

Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina



Viviana BARREDA*, Luisa M. ANZÓTEGUI*, Aldo R. PRIETO*, Pablo ACEÑOLAZA, M. Martha BIANCHI, Ana M. BORROMEI, Mariana BREA, Marta CACCAVARI, Graciela A. CUADRADO, Silvina GARRALLA, Silvia GRILL, G. Raquel GUERSTEIN, Alicia I. LUTZ, M. Virginia MANCINI, Lilia R. MAUTINO, Eduardo G. OTTONE, Mirta E. QUATTROCCHIO, Edgardo J. ROMERO, María C. ZAMALOA y Alejandro ZUCOL

Abstract. ANGIOSPERM DIVERSIFICATION AND CHANGES DURING THE NEOGENE IN ARGENTINA. Climate is accepted as being the main determinant of the dynamics of Neogene floral changes. The final uplift of the Andes in South America (Late Miocene-Pliocene) would have also been an important forcing factor. We present the first updated synthesis of the main changes of the Neogene flora in Argentina based on the plant fossil record. Early-Middle Miocene floras were assembled in three well supported Paleo-phyto-geographic Provinces: the Neotropical, to the north, characterized by families nowadays present in the Chaco Domain (e.g. Apocinaceae, Aquifoliaceae, Cactaceae, Fabaceae, Sapotaceae, Moraceae, Anacardiaceae, Ulmaceae, Arecaceae, Amaranthaceae); the *Nothofagidites*, to the southwestern tip, dominated by elements of the austral forests (e.g. Nothofagaceae, Podocarpaceae, Araucariaceae, Misodendraceae, Menianthaceae, Rosaceae, Cunoniaceae); and the Transitional, in central and south-eastern Argentina, defined by a mixed of Neotropical and Austral components. By the Late Miocene-Pliocene, the area previously occupied by the Transitional Province was replaced by a new one, the ProtoEspinal/Estepa (earliest Espinal/Steppe) Province characterized by a xerophytic shrubby-herbaceous vegetation (e.g. Chenopodiaceae, Ephedraceae, Convolvulaceae, Anacardiaceae, Fabaceae, Asteraceae, Ulmaceae Celtoideae). The Neotropical and *Nothofagidites* Provinces remain without great variations during this interval. Pleistocene and Holocene vegetation distributions have changed extensively and repeatedly in both latitudinal and/or altitudinal gradients, which were recombined markedly in different proportions from today's in response to the atmospheric circulation patterns, oscillations in climate, ice extent and sea level fluctuations. Pollen records suggest a transitional stage towards the present plant distributions after 4000 yr. BP south of 34° S latitude.

Key words. Angiosperms. Neogene. Paleo-phyto-geographic Provinces. Southern South America.

Palabras clave. Angiospermas. Neógeno. Provincias Paleofitogeográficas. Sudamérica austral.

Introducción

El término Neógeno fue definido por Hörnes (1853) para diferenciar las faunas de moluscos del Mioceno y Plioceno de la cuenca de Viena, de aquellas del Eoceno y fue referido a la división bioestratigráfica de Terciario y Cuaternario. De acuerdo a la concepción utilizada hasta hace unos años el Neógeno comprendía dos Series: Mioceno y Plioceno; mientras que el Cuaternario abarcaba el Pleistoceno y el Holoceno. Berggren *et al.* (1995) recomendaron abandonar los términos Terciario y Cuaternario de la escala de tiempo geológica y extender el Período Neógeno hasta la actualidad. La actual escala geológica divide la Era Cenozoica en los Períodos Paleógeno y Neógeno (Gradstein *et al.*, 2004). El Neógeno (Lourens *et al.*, 2004), se subdivide en cuatro series: Mioceno (23,03-5,33 Ma.), Plioceno (5,33-1,81 Ma.), Pleistoceno (1,8-0,01 Ma.) y Holoceno (los

últimos 10.000 años), que son las que se adoptan en este trabajo. Sin embargo, considerando que el Cuaternario, aún sin una definición formal, es una unidad basada en términos climáticos de gran utilidad, equiparada al intervalo caracterizado por las mayores oscilaciones en los volúmenes de hielo del Hemisferio Norte (Ogg, 2004) y teniendo en cuenta que la controversia con respecto a su formalización y status no está resuelta en la comunidad internacional (Pillans y Naish, 2004), se lo menciona en este trabajo de manera informal. Por otra parte, la información disponible para el Pleistoceno fue agrupada en las siguientes divisiones temporales: Pleistoceno *sensu lato* (1,8 Ma.-18.000 a. A.P.), Ultimo Máximo Glacial (LGM) (18.000-15.000 a. A.P.) y Tardiglacial (15.000-10.000 a. A.P.) para facilitar la discusión, debido a las diferentes escalas espacio-temporales que los registros fósiles tienen en esta Serie. Las edades para el Cuaternario se expresan en años ¹⁴C antes del presente (a. A.P.), salvo indicación en el texto.

A lo largo del Neógeno se fue modificando la estructura de la vegetación hasta su configuración

*Coordinadores, vbarreda@macn.gov.ar, luisaanzotegui@arnet.com.ar, aprieto@mdp.edu.ar

actual. El Mioceno se caracterizó por un marcado desarrollo de familias modernas como las asteráceas, poáceas, malváceas, fabáceas y ciperáceas, vinculadas a comunidades abiertas, mayormente herbáceo-arbustivas, que reemplazaron a los bosques en amplios sectores de Argentina. Esta tendencia general continuó y se acentuó, durante el final del Neógeno.

Existieron numerosos factores que determinaron las tendencias climáticas durante el Cenozoico y su influencia sobre los cambios de la vegetación. Entre ellos se destacaron los patrones de cambio en la circulación oceánica y en la configuración de los continentes (ej., Hay *et al.*, 2005), sumados a la reducción en las concentraciones atmosféricas de CO₂ (Deconto y Pollard, 2003; Scher y Martin, 2006). Estas modificaciones habrían conducido a una declinación en las temperaturas globales a través del Neógeno (Berner, 1991; McElwain, 1998). El registro global de isótopos de oxígeno indica un óptimo climático para el Mioceno Temprano a Medio (17-15 Ma.), para luego manifestarse una progresiva tendencia hacia el establecimiento de condiciones frías (Zachos *et al.*, 2001a).

En superposición a las tendencias globales a mayor escala Miller *et al.* (1991) identificaron, tanto en el Oligoceno como en el Mioceno, eventos marcados por aumentos en la relación $\delta^{18}\text{O}$ que corresponden a raras congruencias orbitales que involucran ciclos de baja amplitud de oblicuidad y mínimos de excentricidad. Estas combinaciones orbitales dieron como resultado intervalos de baja estacionalidad que favorecieron la expansión de las masas de hielo antárticas (Zachos *et al.*, 2001b). Estos autores sugirieron que el decrecimiento en los valores de $p\text{CO}_2$, que se mantiene en niveles cercanos a los actuales desde el comienzo del Mioceno, habría aumentado la sensibilidad del sistema climático terrestre a las variaciones orbitales. El desarrollo de capas de hielo en ambos hemisferios provocó una disminución de la humedad ambiental y una abrupta caída del nivel del mar que fue acelerada por la glaciación final en el Plioceno Tardío. Sin embargo, aunque han habido episodios cíclicos entre períodos más cálidos y más fríos durante el final del Mioceno y el Plioceno, el conjunto de los ciclos glaciales e interglaciales durante el Cuaternario marcaron el comienzo de nuevas condiciones bióticas, con el inicio de extensas glaciaciones en los Andes (Clapperton, 1993; Rabassa *et al.*, 2005). Durante este tiempo, la intensificación de los períodos fríos fue acompañada por un incremento en la aridez. Los procesos de formación de montañas, como los Andes, habrían contribuido con este incremento y con la formación de desiertos. Desde el Mioceno Tardío las áreas continentales

se hicieron progresivamente más áridas. Las transgresiones marinas del Mioceno Temprano y Mioceno Medio a Tardío ("Patagoniense" y "Entrerriense-Paranense", respectivamente) y los sucesivos cambios relativos del nivel del mar durante el Cuaternario también influyeron en la distribución de la vegetación.

Los objetivos principales de este trabajo son: 1- analizar los cambios de la vegetación durante el Neógeno en Argentina, 2- identificar los grupos florísticos característicos de determinadas áreas geográficas para ese tiempo, 3- evaluar los patrones de extinción y/o migración y diversificación de taxones seleccionados, 4- inferir los momentos en que comenzaron a definirse las Provincias Fito-geográficas que se reconocen en la actualidad. Estos análisis se realizaron fundamentalmente sobre la base de los registros de angiospermas (Magnoliophyta).

Métodos

Los registros paleobotánicos y palinológicos del Neógeno de Argentina tienen una amplia distribución. Para el Mioceno, Plioceno y Pleistoceno los tipos de preservación son variados, especialmente para el norte, donde se reconocen improntas de hojas y frutos (algunas con cutículas preservadas), petrificaciones de leños, palinomorfos y fitolitos. En Patagonia, en general, es más frecuente hallar palinomorfos y fitolitos y su registro es relativamente continuo desde el Mioceno Temprano al Medio. Para el Mioceno Tardío, Plioceno y Pleistoceno los registros fósiles son escasos.

Para el lapso LGM - Holoceno, los registros fósiles son numerosos y están representados por secuencias polínicas, generalmente continuas, ubicadas principalmente en Tierra del Fuego, la Patagonia andina y extra - andina, la región pampeana y el noroeste.

Con el objetivo de facilitar el análisis de las asociaciones fósiles del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno se las agrupa en cuatro áreas geográficas principales: 1- Patagonia occidental y extremo austral; 2- Patagonia extra-andina y sur de la provincia de Buenos Aires; 3- Cordillera Frontal; 4- Valles Calchaquies y Mesopotamia (figura 1). En cambio, para el lapso LGM-Holoceno los cambios de la vegetación se discuten siguiendo un orden latitudinal de norte a sur.

Para el análisis de la vegetación, especialmente en el Mioceno y Plioceno, sólo se consideran aquellos taxones cuyas afinidades botánicas, a nivel de género y/o familia, fueron establecidas de manera confiable. Al no tener en cuenta todas las morfoespecies presentes en los registros fósiles, la diversi-

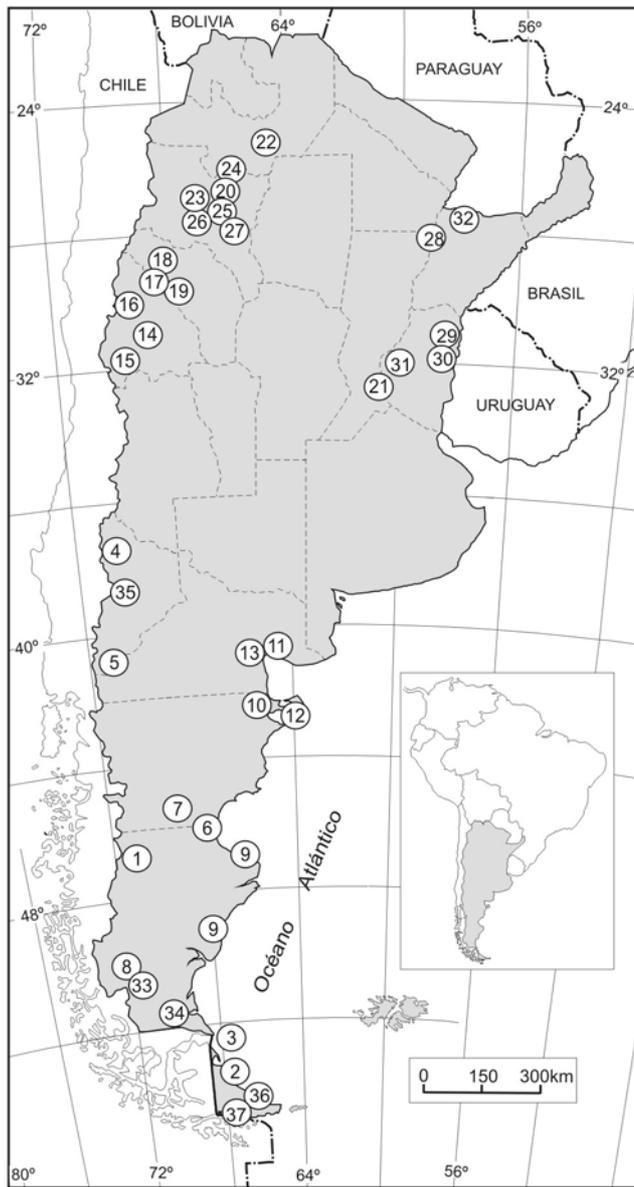


Figura 1. Mapa de ubicación con indicación de las unidades con información paleobotánica y/o paleopalinológica / *location map showing units with paleobotanical and/or palynological data*. **1-28,** Registros del Mioceno y Plioceno / *Miocene and Pliocene records*; **29-37,** Registros del Pleistoceno *sensu lato* (véase texto) / *Pleistocene records sensu lato (see text)*. **Patagonia occidental y extremo austral / Western and southern Patagonia:** **1,** Formación Pinturas; **2,** Formación Cullen; **3,** Pozo Aries, plataforma continental argentina (Tierra del Fuego); **4,** Formación Lileo; **5,** Formación Ñirihuau. **33,** Cañadón El Mosquito; **34,** Maar Magallanes; **35,** Bajada de Rahue, **36,** Viamonte; **37,** Lago Fagnano **Patagonia extra-andina y sur de la Provincia de Buenos Aires / Extra-andean Patagonia and southern Buenos Aires Province:** formaciones / *formations*: **6,** Chenque; **7,** Sarmiento; **8,** Centinela; **9,** Monte León; **10,** Gaiman; **11,** Barranca Final; **12,** Puerto Madryn; **13,** Río Negro. **Cordillera Frontal:** formaciones / *formations*: **14,** Pachaco; **15,** Chinchas; **16,** La Ollita; **17,** Cerro Morado; **18,** del Buey; **19,** Desencuentro. **Valles Calchaquíes y Mesopotamia / Valles Calchaquíes and Mesopotamia:** formaciones / *formations*: **20,** San José; **21,** Paraná; **22,** Anta; **23,** Las Arcas; **24,** Palo Pintado; **25,** Chiquimil; **26,** El Morterito; **27,** Andalhuala; **28,** Itzaingó; **29,** Salto Chico; **30,** El Palmar; **31,** Alvear; **32,** Toropí y Yupoi.

dad de las asociaciones aparentará ser menor a la real.

La historia de la vegetación para el Neógeno de Argentina está discutida en numerosos trabajos de síntesis para diferentes áreas geográficas y rangos temporales (Markgraf, 1989, 2001; Markgraf *et al.*, 1996; Romero, 1993; Troncoso y Romero, 1998; Heusser, 2003; Zucol *et al.*, 2004; Mancini, *et al.*, en prensa; Anzótegui *et al.*, 2007; Barreda y Palazzesi, 2007; Barreda *et al.*, en prensa; Borromei y Quattrocchio, en prensa). Debido a los límites establecidos para la extensión de los artículos de este volumen, el análisis de los principales cambios de la vegetación y sus implicancias paleoclimáticas para diferentes regiones, se realizó sobre la base de los trabajos de síntesis y sólo se citan aquellos que no están incluidos en las síntesis mencionadas.

Registros fósiles

Mioceno

En Patagonia (Áreas 1 y 2), se dispone de abundante información palinológica para el Mioceno Temprano a Medio (formaciones Lileo, Barranca Final, Gaiman, Chenque, Monte León, Centinela, Pinturas y Cullen). Las referencias paleobotánicas son escasas y se restringen a improntas de hojas y leños de las formaciones Ñirihuau, Cullen y Chenque. En la Formación Río Guillermo (atribuida al Mioceno por Hünicken, 1995) se han hallado restos de megaflores. Por su posición infrayacente a la Formación Río Leona (Malumián y Panza, 2000) del Oligoceno (Barreda *et al.*, 2004), la edad sería mayor a la sugerida, y por esta razón no fue considerada en este trabajo. También hay datos de fitolitos en la Formación Sarmiento (figura 1, tabla 1).

Los componentes frecuentes en las asociaciones patagónicas del Mioceno Temprano incluyen *Nothofagus* (subgéneros *Brassospora*, *Fuscospora*, *N. tipo mensiezzi*, en orden de abundancia), palmeras, simplocáceas (*Symplocos*), lauráceas, rosáceas (*Acaena*) y anacardiáceas. Las proteáceas, mirtáceas y asteráceas (*Mutisieae*, *Mutisiinae*), aunque presentes, no son abundantes. En la Patagonia extra-andina, se observa la primera expansión de elementos herbáceo-arbustivos caracterizados por efedráceas, quenopodiáceas y convolvuláceas (*Cressa/Wilsonia*). Los megafósiles y el polen de poáceas son escasos, pero la familia tiene buen registro a partir de los fitolitos. En el sector occidental y más austral de la Patagonia, los bosques de podocarpáceas, araucariáceas, notofagáceas y cupresáceas/taxodiáceas son dominantes.

Hacia fines del Aquitaniano (Mioceno Temprano, *ca.* 21 Ma.), en la región extra-andina se

Tabla 1. Registro de familias de angiospermas en el Mioceno y Plioceno de Argentina. Entre paréntesis está indicado el número de especies reconocidas en cada familia cuando este es superior a 1/*Known fossil record of angiosperms during the Miocene and Pliocene of Argentina. Between brackets is indicated species number per family when this is bigger than 1.* **♣ Patagonia occidental y extremo austral. Mioceno Temprano a Medio / western and southern Patagonia. Early to Middle Miocene.** **1,** Fm Pinturas (Zamaloa, 1993¹); **2,** Fm Cullén (Vergel y Durango de Cabrera, 1988¹, Durango de Cabrera y Vergel, 1989; Zamaloa y Romero, 1990¹, Zamaloa, 2000¹; Palma *et al.*, 1992; Zetter *et al.*, 1999¹); **3,** Pozo Aries/*Aries well* (Tierra del Fuego) (Palamarczuk y Barreda, 2000¹); **4,** Fm Lileo (Leanza *et al.*, 2002¹); **5,** Fm Ñirihuau (Berry, 1928³; Fiori, 1931³, 1939³, 1940³; Feruglio, 194¹; Arguijo y Romero, 1981¹). **■ Patagonia extra-andina y sur de la Provincia de Buenos Aires. Mioceno Temprano a Medio/extra-andean Patagonia and southern Buenos Aires Province. Early to Middle Miocene.** Formaciones/formations: **6,** Chenque (Romero, 1970¹; Barreda, 1993¹, 1996⁴; Barreda y Caccavari, 1992¹; Palazzesi y Barreda, 2006); **7,** Sarmiento (Zucol y Brea, 2005; Zucol *et al.*, 2007); **8,** Centinela (Guerstein *et al.*, 2004¹); **9,** Monte León (Barreda y Palamarczuk, 2000a¹, b¹); **10,** Gaiman (Palazzesi y Barreda, 2005¹); **11,** Barranca Final (Gamerro y Archangelsky, 1981²; Quattrocchio y Guerstein, 1988²; Guerstein, 1990a², b², Guerstein y Quattrocchio, 1991²; Guler *et al.*, 2001²). **Mioceno Tardío/Late Miocene.** Formaciones/formations: **12,** Puerto Madryn (Palazzesi y Barreda, 2004²); **13,** Río Negro (Guler *et al.*, 2001²). **● Cordillera Frontal. Mioceno Temprano a Medio/Early to Middle Miocene.** Formaciones/formations: **14,** Pachaco (Prámparo *et al.*, 1995, 1996); **15,** Chinchas (Ottone *et al.*, 1998); **16,** La Ollita (Barreda *et al.*, 1998; Limarino *et al.*, 1999; Troilo *et al.*, 2000; Caccavari y Barreda, 2000³); **17,** Cerro Morado (Barreda *et al.*, 2003); **18,** del Buey (Barreda *et al.*, 2006b). **Mioceno Tardío/Late Miocene.** **▲ Valles Calchaquíes y Mesopotamia. Mioceno Medio/Valles Calchaquíes and Mesopotamia. Middle Miocene.** Formaciones/formations: **20,** San José (Lutz, 1987³; Anzótegui y Cristalli, 2000³; Anzótegui, 2001³, 2002a-c³; Anzótegui y Herbst, 2004³; Herbst *et al.*, 2000³; Mautino, 2002³, 2006; Mautino y Anzótegui, 2002c³; Mautino *et al.*, 2004³); **21,** Paraná (Anzótegui y Garralla, 1985⁴; Anzótegui, 1990⁴; Aceñolaza y Aceñolaza, 1996⁴; Zucol y Brea, 2000a⁴; Zucol *et al.*, 2004; Brea y Zucol, 2000⁴; Brea *et al.*, 2001⁴; Anzótegui y Aceñolaza, 2006); **22,** Anta (Quattrocchio *et al.*, 2003³); **23,** Las Arcas (Martínez y Lutz, 2005). **Mioceno Tardío/Late Miocene.** Formaciones/formations: **24,** Palo Pintado (Anzótegui y Cuadrado, 1996³; Anzótegui, 1998³; Acevedo *et al.*, 1998³; Starck y Anzótegui, 2001³; Lutz y Martínez, 2007); **25,** Chiquimil (Mautino *et al.*, 1997³; Mautino y Anzótegui 2002a³, b³; Anzótegui, 2004³; Martínez y Lutz, 2004³, 2006; Mautino 2006); **26,** El Morterito (Anzótegui *et al.* 2007). **Plioceno/Pliocene.** Formaciones/formations: **27,** Andalhuala (Menéndez, 1962; Fernández y Bravo, 1985³; Lutz, 1987³; Anzótegui *et al.*, 2004³); **28,** Ituzaingó (Anzótegui, 1975⁴, 1980⁴, 1987⁴; Anzótegui y Lutz, 1988⁴; Anzótegui y Acevedo, 1995⁴; Caccavari y Anzótegui, 1987⁴; Lutz, 1979⁴, 1991⁴; Brea y Zucol, 2000⁴; Zucol y Brea, 2000b⁴, Brea y Zucol, en prensa; Zucol *et al.*, 2004). Las referencias bibliográficas señaladas con el superíndice ¹/Quotations with superscript ¹- se encuentran en/are in Barreda y Palazzesi (2007); ² en/in Barreda *et al.* (en prensa); ³ en/in Anzótegui *et al.* (2007); ⁴ en/in Zucol *et al.* (2004).

Familias	Edad	Mioceno				Plioceno	
		Temprano a Medio		Tardío			
Acanthaceae			▲(2)		▲		
Amaranthaceae		●	▲		▲(2)		▲
Anacardiaceae		■	●	▲(5)	■(4)	▲(3)	▲(5)
Apiaceae	♣		▲			▲	
Apocynaceae			▲			▲	
Aquifoliaceae			▲			▲	▲
Arecaceae		■	▲			▲(4)	▲(3)
Asteraceae Mutisieae	♣	■	●		■		
Asteraceae Otras		■(5)	●	▲	■(7)	▲(7)	▲(3)
Berberidaceae	♣						
Betulaceae						▲	
Bombacaceae		■	▲			▲	
Cactaceae			▲(2)				
Celastraceae	♣						
Chenopodiaceae	♣	■	●	▲(3)	■	▲(3)	▲
Clusiaceae-Guttiferae			▲			▲	
Chloranthaceae	♣	■					
Convolvulaceae <i>Cressa</i>		■			■		
Convolvulaceae <i>Calystegia</i>			●				
Cunoniaceae	♣						
Cyperaceae	♣	■	●	▲(2)	■	▲(5)	▲(4)
Empetraceae	♣	■					
Ericaceae			▲				
Euphorbiaceae	♣	■	●	▲(2)		▲	▲(2)
Fabaceae Mimosoideae		■(2)	●	▲(5)	■(2)	▲(4)	▲(15)
Fabaceae Caesalpinoideae		■	●	▲	■	●(2)	▲(4)
Fabaceae Papilionoideae				▲(4)		▲(4)	▲(2)
Goodeniaceae	♣	■					
Grosulariaceae		■					
Gunneraceae	♣	■	●			▲	
Haloragaceae	♣	■	●	▲(2)	■	▲	▲

Tabla 1. (Continuación)

Familias	Edad	Mioceno			Plioceno		
		Temprano a Medio		Tardío			
Hydrocharitaceae			●		▲		
Lactoridaceae		■					
Lauraceae	♣	■	▲		▲(3)		
Malvaceae	♣	■(3)	●(5)	▲(13)	■(2)	▲(9)	
Malpigiaceae		■		▲	■	▲	
Melastomataceae				▲			
Meliaceae						▲(2)	
Menyanthaceae	♣						
Moraceae				▲		▲	
Myrtaceae	♣(3)	■	●	▲(7)		▲(4)	▲(5)
Misodendraceae	♣						
Nothofagaceae <i>Menziesii</i>	♣	■	●				
Nothofagaceae <i>Brassospora</i>	♣	■	●				
Nothofagaceae <i>Fuscospora</i>	♣	■	●		■		
Nymphaeaceae						▲	
Onagraceae	♣	■(3)	●	▲		▲	
Poaceae	♣	■	●	▲(3)	■	▲(2)	▲
Podostemaceae				▲			
Polygalaceae				▲	■	▲(2)	▲
Polygonaceae	♣	■	●	▲	■		▲
Proteaceae	♣	■	●	▲			
Ranunculaceae	♣					▲	
Rhamnaceae				▲			
Restionaceae	♣	■	●		■		
Rosaceae	♣						
Rubiaceae	♣	■		▲		▲	
Sapindaceae	♣	■		▲			
Sapotaceae				▲		▲(3)	▲(4)
Sparganiaceae/Thyphaceae	♣	■		▲	■	▲(3)	
Sterculiaceae	♣						
Symplocaceae		■	●				
Ulmaceae Celtidoideae		■		▲		▲(2)	
Ulmaceae Ulmoideae						▲	▲(2)
Valerianaceae	♣						
Winteraceae/ <i>Drimys winteri</i>	♣	■					
Winteraceae/ <i>Drimys brasiliensis</i>				▲		▲	
Zygophyllaceae				▲			

documenta la presencia de árboles y arbustos esclerófilos, con participación de fabáceas mimosoideas (*Acacia*, *Anadenanthera*) y caesalpinoideas (*Caesalpinia*), así como anacardiáceas (*Schinopsis*) y goodeeniáceas.

Durante el Mioceno Temprano tardío/Mioceno Medio se produjo un avance de elementos tropicales con presencia de sapindáceas (*Cupania*), euforbiáceas (*Alchornea*), bombacáceas y malpigiáceas; también de hidrófitas como ciperáceas, esparganiáceas/tifáceas, restionáceas, malváceas y poligonáceas. En ambien-

tes de marismas y en sectores internos áridos continuó el desarrollado de quenopodiáceas, convolvuláceas y asteráceas.

Para el Mioceno Tardío sólo se poseen datos paleontológicos en las formaciones Barranca Final, Río Negro y Puerto Madryn (figura 1, tabla 1). La vegetación de la Patagonia extra-andina estuvo dominada por comunidades xerofíticas con convolvuláceas, quenopodiáceas, anacardiáceas y asteráceas muy diversificadas (Barreda *et al.*, 2006a). *Nothofagus* (subgénero *Fuscospora*), podocarpáceas y araucariá-

ceas estuvieron restringidas al sector occidental de Patagonia.

En el ámbito de la Cordillera Frontal (Área 3), para el Mioceno Temprano a Medio, se registran datos palinológicos en las formaciones Chinchas, Pachaco, La Ollita, Cerro Morado y del Buey, e improntas de hojas en la Formación La Ollita (figura 1, tabla 1). El espectro polínico es bastante homogéneo y predominan los componentes herbáceo-arbustivos como quenopodiáceas, efedráceas, anacardiáceas, asteráceas y fabáceas (*Caesalpineae*, *Calliandra*). La participación de elementos neotropicales es significativa; se reconocen convolvuláceas (tipo *Calystegia/Merremia*) y amarantáceas (tipo *Gomphrena*), entre las más significativas. Las familias australes (podocarpáceas y nothofagáceas-*Fuscospora*) son muy escasas, o no se registran. En los ambientes acuáticos se reconocen potamogetonáceas (*Potamogeton*), hidrocaritáceas, esparganiáceas/tifáceas, haloragáceas, restionáceas y malváceas.

Para el Mioceno Tardío sólo se posee información en la Formación Desencuentro (figura 1, tabla 1) donde se halló un leño de fabáceas caesalpinoideas. En los valles Calchaquies y Mesopotamia (Área 4), para el Mioceno Medio y Tardío, el registro fósil es abundante y variado. En las formaciones San José, Las Arcas, Paraná y Anta (Mioceno Medio), se recuperaron improntas de hojas y frutos, leños, palinomorfs y fitolitos; en las formaciones Chiquimil y Palo Pintado (Mioceno Tardío) improntas de hojas y frutos, leños y palinomorfs y en la Formación El Morterito, sólo hojas (figura 1, tabla 1).

Durante el Mioceno Medio a Tardío, en la región de los valles Calchaquies y en la Mesopotamia la vegetación muestra un claro balance entre comunidades xéricas herbáceo-arbustivas y bosques higrófilos. En las primeras dominan las fabáceas mimosoideas (*Mimosa*, *Prosopis*), caesalpinoideas (*Chamaecrista* y *Senna*) y papilionoideas (*Rhyncosia*, *Zornia*, *Desmodium* y *Eriosema*), las anacardiáceas (*Schinopsis*), quenopodiáceas, poligaláceas, apocináceas, ramnáceas, cactáceas, zigofiláceas, poáceas y malváceas; en las segundas son frecuentes las lauráceas (*Ocotea*, *Nectandra*), mirtáceas, euforbiáceas y fabáceas papilionoideas arbóreas de los géneros *Erythrina* y *Tipuana*. También se destacan *Anadenanthera colubrina* (fabácea mimosoidea) y *Astronium urundeuva* (anacardiácea), actualmente restringidas a las regiones tropical y subtropical de América del Sur.

Plioceno

Esta Serie sólo se registra en el ámbito de los Valles Calchaquies y Mesopotamia (Área 4) en las formaciones Andalhuala (improntas de hojas) e

Ituzaingó (improntas de hojas, palinomorfs, cutículas y leños) (figura 1, tabla 1).

Se registran muchas familias presentes en el Mioceno Medio y Tardío como arecáceas, lauráceas, mirtáceas, anacardiáceas, asteráceas, poligaláceas, haloragáceas, quenopodiáceas, ulmáceas, malpigiáceas y poáceas. Dentro de las poáceas, sin embargo, se destaca el primer hallazgo de una caña perm mineralizada asignada a bambusoideas (Brea y Zucol, 2007). La composición y estructura de las comunidades xéricas y del bosque higrófilo permanecen sin grandes modificaciones, sólo aparecen los primeros registros de meliáceas y se diversifican las sapotáceas y fabáceas.

Pleistoceno

No existen registros palinológicos ni paleobotánicos continuos en ninguna de las áreas que conecten el Plioceno con el Cuaternario. Los registros para el Pleistoceno son escasos, discontinuos y de baja resolución, con incertidumbres en la asignación cronológica o con edades radiocarbónicas en el límite del método, que hacen inciertas las comparaciones y especulativas las interpretaciones.

En la Mesopotamia (Área 4) hay registros fósiles puntuales para el Pleistoceno Temprano en las formaciones Salto Chico (cutículas y leños) y Alvear (fitolitos) y para el Pleistoceno Medio en la Formación Yupoí (impresiones foliares de tallos y ramas) (figura 1). La cronología es tentativa y las edades asignadas son discutidas. Se registran anacardiáceas, fabáceas mimosoideas, arecáceas, poáceas y equisetáceas. El único registro de condiciones interglaciares (Estadio Isotópico 5, EI 5) corresponde a la Formación El Palmar (figura 1) datada por TL en 80.670 ± 13.420 a. A.P. (Zucol *et al.*, 2005). Se hallaron en diferentes secciones restos de maderas y fitolitos asignables a anacardiáceas, lauráceas, fabáceas mimosoideas, combretáceas, mirtáceas, arecáceas, poáceas, ciperáceas y podostemáceas.

Para la Patagonia occidental y extremo austral (Área 1) sólo existen algunos registros polínicos discontinuos. El único que probablemente representa condiciones interglaciares (EI 11, ca. 430.000 años) es Cañadón El Mosquito (50° S) (figura 1). Los conjuntos polínicos están dominados por *Podocarpus* y cantidades menores de *Nothofagus* tipo *dombeyi* y *N.* tipo *obliqua*. Los sitios con registros de condiciones interglaciales/interglaciales (?) están ubicados en Tierra del Fuego (Viamonte, 53° S y Lago Fagnano, 54° S) y Patagonia (Maar Magallanes, 52° S y Bajada de Rahue, 39° S) (figura 1). En las secciones Viamonte (> 41.000 a. A.P.) y Lago Fagnano (39.000- > 58.000 a. A.P.) predominan los taxones no arbóre-

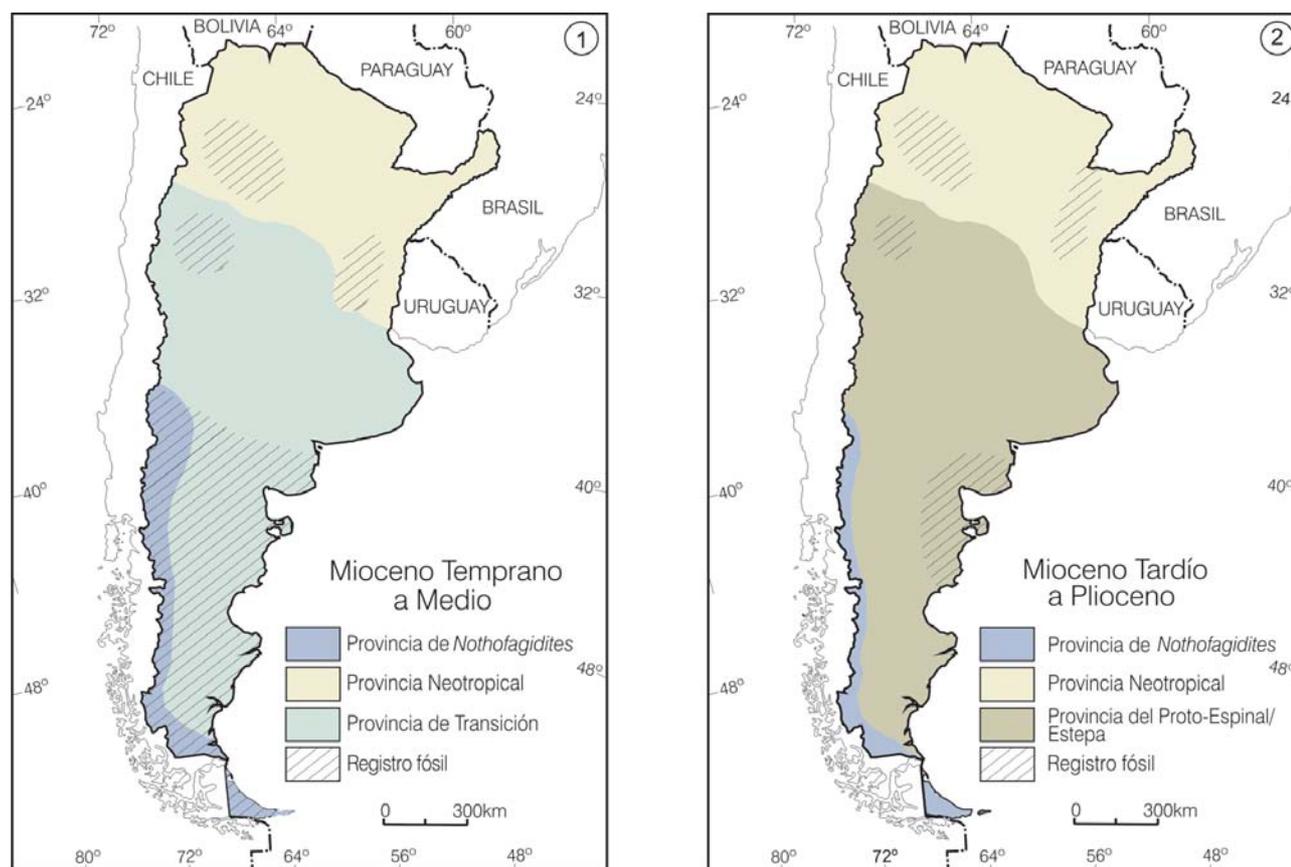


Figura 2. Provincias paleo-fitogeográficas del Mioceno y Plioceno de Argentina. **1,** Mioceno Temprano-Mioceno Medio. **2,** Mioceno Tardío-Plioceno / *Paleo-phytogeographic Provinces during the Miocene and Pliocene of Argentina. 1, Early to Middle Miocene. 2, Late Miocene-Pliocene.* Dash lines indicate regions with fossil records.

os, con bajas proporciones de *Nothofagus* tipo *dombeyi*. Maar Magallanes (31.550-51.000 a. A.P.) está dominado por poáceas, asteráceas y *Empetrum* reflejando una estepa gramínea. El registro polínico de la sección Bajada de Rahue (28.000-38.500 a. A.P.) refleja una laguna somera en un ambiente de estepa herbáceo-arbustiva.

Ultimo Máximo Glacial-Holoceno

Las fuentes primarias de información para la historia de la vegetación desde el LGM son los registros polínicos fósiles, que fueron obtenidos principalmente de sedimentos lacustres y aluviales, turberas y sitios arqueológicos. La información detallada está limitada a registros terrestres bien datados entre los 22° y 54° S para el Tardiglacial - Holoceno (Markgraf, 1989, 2001; Prieto, 1996, 2000; Garralla, 1998; Lupo, 1998; Garralla *et al.*, 2001; Schäbitz *et al.*, 2001; Mancini, *et al.*, 2005, en prensa; Quattrocchio *et al.*, 2007; Borromei y Quattrocchio, en prensa), sin embargo algunas áreas de Argentina están poco representadas o sin registros. La información disponible

para el LGM está restringida a una única secuencia en Patagonia (Markgraf y Bianchi, 1999).

Provincias paleo-fitogeográficas

Actualmente en Argentina se reconocen dos grandes regiones fitogeográficas: Neotropical y Austral, a su vez subdivididas en Dominios y Provincias en función de las afinidades florísticas (Cabrera, 1976). La Región Neotropical ocupa la mayor parte del territorio continental argentino y se divide en los Dominios Amazónico, Chaqueño y Andino-Patagónico.

El Dominio Amazónico representa las selvas tropicales y subtropicales y está dividido en Provincia de las Yungas y Provincia Paranaense. El Dominio Chaqueño está representado por cinco provincias: Provincia Chaqueña con predominio de *Schinopsis* y *Aspidosperma*; Provincia del Espinal, un bosque xerofítico con predominio de especies del género *Prosopis*; Provincia Prepuneña con pocos árboles y predominio de cactáceas, zigofiláceas, fabáceas y asteráceas arbustivas; Provincia del Monte con espe-

Tabla 2. Distribución geográfica de las familias presentes en el registro fósil durante el intervalo Mioceno Temprano a Medio / *geographic distribution of the families recorded during the Early to Middle Mioncene interval.*

Región Geográfica Familias	Provincias			
	<i>Nothofagidites</i>	Transición		Neotropical
	Patagonia occidental	Patagonia extra-andina	Cordillera Frontal	Valles Calchaquíes y Mesopotamia
Berberidaceae				
Celastraceae				
Cunoniaceae				
Menyanthaceae				
Misodendraceae				
Ranunculaceae				
Rosaceae				
Sterculiaceae				
Valerianaceae				
Chloranthaceae				
Empetraceae				
Goodeniaceae				
Winteraceae / <i>Drimys winteri</i>				
Restionaceae				
Gunneraceae				
Asteraceae Mutisieae				
Nothofagaceae <i>Menziesii</i>				
Nothofagaceae <i>Brassospora</i>				
Nothofagaceae <i>Fuscospora</i>				
Haloragaceae				
Polygonaceae				
Proteaceae				
Poaceae				
Onagraceae				
Myrtaceae				
Chenopodiaceae				
Cyperaceae				
Malvaceae				
Sparganiaceae / Thyphaceae				
Sapindaceae				
Lauraceae				
Apiaceae				
Ulmaceae (Celtioideae)				
Grosulariaceae				
Convolvulaceae <i>Cressa / Wilsonia</i>				
Lactoridaceae				
Symplocaceae				
Anacardiaceae				
Asteraceae Otras				
Fabaceae Mimosoideae				
Fabaceae Caesalpinoideae				
Arecaceae				
Bombacaceae				
Malpighiaceae				
Convolvulaceae				
Hydrocharitaceae / <i>Calystegia</i>				
Amaranthaceae				
Acanthaceae				
Apocynaceae				
Aquifoliaceae				
Cactaceae				
Clusiaceae-Guttiferae				
Ericaceae				
Fabaceae Papilionoideae				
Melastomataceae				
Moraceae				
Podostomaceae				
Polygalaceae				
Rhamnaceae				
Sapotaceae				
Zygophylliaceae				
Winteraceae / <i>Drymis brasiliensis</i>				

Tabla 3. Distribución geográfica de las familias presentes en el registro fósil durante el intervalo Mioceno Tardío-Plioceno / *geographic distribution of the Families recorded during the Late Miocene-Pliocene interval.*

Región Geográfica Familias	Provincias		
	Proto-Espinal / Estepa		Neotropical
	Patagonia extra-andina	Cordillera Frontal	Valles Calchaquíes y Mesopotamia
Nothofagaceae <i>Fuscospora</i>			
Restionaceae			
Convolvulaceae <i>Cressa / Wilsonia</i>			
Asteraceae Mutisieae			
Ulmaceae (Celtioideae)			
Anacardiaceae			
Asteraceae Otras			
Fabaceae Mimosoideae			
Sparganiaceae / Thyphaceae			
Malvaceae			
Haloragaceae			
Cyperaceae			
Chenopodiaceae			
Poaceae			
Polygonaceae			
Malpighiaceae			
Polygalaceae			
Fabaceae Caesalpinoideae			
Apiaceae			
Betulaceae			
Arecaceae			
Bombacaceae			
Gunneraceae			
Lauraceae			
Myrtaceae			
Onagraceae			
Meliaceae			
Moraceae			
Hydrocharitaceae			
Amaranthaceae			
Acanthaceae			
Apocynaceae			
Aquifoliaceae			
Euphorbiaceae			
Fabaceae Papilionoideae			
Nymphaeaceae			
Ranunculaceae			
Rubiaceae			
Sapotaceae			
Ulmaceae (Ulmoideae)			
Winteraceae / <i>Drymis brasiliensis</i>			

cies arbóreas enanas y predominantemente zigofiláceas arbustivas del género *Larrea* y finalmente la Provincia Pampeana caracterizada por el dominio de pastizales de poáceas. El Dominio Andino-Patagónico está caracterizado por una notable uniformidad florística y fisonómica y por endemismos que permiten dividirlo en tres provincias. La Provincia Altoandina, con predominio de poáceas xerófilas, la Provincia Puneña con predominio de arbustos como *Fabiana* y *Parastrephia*, entre otros y la Provincia Patagónica representada por estepas herbáceo-arbustivas.

La Región Austral, se extiende por la zona cordillerana desde los 37° S hasta el Cabo de Hornos con

una vegetación dominante de bosque, principalmente del género *Nothofagus* (Provincia Subantártica).

Numerosos estudios paleo-fitogeográficos analizaron, con distinto grado de detalle, los cambios de la vegetación durante el Mioceno y el Plioceno de Argentina sobre la base del registro fósil y teniendo en cuenta la distribución geográfica que presentan actualmente las plantas más afines (Menéndez, 1971; Romero, 1978, 1986, 1993; Hinojosa y Villagrán, 1997; Villagrán e Hinojosa, 1997; Troncoso y Romero, 1998; Markgraf *et al.*, 1996; Hinojosa, 2005). En este trabajo se adoptó la división paleo-fitogeográfica tradicional presentada por Romero (1993), con algunas modificaciones relacionadas con el incremento en el número

ro de asociaciones fósiles estudiadas y un mejor ajuste temporal de las mismas. Se reconocieron las Provincias paleo-fitogeográficas de *Nothofagidites* y Neotropical (Romero, 1993) para el Mioceno y Plioceno y se definen dos provincias: Provincia de Transición, para el Mioceno Temprano a Medio y Provincia del Proto-Espinal/Estepa, para el Mioceno Tardío-Plioceno (figuras 2-4; tablas 2 y 3). Estas provincias se caracterizan por asociaciones de taxones definidas y presentan distribuciones espaciales relativamente restringidas (tablas 1, 2 y 3). Los escasos registros fósiles del Pleistoceno Temprano y Medio no permitieron realizar un análisis paleo-fitogeográfico, y para el lapso LGM-Holoceno los registros polínicos señalan que la composición florística no varió significativamente con respecto a la actual en las diferentes regiones de Argentina.

Mioceno Temprano a Medio (figuras 2-4)

Provincia de *Nothofagidites* (figuras 2, 3, tabla 2)

Se reconoce en el sector sur-occidental de Patagonia y se caracteriza por la abundancia de elementos australes sin presencia de otros propios del Dominio Chaqueño. Son características de esta provincia las notofagáceas, misodendráceas, meniantáceas, cunoniáceas (*Weinmannia*), celastráceas (*Maytenus*), berberidáceas, valerianáceas, ranunculáceas, rosáceas, esterculiáceas, goodeniáceas, empetráceas, winteráceas (*Drimys winteri* Forst. y Forst.), asteráceas (Mutisiinae), junto con las gimnospermas: podocarpáceas, araucariáceas y cupresáceas/taxodiáceas. Las proteáceas y mirtáceas, aunque frecuentes en esta provincia, también están presentes en asociaciones en el centro y norte argentino. El tipo de vegetación desarrollado en esta provincia habría sido un bosque húmedo templado.

Provincia Neotropical (figuras 2, 3; tabla 2)

Se reconoce la participación de taxones de extracción puramente Neotropical afines a los de las Provin-

cias Paranaense y de las Yungas y ausencia de *Nothofagus*. Se identifica en el noroeste en los valles Calchaquíes y en el noreste en la Mesopotamia. Las familias características de esta Provincia son las acantáceas, apocináceas, aquifoliáceas, cactáceas, clusiáceas-gutíferas, ericáceas, fabáceas papilionoideas (*Desmodium*, *Tipuana*, *Erythrina*), melastomatáceas, moráceas, podostomáceas, poligaláceas, ramnáceas, sapotáceas, winteráceas (*Drimys brasiliensis* Miers.) y zigofiláceas. También son abundantes las fabáceas mimosoideas (*Acacia*, *Prosopis*, *Mimosa*) y caesalpinoideas (*Senna*, *Chamaecrista*), anacardiáceas (*Schinopsis*, *Schinus*), y se reconocen arecáceas, poáceas, amarantáceas y ulmáceas (Celtioideae). La vegetación sería semejante a la presente en la actual Provincia Chaqueña, con desarrollo de bosques xerófilos, asociados a palmares, sabanas y estepas arbustivas halófitas y comunidades hidrófitas vinculadas a cursos de agua.

Provincia de transición (figuras 2, 4; tabla 2)

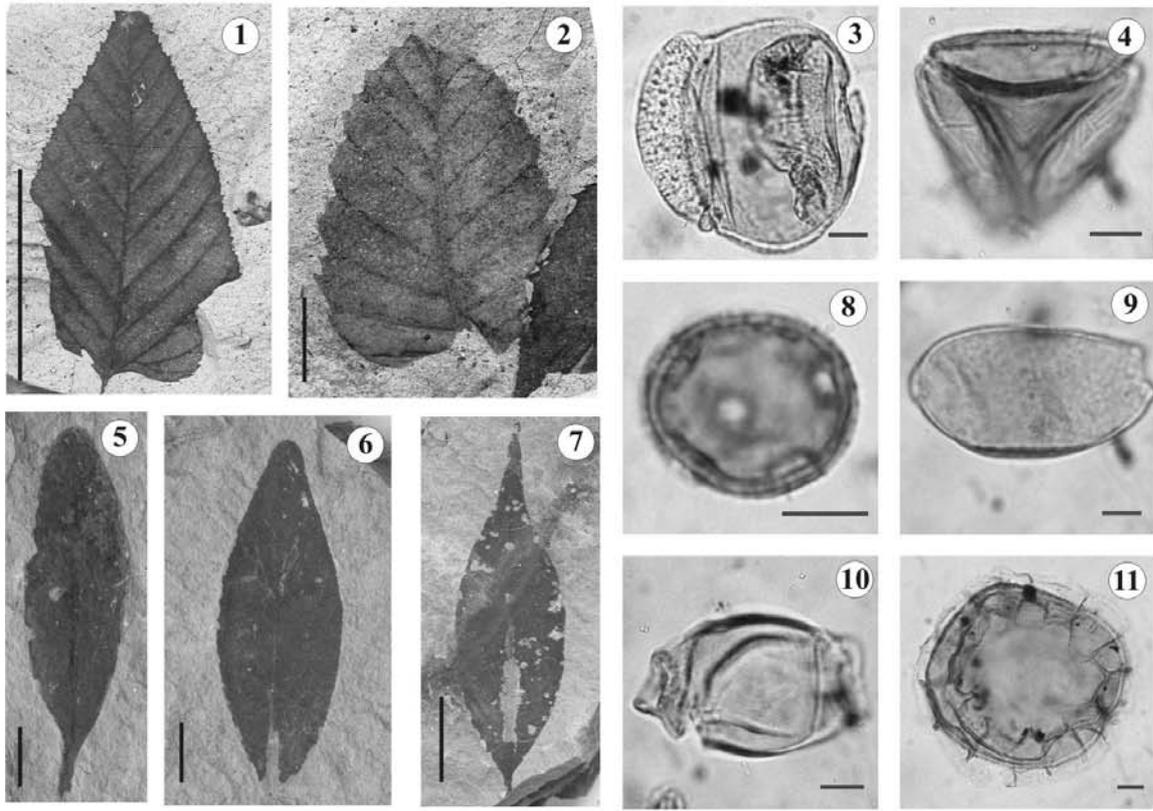
Se reconoce el aporte de elementos de los Dominio Chaqueño y Austral y se desarrolla en la Patagonia extra-andina (desde Santa Cruz hasta Río Negro, incluyendo también el sur de la provincia de Buenos Aires) y en la Cordillera Frontal.

Si bien esta Provincia se define como una unidad, la influencia de los elementos australes en la zona de Cuyo es significativamente menor que en la Patagonia extra-andina y ocurre a la inversa con los elementos neotropicales. Esta Provincia no tiene análogos con la flora actual.

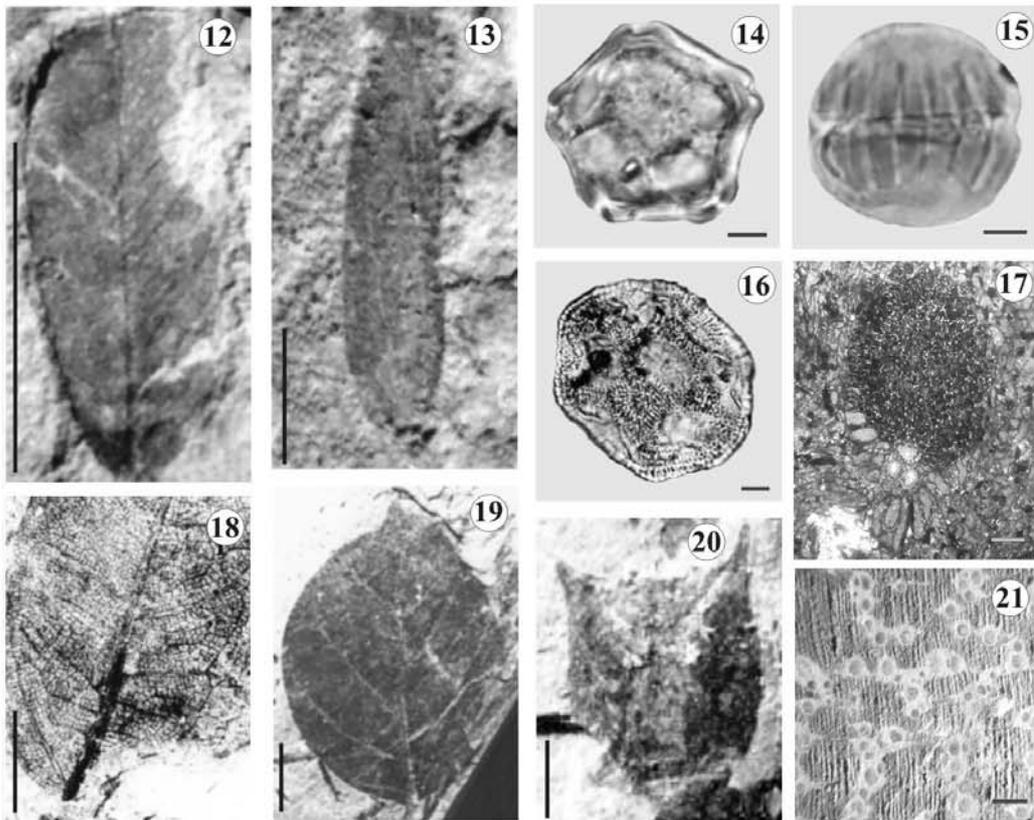
En la Patagonia central se caracteriza por la presencia de notofagáceas, podocarpáceas, araucariáceas, goodeniáceas, efedráceas, quenopodiáceas, convolvuláceas, asteráceas, asociadas a elementos característicos del Dominio Chaqueño como anacardiáceas (*Schinopsis*), fabáceas mimosoideas (*Acacia*, *Anadenanthera*), fabáceas caesalpinoideas (*Caesalpinia*). También están representadas las arecáceas, bombacáceas, lauráceas, malpigiáceas, poáceas y ulmáceas (Celtioideae, *Celtis*). En la zona de la Cordillera Frontal, la participación de familias características de los bosques australes (podocarpáceas, notofagáceas) se encuentra

Figura 3. Taxones característicos de las Provincias paleo-fitogeográficas de *Nothofagidites* (figuras 3.1-3.11) y Neotropical (figuras 3.12-3.21)/characteristic taxa of the *Nothofagidites* and *Neotropical* paleo-phytogeographic Provinces. 1-2, Nothofagaceae (*Nothofagus*); 3, Podocarpaceae (*Dacrydium franklinii* Hook); 4, Menyanthaceae (*Liparophyllum*); 5-7, Myrtaceae; 8, Misodendraceae (*Mysodendron*); 9, Proteaceae (*Embotryium*); 10, Onagraceae (*Epilobium*); 11, Ricciaceae (*Riccia*). 12, Fabaceae Papilionoidea (*Tipuana*); 13, Fabaceae Caesalpinoideae (*Chamaecrista*); 14, Betulaceae; 15, Polygalaceae; 16, Cactaceae; 17, Arecaceae; 18, Moraceae (*Ficus*); 19, Fabaceae, Papilionoidea (*Erythrina*); 20, Melastomataceae (*Tibouchina*); 21, Fabaceae Mimosoidea. Los ejemplares de las figuras 1, 2, 5-7 provienen de la Formación Ñirihuau; 3, 4, 8-11 del Pozo Aries, Tierra del Fuego; 12-13 de la Formación El Morterito; 15, 16, 18, 19, 20 de la Formación San José; 14, de la Formación Chiquimil; 17 de la Formación Ituzaingó; 21 de la Formación Paraná / specimens in figures 1, 2, 5-7 come from Ñirihuau Formation; 3, 4, 8-11 from Aries well, Tierra del Fuego; 12-13 from El Morterito Formation; 15, 16, 18, 19, 20 from San José Formation; 14 from Chiquimil Formation; 17 from Ituzaingó Formation; 21 from Paraná Formation. Escala gráfica en las figuras / scale bar in figures 1, 2, 5-7, 12, 18, 19 = 1 cm; figuras/figures 13, 20 = 0,2 cm; figura/figure 17 = 90 µm; figura/figure 21 = 30 µm; figuras/figures 3, 4, 8-10, 14-15 = 5 µm; figuras/figures 11, 16 = 10 µm.

Provincia de *Nothofagidites*



Provincia Neotropical



muy subordinada, a la vez que se reconocen otros géneros de fabáceas (*Calliandra*), convolvuláceas (*Calystegia/Merremia*) y amarantáceas (*Gomphrena*).

El tipo de vegetación en Patagonia se caracterizó por la alternancia de bosques abiertos de coníferas, bosquecillos xerófilos, sabanas arboladas y/o arbustivas y estepas con hierbas halófitas. También se reconocen palmares y bosques en galería con presencia de fabáceas. En cambio, en la zona de Cuyo prevalecieron las comunidades xerófilas, con árboles bajos, arbustos y hierbas halófitas.

Mioceno Tardío-Plioceno

Provincia de Nothofagidites (figuras 2, 3)

No se posee información paleobotánica ni palinológica para el Mioceno Tardío y Plioceno del sector sudoccidental. Las asociaciones palinológicas del Mioceno Tardío en la costa Patagónica y en el sur de la provincia de Buenos Aires tienen entre sus componentes porcentajes muy reducidos de notofagáceas y podocarpáceas, seguramente transportados desde la región andina. Estos hallazgos permiten especular que la Provincia de *Nothofagidites* habría permanecido sin grandes variaciones, aunque con una distribución más restringida, ocupando las áreas libres de hielo del sector occidental de Patagonia.

Provincia Neotropical (figuras 2, 3, tabla 3)

Se mantiene sin grandes variaciones ocupando el noroeste de Argentina y la Mesopotamia. A las familias características del intervalo Mioceno Temprano a Medio, se agregan las ninfáceas, betuláceas, ranunculáceas, ulmáceas (Ulmoideae) y meliáceas.

Provincia del ProtoEspinal/Estepa (figuras 2, 4; tabla 3)

Se habría desarrollado en el territorio ocupado previamente por la Provincia de Transición. Las asociaciones están dominadas por quenopodiáceas, convolvuláceas, anacardiáceas, fabáceas mimosoideas (dos especies de *Acacia*) y caesalpinoideas (*Caesalpinia*), asteráceas (muy diversificadas), ulmáceas (Celtioideae, *Celtis*) junto con efedráceas. No se reconocen cupresáceas/taxodiáceas ni araucariáceas y son muy escasas las podocarpáceas y notofagáceas (subgénero *Fuscospora*), seguramente alóctonas. Las familias registradas sugieren una vegetación comparable con la que actualmente se

desarrolla en la Provincia del Espinal con presencia de arbustos o árboles bajos xerófilos y una vegetación herbácea mayormente halófito con escasas poáceas. No se poseen datos del Plioceno, pero teniendo en cuenta la tendencia general indicada por los valores de isótopos de oxígeno y carbono hacia condiciones más frías y secas (Blisniuk *et al.*, 2005), es probable que la estructura de la vegetación en la Patagonia extraandina se haya tornado progresivamente más baja y abierta, gradando hacia una estepa arbustiva.

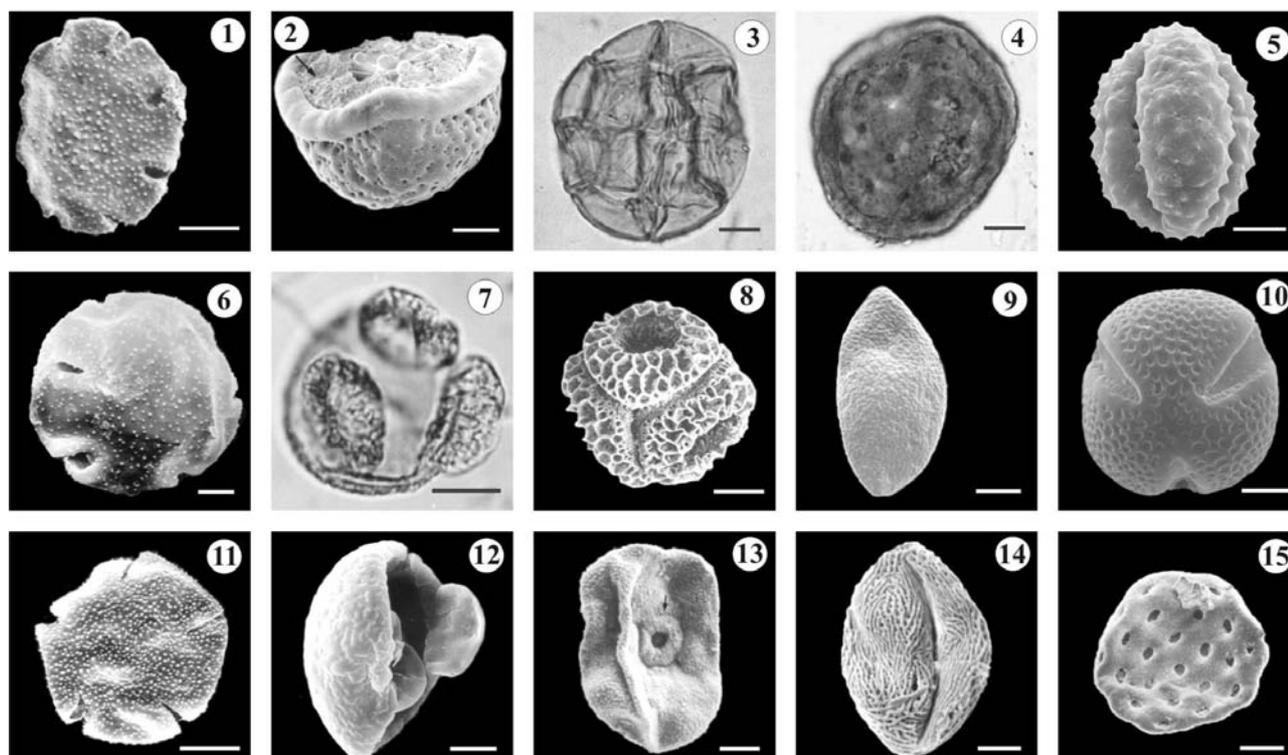
Pleistoceno

Los registros fósiles del Pleistoceno Temprano y Medio no permiten realizar un análisis paleofitogeográfico. En Mesopotamia, la dominancia de palmeras y poáceas meso y megatérmicas y la ausencia de plantas asociadas a cursos de agua o humedales sugieren que las condiciones climáticas para el Pleistoceno Temprano fueron más áridas en relación con el óptimo climático del Mioceno. En cambio, para el Pleistoceno Medio los registros señalan el desarrollo de comunidades herbáceas asociadas a ambientes fluviales ribereños. Durante el último interglacial (EI 5) se habrían desarrollado bosques de anacardiáceas y fabáceas mimosoideas y de palmeras, en condiciones húmedas y templado-cálidas.

En la actual Provincia Patagónica a 50° S durante el EI 11 se desarrolló un bosque dominado por *Podocarpus* acompañado por *Nothofagus* y cupresáceas; esta composición es marcadamente diferente al bosque subantártico actual e indica un clima más húmedo y cálido que el presente. Actualmente *Podocarpus nubigenus* Lindl. crece en el Distrito Valdiviano de la Provincia Subantártica 1000 km al norte (41° S) acompañado por *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) y Oerst. y *Fitzroya cupressoides* (Molina) Johnston. Los conjuntos polínicos de los registros supuestamente interestadiales a los 39° S y 52° S muestran una vegetación semejante a la estepa gramínea de la Provincia Patagónica. Esta vegetación indica condiciones de humedad semejantes a las actuales, que sugieren condiciones interglaciales más que interestadiales.

Los únicos registros polínicos de Tierra del Fuego corresponden a secciones discontinuas y sugieren el desarrollo de una estepa gramínea (como la de la actual Provincia Patagónica) y condiciones interglaciales más que interestadiales para Viamonte (53° S), y una estepa/tundra (sin análogos actuales), donde actualmente se desarrolla el bosque de *Nothofagus* para Lago Fagnano (54° S). Esto último sugiere condiciones más frías y más secas, con temperaturas 3 - 5° C y precipitaciones 300 mm menores que las actuales,

Provincia de Transición



Provincia del Proto-Espinal/Estepa

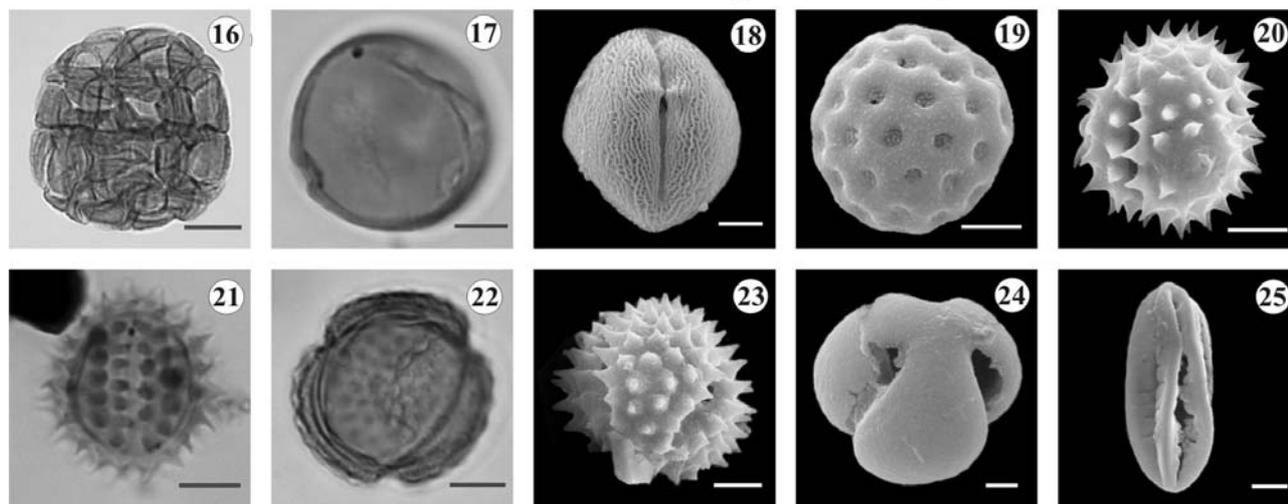


Figura 4. Taxones característicos de las Provincias paleo-fitogeográficas de Transición (figuras 4.1-4.15) y Proto-Espinal / estepa (figuras 4.16-4.25) / characteristic taxa of the Transitional and earliest Espinal/Steppe paleo-phytogeographic Provinces. 1, Nothofagaceae (*Nothofagus Brassospora*). 2, Lophosoriaceae (*Lophosoria*). 3, Fabaceae Mimosoideae (*Acacia*). 4, Convolvulaceae (tipo *Calystegia/Merremia*). 5, Asteraceae (Mutisieae, Mutisinae). 6, Nothofagaceae (*Nothofagus Fuscospora*). 7, Podocarpaceae (*Microcachryis*). 8, Winteraceae (*Drimys winteri* J.R. Forst. y G. Forst.). 9, Arecaceae. 10, Fabaceae Mimosoideae. 11, Nothofagaceae (tipo *menziessi*). 12, Podocarpaceae (*Dacridium franklinii* Hook). 13, Poaceae. 14, Anacardiaceae. 15, Chenopodiaceae. 16, Fabaceae Mimosoideae (*Acacia*); 17, Ulmaceae (Celtioidea, *Celtis*). 18, Anacardiaceae (*Schinopsis*). 19, Chenopodiaceae. 20, 21, 23, Asteraceae (Asterae). 22, Asteraceae (*Ambrosia*). 24, Convolvulaceae (*Cressa/Wilsonia*). 25, Ephedraceae (*Ephedra*). Los ejemplares de las figuras 1-2 y 5-15 provienen de la Formación Chenque; 4 de la Formación del Buey; 16, 17, 21, 22 de la Formación Barranca Final, 18-20, 23-25 de la Formación Puerto Madryn / specimens in figures 1-2 and 5-15 come from Chenque Formation; 4 from del Buey Formation; 16, 17, 21, 22 from Barranca Final Formation, 18-20, 23-25 from Puerto Madryn Formation. Escalas gráficas en las figuras / scale bar in figures 1, 2, 4, 5, 7-9, 11, 16 = 10 μ m; figuras / figures 3, 6, 10, 12-15, 17-25 = 5 μ m.

que podrían corresponder al EI 4 o a un estadio glacial más antiguo (EI 6).

Ultimo Máximo Glacial-Holoceno

Noroeste (latitudes 22° a 26° S)

Durante el Tardiglacial los registros de la Puna (22° S), indican un desplazamiento hacia el oeste del actual límite del bosque de las Yungas, indicado por altos porcentajes de *Podocarpus* y otros taxones arbóreos (*Alnus*, *Juglans* y mirtáceas). En cambio, a los 26° S se desarrolló una estepa de poáceas. Durante el Holoceno la vegetación altoandina-puneña (poáceas, quenopodiáceas, asteráceas, *Ephedra*) fue dominante a los 22°-23° S mientras que una estepa de poáceas y arbustos se desarrolló a los 26° S. Entre 3700 y 1500 a. A.P. se expandió la vegetación altoandina-puneña y estaban presentes elementos del bosque de las Yungas. En cambio, a los 26° S predominó la vegetación de Monte (*Larrea*, *Baccharis* y poáceas) desde ca. 4000 a. A.P. Los registros polínicos de la Puna señalan la influencia antrópica desde 4500 a. A.P. que es más marcada a partir de ca. 2000 a. A.P. indicada por repetidos cambios de gran amplitud en los conjuntos polínicos.

Centro (latitudes 29° a 39° S)

El único registro polínico a los 29° S muestra que a partir de ca. 3500 a. A.P. se estableció un bosque xerofítico semejante al actual de la Provincia Chaqueña indicado por la abundancia de polen de *Acacia*, *Prosopis*, *Schinus*, *Copernicia* y *Aspidosperma*. La vegetación para los últimos 2400 a. A.P. está caracterizada por un bosque xerofítico ralo dominado por acacias y comunidades herbáceas.

La vegetación de la Provincia Pampeana (36°-39° S) consistió principalmente de estepas psammófitas y pastizales con sobre-representación de brasicáceas y asteráceas, sin análogos actuales, en amplias áreas del centro y suroeste durante el Tardiglacial, asociadas con taxones del bosque xerofítico y estepas halófitas en el suroeste. Estas estepas secas fueron reemplazadas por pastizales húmedos y comunidades de humedales (ciperáceas, *Typha*, *Ranunculus* y *Althernatera*) durante el Holoceno temprano. Los registros palinológicos de la costa muestran el desarrollo de comunidades principalmente halófitas como consecuencia de la influencia marina durante el ascenso del nivel del mar a 6500-6000 a. A.P. que actuó como forzante para el cambio en las comunidades vegetales costeras. El reemplazo de los pastizales húmedos por pastizales secos representados por

comunidades psammófitas y halófitas ocurrió a ca. 4000 a. A.P.

Hacia el oeste (entre 32° y 35° S) durante la transición Tardiglacial-Holoceno (11.000-8500 a. A.P.) se desarrolló una estepa arbustiva con afinidades con las Provincias Patagónica y Altoandina compuesta por poáceas, *Schinus*, *Nassauvia*, *Chuquiraga* y *Junellia*. Esta fue reemplazada por una estepa de asteráceas y vegetación con taxones característicos del Monte (*Larrea*, *Prosopis* y *Cercidium*). Hacia 5000 a. A.P. la vegetación del Monte fue predominante en el piedemonte de los Andes formando bosques en galería (*Prosopis* y *Cercidium*) y alcanzó su máxima extensión entre el Río Negro y el Río Chubut a los 4000 a. A.P. En cambio, en la Precordillera (32° S) se desarrolló una vegetación Altoandina.

Patagonia andina y extrandina (latitudes 40° a 52° S)

Durante el LGM en la Patagonia andina la vegetación estuvo dominada por poáceas, con asteráceas, cariofiláceas, *Azorella*, *Ephedra* y *Plantago* que indican la presencia de estepas herbáceo-arbustivas y extensas áreas de aguas someras indicadas por *Myriophyllum*, *Botryococcus* y *Pediastrum*. *Nothofagus* es dominante en los registros entre 17.000 y 11.400 a. A.P., acompañado de ericáceas, mirtáceas y helechos, indicando el establecimiento de un bosque abierto. Durante ese tiempo en la Patagonia extrandina se desarrollaron estepas de *Ephedra* o de asteráceas.

Durante el Holoceno temprano (11.400-6000 a. A.P.) el bosque de *Nothofagus* (40°-41° S) adquirió su mayor diversidad con la presencia de *Misodendrum*, *Podocarpus*, *Maytenus* e indicadores de transición con la estepa como *Diostea*, *Schinus* y *Discaria*, durante un período de inversión climática (Ariztegui *et al.*, 1987) y alta presencia de incendios (Bianchi, 2000; Whitlock *et al.*, 2006). Todos los registros de la Patagonia extrandina muestran, con diferencias locales menores, el desarrollo de estepas de poáceas durante la transición Tardiglacial-Holoceno, las que fueron reemplazadas con posterioridad a 10.000 a. A.P. por diferentes estepas arbustivas de asteráceas, *Nassauvia*, *Ephedra* y *Mulinum* y hacia el noreste de Patagonia aparecen representados los primeros elementos de la vegetación del Monte y el Espinal y estepas xéricas de poáceas con taxones del Espinal y de la Provincia Patagónica. En el extremo sur de la Patagonia se incrementaron las estepas gramíneas con *Mulinum* y se desarrolló un bosque abierto de *Nothofagus*.

Durante el Holoceno medio (6000-3000 a. A.P.) el incremento del polen de cupresáceas y de carbón vegetal sedimentario en los registros del norte de la Patagonia andina indican el establecimiento del bos-

que de *Austrocedrus chilensis* (D. Don.) Pic. Sern. y Bizarri y el aumento en la frecuencia de incendios forestales, respectivamente (Whitlock *et al.*, 2006). En cambio, en el sur se desarrolló un bosque denso de *Nothofagus*.

En el noroeste de la Patagonia extra-andina se estableció una estepa arbustiva con afinidades actuales y aparecen los primeros elementos del Monte (*Larrea* y *Chuquiraga*) en esa región. Hacia el noreste los registros señalan el desarrollo de vegetación del Monte y del Espinal, marcando el establecimiento de la Diagonal Árida a 6000 a. A.P. En la meseta patagónica se estableció la estepa semiárida de la Provincia Patagónica (*Nassauvia*, *Ephedra* y *Junellia*) para este tiempo. Fluctuaciones en la dominancia de *Nothofagus* y cupresáceas caracterizan los registros del Holoceno tardío (3000 a. A.P. hasta el presente) en la Patagonia andina y diferentes estepas herbáceo-arbustivas semejantes a las actuales en la Patagonia extrandina.

Tierra del Fuego (latitudes 52° a 54° S)

Durante el Tardiglacial se desarrolló una estepa-tundra, sin árboles. Al inicio del Holoceno se estableció el ecotono estepa-bosque de *Nothofagus* en la ladera sur de los Andes fueguinos, a lo largo del Canal de Beagle, mientras que en el interior de los valles dominaba una vegetación abierta. Con posterioridad a 7600 a. A.P. un patrón regional estepa-bosque se desarrolló a lo largo del canal de Beagle, en un ambiente sujeto a alta frecuencia de fuegos. El bosque cerrado de *Nothofagus* comenzó a dominar el paisaje a partir de 5000 a. A.P. En cambio, en la ladera norte de los Andes fueguinos prevaleció una estepa de poáceas durante el Holoceno temprano. A partir de 8000 a. A.P. el bosque de *Nothofagus* fue reemplazando a la estepa en sucesivas etapas, hasta su establecimiento definitivo a 5000 a. A.P. En el noreste y este de Tierra del Fuego el ecotono bosque-estepa prevaleció hasta ca. 300 a. A.P.

Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno

Los cambios de la vegetación durante el Mioceno y el Plioceno estuvieron controlados por diferentes forzantes; entre ellos, habrían tenido un rol determinante el ascenso andino, los cambios en la circulación oceánica y atmosférica, el desarrollo de la calota de hielo antártica, la relación continentalidad/oceanidad y el volcanismo, entre los más significativos. Estos factores fueron responsables de la progresiva declinación en las temperaturas globales y del incremento en la aridez.

En Patagonia uno de los cambios fisonómicos más significativos vinculado con estos procesos consistió en el progresivo reemplazo de las comunidades de bosque húmedo, que todavía se desarrollaban en algunos sectores protegidos de la Patagonia extra-andina durante el Mioceno Temprano, por las de un bosque xerófito, más bajo y abierto, con fabáceas, anacardiáceas y ulmáceas (Celtioideae, *Celtis*) hacia el Mioceno Tardío. En el Mioceno Temprano, extensas áreas de la Patagonia extra-andina estuvieron cubiertas por el mar "Patagónico". El predominio del mar sobre el continente habría tenido un efecto moderador sobre el régimen térmico y la humedad ambiental permitiendo el desarrollo de comunidades de bosque al este de los Andes con participación conjunta de elementos australes y neotropicales (Provincia de Transición). Se registran por última vez en Patagonia familias neotropicales como las simplocáceas, sapindáceas (*Cupania*), bombacáceas, arecáceas y euforbiáceas (tipo *Alchornea*). Hacia el Mioceno Tardío la cordillera de los Andes constituyó una barrera infranqueable para los vientos húmedos del oeste y los mares se retiraron de la mayor parte de la Patagonia (la transgresión "Entrerriense-Paranense" tiene una extensión areal muy limitada en Patagonia, estando restringida a su extremo nororiental). Estos eventos habrían determinado el avance de un nuevo tipo de vegetación en la Patagonia extra-andina, más adaptado a las nuevas condiciones (Provincia del Proto-Espinal/Estepa). No se registran notofagáceas, podocarpáceas, araucariáceas, cupresáceas/taxodiáceas, goodeniáceas, mirtáceas ni proteáceas. Los hallazgos esporádicos de polen de algunas de estas familias en secuencias de la costa patagónica probablemente representen componentes extra-regionales, producto de la dispersión a larga distancia.

A nivel de familias el comportamiento de las notofagáceas y asteráceas ejemplifican muy bien esta tendencia general. Dentro de las notofagáceas durante el Mioceno se produjo un progresivo reemplazo en los bosques de *Nothofagus*, del subgénero *Brassospora* (actualmente restringido a los bosques tropicales de Nueva Guinea y Nueva Caledonia) por el subgénero *Fuscospora* (característico de los bosques australes). Entre las asteráceas el cambio se vinculó con la rápida diversificación de la familia, desde sólo dos tipos morfológicos de bosque (Mutisiinae) a principios del Mioceno, hasta siete morfotipos característicos de áreas abiertas (Nassauviinae, Astereae, Barnadesioideae, Heliantheae) en el Mioceno Tardío (Barreda *et al.*, 2006a).

En los valles Calchaquíes el ascenso andino, los cambios en la circulación oceánica y atmosférica y el volcanismo contribuyeron al establecimiento de la vegetación xerófitica desde el Mioceno Medio. La presencia local de bosques higrófilos en los valles

Calchaquíes en el intervalo Mioceno Medio-Plioceno respondería a la influencia de los vientos provenientes del Atlántico, que habrían condensado la humedad en el flanco oriental de los Andes. En la Mesopotamia, en cambio, aislada del resto de la Argentina durante el Mioceno Medio por el mar "Enterriense-Paranaense", se desarrolló una vegetación fuertemente influenciada por componentes de los bosques higrófilos brasileños. En ambas regiones durante el Mioceno Medio y Tardío no se produjeron cambios muy marcados en la composición de la flora, sólo se observa una progresiva diversificación de las fabáceas (con la presencia de *Prosopis*, *Mimosa* y *Desmodium*), sapotáceas, malváceas y asteráceas (Mautino *et al.*, 2004; Anzótegui *et al.*, 2007). En el Plioceno este proceso continuó con la incorporación de las meliáceas y en la Mesopotamia se diversificó la vegetación xerofítica con presencia de *Schinopsis* y *Lithraea*.

Los cambios de la vegetación durante el Cuaternario están relacionados principalmente con las variaciones climáticas que produjeron la alternancia de períodos glaciales e interglaciales. La gran variabilidad climática y la alta frecuencia de los procesos de deglaciación impusieron un estrés único sobre la biota provocando el aislamiento de comunidades, la reducción y la fragmentación de hábitats y el empobrecimiento de las floras establecidas durante el Paleógeno (Markgraf y Mc Glone, 2006).

Aunque puntuales, los registros paleobotánicos y fitolíticos para el Pleistoceno de la Mesopotamia muestran diferencias con el Mioceno, pero sustancialmente están representados los mismos taxones, en diferentes situaciones relacionadas con la dinámica fluvial de los ríos Paraná y Uruguay. En Patagonia los conjuntos polínicos para el Pleistoceno Medio sugieren recombinaciones de taxones de bosque que originaron comunidades con composiciones diferentes a las actuales y la migración de algunos taxones. Durante el Pleistoceno Tardío se desarrollaron estepas semejantes a las actuales o vegetación de estepa-tundra, sin análogos actuales, donde actualmente se desarrolla el bosque de *Nothofagus*.

Para el lapso LGM-Holoceno los registros polínicos señalan que la composición florística no varió significativamente con respecto a la actual en las diferentes regiones de Argentina. Sin embargo, se observan marcadas variaciones tanto en las proporciones de los tipos polínicos como en la composición de los conjuntos polínicos indicando cambios latitudinales y altitudinales significativos a lo largo de gradientes norte-sur y este-oeste para diferentes taxones. Estos son interpretados como el reemplazo de comunidades, el desplazamiento de las unidades de vegetación y la desaparición de taxones de determinadas áreas, en respuesta a los cambios en la A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

posición y amplitud estacional y desplazamiento latitudinal de los anticiclones del Atlántico y del Pacífico, a la mayor o menor intensidad de los vientos del oeste y del este y a las fluctuaciones del nivel del mar. A este escenario se agrega el efecto sobre las comunidades vegetales del incremento de la variabilidad interanual e inter-decádica resultado del reordenamiento del sistema océano-atmósfera, hacia el final del Holoceno.

En contraste con la actual diversidad de elementos arbóreos (principalmente diferentes especies de *Nothofagus*) para las latitudes medias en la Patagonia andina, los conjuntos polínicos durante el LGM son análogos a las estepas herbáceo-arbustivas de Patagonia. Sin embargo, es difícil encontrar análogos con la vegetación actual en varios registros polínicos para el Tardiglacial en Tierra del Fuego, la Patagonia extra-andina y la región pampeana, posiblemente debido a que los patrones climáticos fueron marcadamente diferentes a los actuales. A diferencia de lo ocurrido en el Hemisferio Norte, durante el LGM, no se produjeron grandes migraciones de los taxones de bosque, que habrían permanecido más o menos *in situ*, en áreas protegidas desde donde recolonizaron parte de la superficie ocupada previamente. Esta situación no parece que haya sido igual para anteriores períodos glaciales durante el Pleistoceno Medio, donde los bosques han sido eliminados y las especies han migrado.

Para el Holoceno estaban establecidas las actuales provincias fitogeográficas y fueron significativos los cambios este-oeste de sus límites. A los ca. 6000 a. A.P. se desarrollaron en el centro de Argentina diferentes estepas arbustivas y el Monte, sugiriendo condiciones de máxima aridez y el establecimiento de la Diagonal Árida al norte de los 42° S, mientras comenzaba a definirse el actual límite entre el Espinal y los pastizales pampeanos. A partir de 4000 a. A.P. se instaló la vegetación del Monte a los 26° S y los bosques xerófitos de la Provincia Chaqueña ya estaban representados a los 29° S. Los cambios en el ecotono bosque subantártico-estepa patagónica fueron determinados principalmente por la disponibilidad de humedad, ya sea por un incremento en la temperatura durante el Holoceno temprano, por una disminución en las precipitaciones en el Holoceno medio o una combinación opuesta de ambas variables durante el Holoceno tardío. Los registros polínicos sugieren un estado transicional hacia la actual distribución de la vegetación a partir de 4000 a. A.P. al sur de los 34° S. La respuesta de la vegetación a la variabilidad climática y ambiental que caracterizó al Tardiglacial y al Holoceno, con cambios latitudinales y altitudinales, es de especial interés en el contexto de la respuesta de la biota actual al cambio climático (Markgraf y McGlone, 2006).

El disturbio antrópico sobre la vegetación actual comenzó hace 2000 a.A.P. en el noroeste en relación con las culturas andinas que se intensificó con la llegada de los españoles. Al sur de los 34° S el mayor impacto comenzó con el arribo de los europeos hace unos 200 años. Esto produjo cambios en la composición florística, en la fisonomía y en la cubierta vegetal en muchas áreas de la Patagonia extra-andina y de la Provincia Pampeana. En la Patagonia andina, la tala e incendio de los bosques produjo la expansión de la estepa. Un incremento en el cambio de la vegetación natural debido al pastoreo y la tala es evidente en el Monte y el Espinal y en la Provincia Pampeana desde los inicios del siglo XX.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, Universidades y otras Instituciones del país por facilitar los medios para la realización del presente trabajo. Se extiende el agradecimiento a L. Palazzesi por las fotografías de polen de la Formación Puerto Madryn, a A. González por la confección de los mapas y a R. Pujana por la colaboración prestada.

Bibliografía

- Anzotegui, L.M. y Aceñolaza, P.G. 2006. Macroflora en la Formación Paraná (Mioceno Medio), en la provincia de Entre Ríos (Argentina). 9° Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía (Córdoba), Resúmenes: 29.
- Anzotegui, L.M., Garralla, S.S. y Herbst, R. 2007. Fabaceae de la Formación El Morterito, (Mioceno Superior) del valle del Cajón, provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 44: 183-196.
- Ariztegui, D., Bianchi, M.M., Masferro, J., Lafargue, E. y Niessen, F. 1997. Interhemispheric synchrony of Late-glacial climate instability as recorded in proglacial Lake Mascardi, Argentina. *Journal of Quaternary Science* 12: 333-338.
- Barreda, V.D. y Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-Early Neogene: origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review* 73: 31-50.
- Barreda, V.D., Guler, M.V. y Palazzesi, L. Late Miocene palynological assemblages from Patagonia: continental and marine evidence. En: J. Rabassa (ed.), *Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego*. Elsevier (en prensa).
- Barreda, V., Gutierrez, P.R. y Limarino, O. 1998. Edad y ambiente de la Serie del Yeso, Valle del Cura, provincia de San Juan. *Ameghiniana* 35: 321-335.
- Barreda, V., Césari, S., Marensi, S. y Palazzesi, L. 2004. The Río Leona Formation: a key record of the Oligocene flora in Patagonia. 7° Internacional Organization of Paleobotany Conference (Bariloche): 9-10 pp.
- Barreda, V.D., Limarino, C., Fauqué, L., Tripaldi, A. y Net, L. 2003. Primer registro palinológico del miembro inferior de la Formación Cerro Morado (Mioceno), Precordillera de La Rioja. *Ameghiniana* 40: 81-88.
- Barreda, V., Palazzesi, L., Tellería, M.C. y Katinas, L. 2006a. Major taxonomic events in Oligocene-Miocene sunflower taxa of Patagonia: fossil pollen evidence. 7° European Paleobotany and Palynology Conference (Prague), Abstract: 11.
- Barreda, V.D., Ottone, E.G., Dávila, F.M. y Astini, R.A. 2006b. Edad y paleoambiente de la Formación del Buey (Mioceno), sierra de Famatina, La Rioja, Argentina: evidencias sedimentológicas y palinológicas. *Ameghiniana* 43: 215-226.
- Berggren, W.A., Hilgen, F.J., Langereis, C.G., Kent, D.V., Obradovich, J.D., Raffi, I., Raymo, M.E. y Shackleton, N.J. 1995. Late Neogene chronology: New perspectives in high-resolution stratigraphy. *Geological Society American Bulletin* 107: 1272-1287.
- Berner, R.A. 1991. A model for atmospheric CO₂ over Phanerozoic Time. *American Journal of Science* 291: 339-376.
- Bianchi, M.M. 2000. Historia de fuego en Patagonia. Registro de carbón vegetal sedimentario durante el post-glacial y el Holoceno en Lago Escondido (41° S-72° O). *Cuaternario y Ciencias Ambientales. Publicación especial* 1: 23-36.
- Borromei, A.M. y Quattrocchio, M.E. Late- and postglacial paleoenvironments of Tierra del Fuego: terrestrial and marine palynological evidence. En: J. Rabassa (ed.), *Late Cainozoic of Patagonia and Tierra del Fuego*. Elsevier. (en prensa).
- Blisniuk, P.M., Stern, L.A., Chamberlain, C.P., Idleman, B., Zeitler, P.K. 2005. Climatic and ecologic changes during Miocene surface uplift in the Southern Patagonian Andes. *Earth and Planetary Science Letters* 230: 125-142.
- Brea, M. y Zucol, A.F. 2007. *Guadua zuloagae* nov. sp., the first petrified bamboo bulm record from Ituzaingó Formation (Middle Pliocene), Paraná Basin, Argentina. *Annals of Botany* 100: 711-723.
- Cabrera, A.L. 1976. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Ganadería. 2da ed. Tomo 2: 1-84. Editorial Acme S.A.C.I. Buenos Aires.
- Caccavari, M.A. y Guler, V.M. 2006. *Acaciapollenites acaciae* sp. nov. A new mimosoid polyad species from the Neogene of Colorado Basin, Argentina. *Ameghiniana* 43: 585-590.
- Clapperton, C. 1993. *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Elsevier, 779 pp.
- Deconto, R.M. y Pollard, D. 2003. Rapid Cenozoic glaciation of Antarctica induced by declining atmospheric CO₂. *Nature* 421: 245-249.
- Durango de Cabrera, J. y Vergel, M.M. 1989. Contribución al conocimiento de las hojas de Fagaceae de la Formación Cullen, Terciario del Territorio Nacional de Tierra del Fuego, República Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 17: 67-73.
- Feruglio, E. 1941. Nota preliminar sobre la hoja geológica "San Carlos de Bariloche" (Patagonia). *Boletín de Informaciones Petroleras* 18: 27-64.
- Garralla, S. 1998. Estudio palinológico de una secuencia sedimentaria del Holoceno, Norte de Santa Fe, Argentina. *Pollen* 9: 17-24.
- Garralla, S., Muruaga, C. y Herbst, R. 2001. Lago El Rincón, Holoceno del departamento de Tafí del Valle, provincia de Tucumán (Argentina): palinología y facies sedimentarias. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial* 8: 50-99.
- Gradstein, F.G., Ogg, J.G. y Smith, A.G. 2004. *A Geologic Time Scale*. Cambridge University Press.
- Hay, W.W., Flögel, S. y Sfding, E. 2005. Is the initiation of glaciation on Antarctica related to a change in the structure of the ocean? *Global and Planetary Change* 45: 23-33.
- Heusser, J.C. 2003. Ice Age Southern Andes. A chronicle of paleoecological events. *Developments in Quaternary Science* 3. Elsevier, 240 pp.
- Hinojosa, L.F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile* 32: 95-115.
- Hinojosa, L.F. y 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.
- Hörnes, M. 1853. Mittheilungen Professor Bronn gerichtet, Wien. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Geognosie und Petrefaktenkunde*: 806-810.

- Hünicken, M.A. 1995. Floras Cretácicas y Terciarias. En: P.N. Stipanovic y M.A. Hünicken (eds.), *Revisión y actualización de la obra paleobotánica de Kurtz en la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)*, 11: 199-219.
- Limarino, C.O., Gutierrez, P., Malizzia, D., Barreda, V., Page, S., Osters, H. y Linares, E. 1999. Edad de las secuencias Paleógenas y Neógenas de las cordilleras de La Brea y Zancarrón, Valle del Cura, San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 54: 177-181.
- Lourens, L., Hilgen, F., Shackleton, N.J., Laskar, J. y Wilson D. 2004. The Neogene Period. En: F.M. Gradstein, J.G. Ogg y A. G. Smith (eds.), *A Geologic Time Scale*, Cambridge University Press, pp. 409-440.
- Lupo, L.C. 1998. [Estudio sobre la lluvia polínica actual y la evolución del paisaje a través de la vegetación durante el Holoceno en la cuenca de río Yavi, Borde Oriental de la Puna, Noroeste argentino] Tesis Doctoral, 87 p., Bamberg, Alemania.
- Lutz, A.I. y Martínez L.C.A. 2007. Nuevo género y especie de liana del Mioceno Superior (Formación Palo Pintado), provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 44: 205-213.
- Mancini, M.V., Paez, M.M., Prieto, A.R., Stutz, S., Tonello, M., Vilanova, I. 2005. Mid Holocene climatic variability reconstruction from pollen records (32-52° S, Argentina). *Quaternary International* 132: 47-59.
- Mancini, M.V., Prieto, A.R., Paez, M.M. y Scäbitz, F. Late Quaternary vegetation and climate of Patagonia. En: J. Rabassa (ed.), *Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego*. Elsevier. (en prensa)
- Markgraf, V. 1989. Paleoclimates in Central and South America since 18,000 BP based on pollen and lake-level records. *Quaternary Science Reviews* 8: 1-24.
- Markgraf, V. (ed.). 2001. *Interhemispheric climate linkages*. Academic Press, 454 pp.
- Markgraf, V. y Bianchi, M.M. 1999. Paleoenvironmental changes during the last 17,000 years in western Patagonia: Mallín Aguado, Province of Neuquén, Argentina. En: F. Schäbitz y H. Liebricht (eds.), *Beiträge zur quartären Landschaftsentwicklung Südamerikas. Festschrift zum 65. Geburtstag von Professor Dr. Karsten Garleff*. *Bamberger Geographische Schriften* 19: 175-193.
- Markgraf, V. y McGlone, M. 2006. Southern temperate ecosystem responses. En: T.E. Lovejoy y L. Hannah (eds.), *Climate change and biodiversity*, Yale University Press, New Haven and Londres. pp. 142-156.
- Markgraf, V., Romero, E. y Villagrán, C. 1996. History and paleoecology of South American *Nothofagus* forests. En: T. Veblen, R.S. Hill y J. Read (eds.), *The Ecology and Biogeography of Nothofagus forests*. Yale University, pp. 354-386.
- Malumián, N. y Panza, J. 2000. Hoja Geológica 5172-III Yacimiento Río Turbio 1:250.000. *Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín* 247: 1-108.
- Martínez, L.C.A. y Lutz, A.I. 2005. Primera cita de una leguminosa fósil, Formación Las Arcas, Grupo Santa María, Catamarca, Argentina. *Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Puerto Madryn, Chubut. Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 42: 34R-35R.
- Martínez, L.C.A. y Lutz, A. 2006. Un nuevo género de Fabaceae fósil de la Formación Chiquimil (Mioceno Superior), Catamarca, Argentina. *9º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Córdoba)*, *Resúmenes*: 44.
- Mautino, L.R. 2006. Primer registro del polen de *Justicia* L. (Acanthaceae) en el Terciario de Argentina. *13º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología (Bahía Blanca)*, *Resúmenes*: 77.
- Mautino, L.R., Cuadrado, G.A. y Anzótegui, L.M. 2004. Diversidad y significado evolutivo del polen de Malvaceae (Mioceno Medio) en la Formación San José, Tucumán, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 36: 467-483.
- McElwain, J.C. 1998. Do fossil plants signal palaeo-atmospheric CO₂ concentration in the geological past? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 353: 1-15.
- Menéndez, C. 1962. Leño petrificado de una leguminosa del Terciario de Tiopunco, provincia de Tucumán. *Ameghiniana* 7: 121-126.
- Menéndez, C. 1971. Floras terciarias de la Argentina. *Ameghiniana* 8: 357-370.
- Miller, K.G., Feigenson, M.D., Wright, J.D y Clement, B.M. 1991. Miocene isotope reference section, Deep Sea Drilling Project Site 608: an evaluation of isotope and biostratigraphic resolution. *Paleoceanography* 6: 33-52.
- Ogg, J.G. 2004. Introduction to concepts and proposed standardization of the term Quaternary. *Episodes* 27: 125-126.
- Ottone, E.G., Barreda, V.D y Perez, D.E. 1998. Basin evolution as reflected by Miocene palynomorphs from the Chinchas Formation, Frontal Cordillera (32° S), San Juan Province, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 30: 35-47.
- Palazzesi, L. y Barreda, V. 2006. Los registros más australes de polen de Malpighiaceae: implicancias paleobiogeográficas. *13º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología (Bahía Blanca)*, *Resúmenes*: 74.
- Palma, R.M., Zamalao, M.C. y Gandolfo, M.A. 1992. Depósitos de la Formación Cullen y su contenido paleontológico, Terciario de Tierra del Fuego, Argentina. *4º Reunión Argentina de Sedimentología, Actas* 2: 271-278.
- Pillans, B. y Naish, T. 2004. Defining the Quaternary. *Quaternary Science Reviews* 23: 2271-2282.
- Prámparo, M., Papú, O. y Milana, J.P. 1995. Estudio palinológico del miembro inferior de la Formación Pachaco, Terciario de la Provincia de San Juan. Análisis estadístico y conclusiones paleoecológicas. *6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew)*, *Actas* 1: 207-212.
- Prámparo M., Papú, O. y Milana, J.P. 1996. Estudio palinológico del miembro inferior de la Formación Pachaco, Terciario de la Provincia de San Juan. Descripciones sistemáticas. *Ameghiniana* 33: 397-407.
- Prieto, A.R. 1996. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research* 45: 73-88.
- Prieto, A.R. 2000. Vegetational history of the Late glacial-Holocene transition in the grasslands of Eastern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157: 167-188.
- Quattrocchio, M.E., Borromei, A.M., Deschamps, C.M., Grill, S.C. y Zavala, C.A. 2007. Landscape evolution and climate changes in the late Pleistocene-Holocene southern Pampa (Argentina): Evidence from palynology, mammals and sedimentology. *Quaternary International* doi: 10.1016/j. quant. 2007.02.018.
- Rabassa, J., Coronato, A.M. y Salemme, M. 2005. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 81-103.
- Romero, E.J. 1978. Paleoecología y paleofitogeografía de las taofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15: 209-227.
- Romero, E.J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.
- Romero, E.J. 1993. South American Paleofloras. En: P. Goldblatt (ed.), *Biological relationships between Africa and South America*, Yale University Press, pp. 62-85.
- Schäbitz, F., Lupo, L., Kulemeyer, J.A. y Kulemeyer, J.J. 2001. Variaciones en la vegetación, el clima y la presencia humana en los últimos 15.000 años en el borde oriental de la Puna, provincias de Jujuy y Salta, noroeste argentino. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 8: 155-162.
- Scher, H.D. y Martin, E.E. 2006. Timing and climatic consequences of the opening of Drake Passage. *Science* 312: 428-430.
- Troilo, L., Lenarduzzi, E.M., Passalia, M. y Romero, E.J. 2000. Imágenes foliares de la Formación La Ollita (Mioceno) valle

- del Cura, Cordillera Frontal, provincia de San Juan, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, (nueva serie) 2: 131-135.
- Troncoso, A. y Romero, E.J. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. En: R. Fortunato y N. Bacigalupo (eds.), *Proceedings of the Congreso Latinoamericano de Botánica 6. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, pp. 149-172.
- Villagrán, C. y Hinojosa, L.F. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.
- Whitlock, C., Bianchi, M. M., Bartlein, P. Markgraf, V., Marlon, J. Walsh, M. y Mc Coy, N. 2006. Postglacial vegetation, climate and fire history along the east side of the Andes (lat. 41-42.5 S), Argentina. *Quaternary Research* 66: 187-201.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001a. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* 292: 686-693.
- Zachos, J.C., Shackleton, N.J., Revenaugh, J.S, Pälike, H. y Flower, B. P. 2001b. Climate Response to Orbital Forcing Across the Oligocene-Miocene Boundary. *Science* 292: 274-278.
- Zucol, A.F. y Brea, M. 2005. El registro fitolítico de los sedimentos cenozoicos de la localidad de Gran Barranca: su aporte a la reconstrucción paleoecológica. *16° Congreso Geológico Argentino (La Plata)*, *Actas* 4: 395-402.
- Zucol, A.F., Brea, M., Lutz, A.L. y Anzótegui, L.M. 2004. Aportes al conocimiento de la paleodiversidad del Cenozoico superior del Litoral Argentino: Estudios paleoflorísticos. En: F.G. Aceñolaza (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*. INSUGEO, *Miscelánea* 12: 91-102.
- Zucol, A.F., Brea, M. y Scopel, A. 2005. First record of fossil wood and phytolith assemblages of the Late Pleistocene in El Palmar National Park (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 33-43.
- Zucol, A.F., Brea M., Madden, R.H., Bellosi, E., Carlini A.A. y Vucetich, G. 2007. Preliminary phytolith analysis of Sarmiento Formation in the Gran Barranca (Central Patagonia, Argentina). En: M. Madella y D. Zurro (eds.), *Plants, People and Places: Recent Studies in Phytolith Analysis*, pp. 197-203.