en el área cercana al litoral atlántico de la provincia del Chubut (Golfo San Jorge), donde hoy se desarrolla una estepa.

Durante el Neogeno los patrones de circulación oceánica, el levantamiento andino y el desarrollo de la calota de hielo en Antártida habrían propiciado el avance de un nuevo tipo de vegetación, mejor adaptado a las nuevas y extremas condiciones. A partir del Mioceno comienzan a reconocerse las primeras evidencias de una vegetación abierta, herbáceo-arbustiva, con muchas familias que actualmente están presentes en la región.

Hacia fines del Neogeno y durante el Cuaternario, las áreas boscosas no habrían participado en las comunidades próximas al litoral marítimo. La vegetación, aunque con marcados cambios en su distribución en respuesta a los avances y retrocesos glaciares, habría ido adquiriendo una configuración moderna, hasta culminar con la restricción de los elementos de bosque en el sector cordillerano y el dominio de estepas en la patagonia extra-andina.

### AGRADECIMIENTOS

A P.R. Gutiérrez, F.I. Isla por sus comentarios.  
A M.V. Mancini por sus correcciones sobre una ver-

sión del manuscrito. A C. Villagrán y M.C. Zamalao por sus oportunas sugerencias en calidad de árbitros. También a A. González por la desinteresada colaboración en la confección de las figuras y por su constante aliento. Esta contribución fue parcialmente financiada por los subsidios FONCYT PICT 07-06477 y UNMDP 15/E138 a A.R. Prieto.

### BIBLIOGRAFIA

- Archangelsky, S. 1973. Palinología del Paleoceno de Chubut. I. Descripciones sistemáticas. *Ameghiniana* 10:339-399.
- 1976. Palinología del Paleoceno de Chubut. III. Análisis numérico. *Ameghiniana* 13:169-184.
- Archangelsky, S. & E.J. Romero. 1974. Polen de Gimnospermas (Coníferas) del Cretácico Superior y Paleoceno de Patagonia. *Ameghiniana* 11:217-36.
- Archangelsky, S. & M.C. Zamalao. 1986. Nuevas descripciones palinológicas de las formaciones Salamanca y Bororó, Paleoceno de Chubut, República Argentina. *Ameghiniana* 23:35-46.
- Barreda, V.D. 1992. *Muricingulisporis chenquensis*, una nueva especie de espóra de Pteridophyta del Terciario de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 29:347-352.
- 1993. Late Oligocene?-Miocene pollen of the families Compositae, Malvaceae and Polygonaceae from the Chenque Formation, Golfo San Jorge basin, southeastern Argentina. *Palynology* 17:169-186.
- 1996. Bioestratigrafía de polen y esporas de la Formación Chenque, Oligoceno tardío?-Mioceno de las provincias de Chubut y Santa Cruz, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 33:35-56.
- 1997a. Palynomorphs assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene-Miocene from Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. Terrestrial algae, trilete and monoete spores. *Ameghiniana* 34:69-80.
- 1997b. Palynomorphs assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene-Miocene from Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. Gymnosperm and colpate pollen. *Ameghiniana* 34:81-92.
- 1997c. Palynomorphs assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene-Miocene from Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. Polycolpate and tricolporate pollen. *Ameghiniana* 34:131-143.
- 1997d. Palynomorphs assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene-Miocene from Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. Polycolporate and porate pollen. *Ameghiniana* 34:145-154.
- 1997e. Palinoestratigrafía de la Formación San Julián en el área de Playa La Mina, Oligoceno de la Cuenca Austral. *Ameghiniana* 34:283-294.
- Barreda, V.D. & E. Bellosi. 2003. Ecosistemas terrestres eomiocenos de la Patagonia central. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.* 5:125-134.
- Barreda, V.D. & M. Caccavari. 1992. Mimosoideae (Leguminosae) occurrences in the Early Miocene of Patagonia (Argentina). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 94:243-252.



- Barreda, V.D., C. Limarino, L. Fauqué, A. Tripaldi & L. Net. 2003. Primer registro palinológico del miembro inferior de la Formación Cerro Morado (Mioceno), Precordillera de la Rioja. *Ameghiniana* 40:81-87.
- Barreda, V.D. & S. Palamarczuk. 2000a. Palinomorfos continentales y marinos de la Formación Monte León en su área tipo, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 37:3-12.
- 2000b. Palinostratigrafía de depósitos del Oligoceno tardío-Mioceno, en el área sur del Golfo San Jorge, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 37:103-117.
- 2000c. Estudio palinoestratigráfico integrado del entorno Oligoceno Tardío-Mioceno en secciones de la costa patagónica y plataforma continental argentina. En: F.G. Aceñolaza. & R. Herbst (eds.), *El Neogeno de Argentina*, INSUGEO, Serie *Correlación Geológica* 14:103-138.
- Barreda, V.D. & L. Palazzesi. 2002. Primer registro palinológico de la Formación Puerto Madryn, Mioceno de la provincia de Chubut, Argentina. 8<sup>o</sup> Congr. Arg. de Paleontol. y Bioestrat. (Corrientes), *Resúmenes*: 77.
- Bellosi, E. 1990. Formación Chenque: registro de la Transgresión Patagoniana (Terciario medio) de la Cuenca San Jorge. Argentina. 11<sup>o</sup> Congr. Geol. Arg. (San Juan), *Actas* 2: 57-60.
- Bertels, A. 1970. Los foraminíferos planctónicos de la cuenca Cretácico Terciaria en Patagonia Septentrional (Argentina) con consideraciones sobre la estratigrafía de Fortín Roca (provincia de Río Negro). *Ameghiniana* 7:1-47.
- Bown, T. & C. Larriestra. 1990. Sedimentary paleoenvironments and fossil plant localities, Miocene Pinturas Formation, Santa Cruz Province, Argentina. *Jour. Human Evolution* 19: 87-119.
- Brea, M., S. Mateos, A. Zamuner & D. Ganuza. 2000. Paleoclima y paleoambiente del bosque fósil Szlápelis del Terciario inferior del Chubut (Argentina). *Ameghiniana* 37-Suplemento, *Resúmenes*: 46R-47R.
- Caccavari, M. & V.D. Barreda. 2000. A new calymmate mimosoid polyad from the Miocene of Argentina. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 109:197-203.
- Corbella, H., A.M., Borrromei & M.E. Quattrocchio. 1998. Quaternary climate changes in Southernmost South America inferred from lacustrine sediments preserved in volcanic maars. En: P.P. Smolka & W. Volkheimer (eds.), *Southern Hemisphere Paleo and Neoclimates*, pp. 263-273.
- Dettmann, M.E., D.T. Pocknall, E.J. Romero & M.C. Zamaloea. 1990. *Nothofagidites* Erdtman ex Potonié, 1960: a catalogue species with notes on the paleogeographic distribution of *Nothofagus* BI. (southern Beech). *New Zeland Geol. Surv. Paleont., Bulletin* 60:1-79.
- Dettmann, M.E. & M.R.A. Thomson. 1987. Cretaceous palynomorphs from the James Ross Island area, Antarctica—a pilot study. *Brit. Antar. Surv., Bulletin* 7:13-59.
- Feruglio, E. 1938. El Cretácico Superior del Lago San Martín (Patagonia) y de las regiones adyacentes. *Physis* 12:293-342.
- 1949. Descripción Geológica de la Patagonia. YPF. *Minist. Ind. y Com.* 2: 336-338.
- Freile, C. 1972. Estudio palinológico de la Formación Cerro Dorotea (Maastrichtiano-Paleoceno) de la provincia de Santa Cruz. *Rev. Mus. La Plata (n.s.), Sec. Paleont.* 6: 39-63.
- Furque, G. & H.H., Camacho. 1972. El Cretácico Superior y Terciario de la región austral del lago Argentino (provincia de Santa Cruz). 4<sup>o</sup> Journ. Geol. Arg. (Mendoza 1969), *Actas* 3:61-75.
- Graham, A. 1996. A contribution to the geologic history of the Compositae. En: D.J.N. Hind & H.J. Beentje (eds.), *Compositae: Systematics, Proc. of the Internat. Compositae Conference* (Kew 1994), *Royal Botanical Gardens*, pp. 123-140.
- Guerstein, G.R., M.V. Gulser & S. Casadio. En prensa. Palynostratigraphy and Paleoenvironments of the Oligocene/Miocene Boundary from the Centinela Formation, Southwestern Argentina. En: A.B. Beaudoin & M.J. Head (ed.), *The Palynology and Micropaleontology of Boundaries, Geol. Soc. London, Spec. Publication*.
- Haller, M. 1978. Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn. 7<sup>o</sup> Congr. Geol. Arg. (Neuquén), *Actas* 1:285-297.
- Herendeen, P.S., W.L. Crepet & D.L. Dilcher. 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications. En: P.S. Herendeen & D.L. Dilcher (ed.), *Advances in Legume Systematics*, parte 4. *The Fossil Record*, pp. 303-316. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hinojosa, L.F. & C. Villagran. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 70:225-239.
- Jacobs, B.F., J.D. Kingston & L.L. Jacobs. 1999. The origin of grass-dominated ecosystems. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 86:590-643.
- Kramarz, A. 1998. La fauna de roedores de la Formación Pinturas, Mioceno Medio inferior de la provincia de Santa Cruz. 7<sup>o</sup> Congr. Arg. Paleont. Bioestrat. (Bahía Blanca), *Resúmenes* :67R.
- Landrum, L.R. 1981. The Phylogeny and Geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Brittonia* 33:105-129.
- 1988. The Myrtle Family (Myrtaceae) in Chile. *Proc. of the California Acad. of Sc.* 45:277-317.
- Lapido, O. & F.X. Pereyra. 2000. Cuaternario de la Patagonia Extraandina. En: R. Caminos (ed.), *Geología Argentina, Instituto de Geología y Recursos Naturales, Ser. Geol. Min. Arg., Anales* 29(1999):704-709.
- Lema, H., A. Bustersos, O. Papú & E. Sepúlveda. 1999. Litología y Palinostratigrafía de la Formación Río Chico en la localidad de Estancia el Sauce, provincia del Chubut, Argentina. *Simp. Paleog. Amér. del Sur, Actas* 33:51-58.
- Limarino, C., P.R. Gutiérrez, D. Malizia, V.D. Barreda, S. Page, H. Ostersa & E. Linares. 1999. Edad de las secuencias paleógenas y neógenas de las cordilleras de La Brea y Zancarrón, Valle del Cura, San Juan. *Rev. Asoc. Geol. Arg.* 54:177-181
- Macphail, M.K. & R.S. Hill. 2002. Paleobotany of the

- Poaceae. En: K. Mallett & A. Orchard (eds.), *Flora of Australia*, 43. *Poaceae 1. Australian Biological Resources Study* (Canberra), pp. 37-70.
- Malumián, N. 2000. La sedimentación y el volcanismo Terciarios en la Patagonia extraandina. I. La sedimentación en la Patagonia extraandina. En: R. Caminos (ed.), *Geología Argentina, Instituto de Geología y Recursos Naturales, Ser. Geol. Min. Arg., Anales* 29(1999):557-612.
- Mancini, M.V. 1998. Vegetational changes during the Holocene in Extra-Andean Patagonia, Santa Cruz Province, Argentina. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 138:207-219.
- 2001. Análisis polínico de un sitio de altura del Holoceno Tardío: Cerro Verlika 1, sudoeste de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 38:455-462.
- 2002. Vegetation and climate during the Holocene in Southwest Patagonia, Argentina. *Rev. Paleob. Palynol.* 122:101-115.
- 2003. Cambios paleoclimáticos en el sur de la Patagonia (46°-52° S, Argentina). *12º Simp. Arg. de Paleobotánica y Palinología* (Buenos Aires), *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat., n.s.*, 5:273-283.
- Mancini, M.V., M.M. Paez & A.R. Prieto. 2002. Cambios ambientales durante los últimos 7.000 14C años en el ecotono bosque-estepa, 47-48° S, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 39:151-162.
- Markgraf, V. 1983. Late and postglacial vegetation and paleoclimatic changes in Subantarctic, temperate, and arid environments in Argentina. *Palynology* 7:43-70.
- Markgraf, V., E. Romero & C. Villagran. 1996. History and paleoecology of South American *Nothofagus* forest. En: T. Veblen, R. Hill & J. Read (eds.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*, pp. 354-385.
- Martin, H.A. 1984. On the Philosophy and Methods used to reconstruct Tertiary Vegetation. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 107:521-533.
- Menéndez, C. 1971. Floras Terciarias de la Argentina. *Ameghiniana* 8:357-371.
- Ottone, E.G., V. Barreda & D.J. Pérez. 1998. Basin evolution as reflected by Miocene palynomorphs from the Chinchas Formation, Frontal Cordillera (32° S), San Juan Province, Argentina. *Rev. Esp. Micropaleont.* 30:35-47.
- Paez, M.M. 1991. *Palinología de Campo Moncada 2 (Chubut): Interpretación paleoecológica para el Holoceno*. Tesis Doctoral, Univ. Nac. La Plata, La Plata. 275 pp. Inédito.
- Paez, M.M., A.R. Prieto & M.V. Mancini. 1999. Fossil pollen from Los Toldos locality: a record of the Late Glacial Transition in the Extra-Andean Patagonia. *Quaternary International* 53/54:69-75.
- Pascual, R., A.A. Carlini, M. Bond & F.J. Goin. 2002. Mamíferos Cenozoicos. En: M.J. Haller (ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz, Relatorio del 15º Congr. Geológico Arg.* (El Calafate):533-544.
- Patterson, B. & R. Pascual. 1972. The Fossil Mammal Fauna of South America. En: A. Keast, F.C. Erk & B. Flass (eds.), *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. State University of New York Press (Albany), pp. 247-309.
- Petriella, B.T.P. 1972. Estudio de maderas petrificadas del Terciario inferior del área Central de Chubut (Co. Bororó). *Rev. Museo La Plata, n.s., Sección Paleontología* 6:159-254.
- Petriella, B.T.P. & S. Archangelsky. 1975. Vegetación y ambiente en el Paleoceno de Chubut. *1º Congr. Arg. Paleont. Bioestrat.* (Tucumán 1974), *Actas* 2:257-270.
- Pöthe de Baldis, E.D. 1974. La microflora del carbón de cabo Curioso (Eoceno Superior-Oligoceno Inferior), provincia de Santa Cruz. *1º Congr. Arg. Paleont. Bioestrat.* (Tucumán), *Resúmenes*:30.
- Prieto, A.R., M.M. Paez & M.V. Mancini. 2000. Respuesta de la vegetación a la variabilidad climática durante la transición Glaciar tardío - Holoceno en la Diagonal árida y en las estepas húmedas del este (32°-52° S, Argentina). *Ameghiniana* 37, Suplemento Resúmenes: 61R.
- Prieto, A.R., S. Stutz & S. Pastorino. 1998. Vegetación del Holoceno en la cueva Las Buitreras, Santa Cruz, Argentina. *Rev. Chilena de Historia Natural* 71:277-290.
- Quattrocchio, M., J. Durango de Cabrera & C. Galli. 2003. Formación Anta (Mioceno Temprano/Medio), Subgrupo Metán (Grupo Orán), en el río Piedras, pcia. de Salta. *Asoc. Geol. Arg., Rev.* 58:117-127.
- Rabassa, J. 2000. Cuaternario de la Cordillera Patagónica y Tierra del Fuego. En: R. Caminos (ed.), *Geología Argentina, Instituto de Geología y Recursos Naturales, Servicio Geológico Minero Argentino, Anales* 29(1999):710-714.
- Rabassa, J. & A. Coronato. 2002. Glaciaciones del Cenozoico tardío. En: M.J. Haller (ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio del 15º Congr. Geológico Arg.* (El Calafate):303-315.
- Romero, E.J. 1968. *Palmoxyylon patagonicum* n. sp. del Terciario inferior de la provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 5:417-431.
- 1973. Polen fósil de *Nothofagus* (*Nothofagidites*) del Cretácico y Paleoceno de Patagonia. *Rev. del Museo de la Plata* (n.s.), *Sección Paleontología* 7:291-303.
- 1977. *Polen de gimnospermas y fagáceas de la Formación Río Turbio (Eoceno), Santa Cruz, Argentina*. Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura, Buenos Aires, 219 pp.
- 1978. Paleoecología y paleofitogeografía de las tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15:209-227.
- 1986. Paleogene Phytogeography and Climatology of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73:449-461.
- 1993. South American Paleofloras. En: P. Godblatt (ed.), *Biological Relationships between Africa and South America*. Yale University Press, pp. 62-85.
- Romero, E.J. & M.T. Castro. 1986. Material fúngico y granos de polen de angiospermas de la Formación Río Turbio (Eoceno), provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Ameghiniana* 23:101-118.
- Romero, E.J. & M.C. Zamalao. 1985. Polen de angiospermas de la Formación Río Turbio (Eoceno), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 22:43-51.

- Schäbitz, F. & G. Schellmann. 1999. Ein bewaldetes Interglazial im Cñd. El Mosquito - oberes Santa Cruz Tal (Argentinien). *Bamberger Geogr. Schr.* 19:195-210.
- Sepúlveda, E.G. 1980. Estudio palinológico de sedimentitas intercaladas en la "Serie Andesítica Andina", cordón oriental del Futalaufquen, Chubut. *Asoc. Geol. Arg., Rev.* 35:248-272.
- Sepúlveda, E.G. & G. Norris. 1982. A comparasion of some Paleogene fungal palynomorphs from Artic Canada and from Patagonia, Southern Argentina. *Ameghiniana* 19:319-334.
- Somoza, R., G. Cladera & S. Archangelsky. 1995. Una nueva taoflora paleocena de Chubut, Patagonia. Su edad y ambiente de depositación. 6º Congr. Arg. de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew 1994), *Actas*: 265-269.
- Tejedor, F. 1997. New Specimens of primates from the Early Miocene Pinturas Formation, Southern Argentina. *Ameghiniana* 34:541.
- Troncoso, A. & E.J. Romero. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. *Proc. 6º Congr. Latinoamer. de Bot., Monographs in Syst. Bot. Miss. Bot. Gar.* 68:149-172
- Villagrán, C. & L.F. Hinojosa. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Rev. Chilena de Historia Natural* 70:241-267.
- Volkheimer, W. 1971. Aspectos paleoclimatológicos del Terciario Argentino. *Rev. del Museo Arg. de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Paleontologia* 1:243-262.
- Vucetich, M.G. 1994. La fauna de roedores de la Formación Cerro Boleadoras (Mioceno Inferior?) en la provincia de Santa Cruz (Argentina). *Acta Geológica Leopoldensia* 36:365-374.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas & K. Billups. 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* 292 (5517):686-693.
- Zamaloa, M.C. 1993. Hallazgos palinológicos en la Formación Pinturas, sección cerro Los Monos (Mioceno Inferior), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 30:353.
- Zamaloa, M.C. & R.R. Andreis. 1995. Asociación palinológica del Paleoceno temprano (Formación Salamanca) en Ea. Laguna Manantiales, Santa Cruz, Argentina. 6º Congr. Arg. de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew 1994), *Actas* 1:301-305.

Recibido: 02-VII-2003  
Aceptado: 20-X-2003