

Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América

History of the southern South American forests, I: paleobotanical,
geological and climatical background on Tertiary of southern South America

LUIS FELIPE HINOJOSA¹ y CAROLINA VILLAGRAN

Laboratorio de Palinología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile,
Casilla 653, Santiago, Chile

¹E-mail: lhinojos@pregrado.ciencias.uchile.cl

RESUMEN

Las reconstrucciones paleofitogeográficas del Terciario del sur de Sudamérica se han concentrado preferentemente en el Paleógeno, debido a la mayor cantidad de afloramientos de esta edad en comparación con los de edad Neógena. Sin embargo, estudios paleobotánicos recientes, como los realizados en Formación Navidad y Formación Farellones en Chile central, permiten extender las reconstrucciones paleobotánicas al Neógeno. Este trabajo contribuye a la comprensión de la historia de los bosques del sur de Sudamérica sobre la base de la revisión conjunta de los antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos disponibles, sintetizados en un modelo de la evolución climático-vegetacional del Terciario del cono sur de Sudamérica. El Paleógeno se caracteriza por la sucesión temporal y latitudinal de tres tipos de Paleofloras: Neotropical, Mixta y Antártica, con muchos elementos que aún subsisten en los bosques subtropicales y templado-lluviosos del cono sur del continente. La sucesión de estas paleofloras sería la consecuencia de una serie de eventos geológicos y climáticos, siendo el más importante la separación de Australia y Antártida y la consecuente glaciación del este de Antártida, en el Eoceno/Oligoceno. Durante el Mioceno medio y superior la separación de Antártida y Sudamérica, la formación del estrecho de Drake, el establecimiento de la corriente circumpolar, los inicios de la glaciación del oeste de Antártida y de la surgencia de aguas frías en la costa Pacífica de Sudamérica, determinaron una tendencia hacia la aridez en gran parte de los subtrópicos de Sudamérica. Durante este tiempo, en Chile central y en el norte de Argentina se registra la expansión de una Paleoflora Subtropical, sin *Nothofagus*, que incluyó taxa tropicales-subtropicales distribuidos actualmente en el bosque esclerófilo de Chile central y en forma disyunta en los bosques de Yungas del NW de Argentina y de Bolivia, y en los bosques subtropicales del sur de Brasil. El levantamiento final del macizo de los Andes en el Plio-Pleistoceno, asociado a los sucesos de finales del Mioceno, determinaron el desarrollo del Desierto hiperárido de Atacama en la costa Pacífica y los grandes rasgos del clima y vegetación actual del sur de Sudamérica, con su característico contraste climático-vegetacional este-oeste.

Palabras clave: Terciario, cono sur de Sudamérica, Paleofloras, Neógeno, Chile central.

ABSTRACT

Existing paleophytogeographical reconstructions of the Tertiary of southern South America have concentrated preferably in the Paleogene, due to the lack of adequate Neogene outcrops. Recent paleobotanical studies carried out in the Navidad Formation and Farellones Formation, in central Chile, however, permits the extension of paleobotanical reconstructions into the Neogene period. This work seeks to contribute to the understanding of the history of southern South American forests based on a combined revision of the paleobotanical, geological and climatical records: all synthesized into a model of the climatic-vegetational evolution of southern South America. The Paleogene is characterized by the temporary and spatial succession of three types of Paleoflora: Neotropical, Mixed and Antarctic, with elements that survive at the present time in the subtropical forests and rainforests of southern south America. The succession of these Paleofloras would have been the consequence of a combination of geological and climatical events. The most important of these was the separation of Australia from Antarctica and the consecutive glaciation of East Antarctica during the Eocene/Oligocene. During the middle and upper Miocene, events such as the formation of the Drake strait, the Circumpolar Current, and the beginning of the upwelling of cold waters off the Pacific coast of South America determined important climatic changes as well, augmenting the tendency toward aridity in a large part of subtropical South America. A Subtropical Paleoflora without *Nothofagus* occurred in central Chile and northern Argentina during this period, that included taxa with disjunct distributions in the present. These include taxa that are found in the sclerophyllous forest from central Chile and the Yungas forest of the NW Argentina and Bolivia, as well as the subtropical forests of southern Brazil. The final rising of the Andean Ranges in the Plio-Pleistocene, and the events at the end of the Miocene, determined the development of the hyperarid Atacama Desert along the Pacific coast and the major features of the actual climate and recent vegetation of southern South America.

Key words: Tertiary, southern South America, Paleofloras, Neogene, central Chile.

INTRODUCCION

Los estudios paleobotánicos en el cono sur de Sudamérica se han concentrado preferentemente en la región situada al sur de los 37° S y en yacimientos de edades paleógenas. Sobre esta base, Menéndez (1971), Volkheimer (1971), Romero (1978, 1986, 1993), Axelrod et al. (1991) y Romero & Troncoso (1994), han establecido los principales cambios terciarios de la vegetación del sur del continente. El modelo paleofitogeográfico más difundido es el de Romero (1978, 1986), el cual establece una sucesión temporal y espacial de tres tipos de paleofloras durante el Paleógeno del sur de Sudamérica: 1) Paleoflora Neotropical, dominada por familias leñosas tropical-cálidas como las Annonaceae y Lauraceae, la cual habría ocupado Sudamérica durante el Cretácico superior y gran parte del Paleoceno. 2) Paleoflora Mixta, caracterizada por una mezcla de taxa subantárticos templado-fríos (e.g., *Nothofagus*, *Laurelia*, *Lomatia*), subtropicales cálidos (e.g., *Annona*, *Nectandra*, *Ocotea*), además de géneros originados por evolución in situ (e.g., *Schinopsis*, *Schinus*). Hacia el final del Paleoceno esta paleoflora habría desplazado, entre 30° y 45°S, a la Paleofloras neotropical. 3) Paleoflora Antártica, dominada por taxa subantárticos templado-fríos (e.g., *Nothofagus*, *Laurelia* y *Austrocedrus*), la cual habría reemplazado a la paleoflora mixta durante el Eoceno superior y el Oligoceno, al sur de los 40°S.

En contraste con el abundante registro paleobotánico del Paleógeno del sur de Sudamérica, y la disponibilidad de reconstrucciones de la vegetación basadas en estos depósitos, la paleobotánica del Neógeno se encuentra menos conocida y el paleoambiente poco entendido, esto debido principalmente a la escasez de afloramientos de esta edad; a pesar de ello, se han postulado varias hipótesis para explicar la evolución de la flora durante este período. Así por ejemplo, Solbrig et al. (1977) postulan que la flora mediterránea de Chile central se habría estructurado durante el Cuaternario, después que la Cordillera de los Andes alcanzó sus máximas alturas, a partir de taxa templado-fríos como de taxa adaptados a

condiciones de sequía derivados de los Neotrópicos cálidos, elementos que habrían ocupado las latitudes medias de Sudamérica desde el Eoceno. Actualmente estos elementos se encontrarían en las formaciones del Chaco, Monte y Chile central-norte. Por otro lado, Arroyo et al. (1995) sostienen que muchos de los elementos típicos del actual bosque esclerófilo de Chile central evolucionaron in situ durante el Plioceno, después que la Cordillera de los Andes alcanzó sus alturas máximas, a partir de antiguas pluviselvas estrechamente relacionadas con la vegetación actual de las Provincias de Yunga, Atlántica y Paranaense de Sudamérica. Según estos autores, algunos elementos xéricos encontrados en la vegetación esclerófila, hoy en día, tendrían su fuente en el área ocupada actualmente por el Desierto de Atacama; ellos habrían emigrado hacia Chile central en el Plioceno, durante el proceso de desertización del norte del territorio.

Estudios paleobotánicos recientes (Troncoso 1991, Hinojosa 1996) han proporcionado nuevas evidencias acerca del origen y edad de la vegetación mediterránea de Chile central, posibilitando así una mejor comprensión de la historia neógena de los bosques chilenos. Así por ejemplo, en la Formación Navidad de la costa de Chile central y en la Formación Farellones, de la precordillera andina de la misma región, se registra la presencia del actual elemento característico del bosque esclerófilo de Chile Central tan tempranamente como el Mioceno. Considerando estos nuevos antecedentes, en este trabajo se presenta una revisión de los estudios paleobotánicos publicados para el cono sur, extendiendo las reconstrucciones históricas de la vegetación al período Neógeno. La base de datos revisada corresponde a 55 tafofloras del sur de Sudamérica (Fig. 1). En el Anexo 1 se proporciona información sobre la edad, situación geográfica y otros datos sobre las paleofloras consideradas. Nuestro objetivo central es integrar los antecedentes paleobotánicos en el marco de la historia de eventos tectónicos y climáticos que han afectado el cono sur de Sudamérica durante el Terciario. Con este propósito, en la primera parte del trabajo se presentan cronoló-

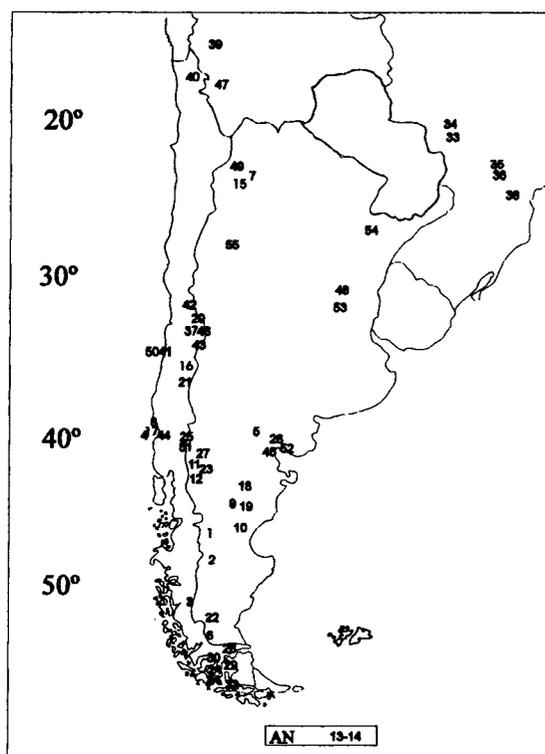


Fig. 1: Tafofloras y Palinofloras Terciarias consideradas en el texto, referencias en Anexo 1. 1. Cerro Cachetamán; 2. Formación Mata Amarilla; 3. Cerro Guido; 4. Formación Quiriquina; 5. Formación Jagüel; 6. Estancia La Sara; 7. Formación Tunal; 8. Lota-Coronel; 9. Bororo; 10. Salamanca; 11. Pichileufu; 12. Laguna del Hunco; 13. Península Ardley (Antártida); 14. Península Fildes (Antártida); 15. Formación Lumbreira; 16. Quinamávida; 17. Formación Tribueco; 18. Chinqueniyeu; 19. Cañadón Horno; 20. El Arrayán; 21. Bullileo; 22. Río Turbio; 23. Río Ñirihuau; 24. Leña Dura; 25. Lonquimay; 26. Puerto Belgrano; 27. Confluencia; 28. Formación Guillermo; 29. Formación Loreto; 30. Río Beta; 31. Río Cóndor; 32. B. Carmen Silva; 33. Formación Resende; 34. Gandarela y Fonseca; 35. São Paulo; 36. Formación Tremembé; 37. Cerro Las Aguilas; 38. Formación Alexandra; 39. Psillypampa; 40. Formación Chucal; 41. Goterones; 42. C. de los Andes; 43. Río Las Leñas; 44. Formación Ranquil; 45. Puerto Belgrano (M); 46. Cerro Los Litres; 47. Potosí; 48. Formación Paraná; 49. Palo Pintado; 50. Boca Pupuya; 51. Río Pedregoso; 52. Puerto Belgrano (N); 53. Hermanderías y El Bretela; 54. Ituzangó y Riachuelo; 55. Tiopunco.

Taphofloras and Palynofloras considered in the text, references in Appendix 1: 1. Cerro Cachetamán; 2. Mata Amarilla Formation; 3. Cerro Guido; 4. Quiriquina Formation; 5. Jagüel Formation; 6. Estancia la Sara; 7. Tunal Forma-

tion; 8. Lota-Coronel; 9. Bororo; 10. Salamanca; 11. Pichileufu; 12. Laguna del Hunco; 13. Península Ardley (Antarctica); 14. Península Fildes (Antarctica); 15. Lumbreira Formation; 16. Quinamávida; 17. Tribueco Formation; 18. Chinqueniyeu; 19. Cañadón Horno; 20. El Arrayán; 21. Bullileo; 22. Río Turbio; 23. Río Ñirihuau; 24. Leña Dura; 25. Lonquimay; 26. Puerto Belgrano; 27. Confluencia; 28. Guillermo Formation; 29. Loreto Formation; 30. Río Beta; 31. Río Cóndor; 32. B. Carmen Silva; 33. Resende Formation; 34. Gandarela y Fonseca; 35. São Paulo; 36. Tremembé Formation; 37. Cerro Las Aguilas; 38. Alexandra Formation; 39. Psillypampa; 40. Chucal Formation; 41. Goterones; 42. C. de los Andes; 43. Río Las Leñas; 44. Ranquil Formation; 45. Puerto Belgrano (M); 46. Cerro Los Litres; 47. Potosí; 48. Paraná Formation; 49. Palo Pintado; 50. Boca Pupuya; 51. Río Pedregoso; 52. Puerto Belgrano (N); 53. Hermanderías y El Bretela; 54. Ituzangó y Riachuelo; 55. Tiopunco.

gicamente los antecedentes paleobotánicos en el marco de los eventos físicos que singularizaron cada período (Tabla 1). En base a esta revisión, en la segunda parte se sintetizan en un modelo paleofitogeográfico los escenarios considerados cruciales en la evolución de la vegetación del Terciario del cono sur; considerando la reconstrucción vegetacional postulada por Romero (1986) postulado para el Paleógeno, complementado con una reconstrucción de la vegetación del Neógeno.

ANTECEDENTES GEOLOGICOS, CLIMATICOS Y PALEOCLIMATICOS

Cretácico-Paleoceno

La separación de América del sur y África, ocurrida durante el Cretácico inferior (130-125 Ma.) a Cretácico superior (100-85 Ma) (Raven & Axelrod 1974) provocó el cambio del régimen tectónico de Sudamérica, de extensivo a compresivo, incrementándose la formación de sistemas montañosos; ello porque la deriva de Sudamérica hacia el oeste aumentó la convergencia entre las placas Pacífica y la Sudamericana. El proceso de subducción en el límite entre ambas placas comenzó durante el Mesozoico y continúa hasta el presente (Ramos 1989).

Conjuntamente con la formación de cadenas montañosas, Sudamérica se vio afectada por regímenes de transgresiones marinas. Durante el Cretácico medio gran parte del continente estuvo sumergido, persistiendo

TABLA I

Mayores eventos geológicos y climáticos del Terciario del sur de Sudamérica.

Major geological and climatic events of the Tertiary of the southern South America.

Plioceno	<ul style="list-style-type: none"> - Mayor pulso de levantamiento de la Cordillera de los Andes. - Establecimiento del actual Desierto de Atacama.
Mioceno medio a superior	<ul style="list-style-type: none"> - Formación del Estrecho de Drake. - Glaciación del Oeste de Antártida (11-14 Ma.) - Glaciación unipolar de Antártida durante un período de 10 Ma. - Deriva hacia el norte de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ) a 10°-12° N (6 N hoy día). - Comienzo de la formación del Desierto de Atacama. - Regresiones marinas con consecuentes disminuciones en las precipitaciones e incremento del contraste Invierno - Verano al este del sur de Sudamérica.
Mioceno inferior	<ul style="list-style-type: none"> - Inicio de la separación de Antártida de Sudamérica. - Transgresiones marinas ocupando extensas regiones al este de Sudamérica. - Enriquecimiento de los depósitos de cobre en el norte de Chile, asociados con climas semiáridos, entre 18-14.7 Ma.
Eoceno superior - Oligoceno	<ul style="list-style-type: none"> - Separación de Australia de Antártida (38 Ma.) - Disminución de la temperatura superficial del mar de 11°-12° a 4°-5° C en Antártida, y de 28° a 20°C en mares tropicales. - Glaciación del este de Antártida y disminución de los niveles de mar. - En la actual región del Desierto de Atacama se registran tasas de erosión de 100 m/ Ma., indicando un clima húmedo.
Paleoceno/ Eoceno a Eoceno medio	<ul style="list-style-type: none"> - Sudamérica, Antártida y Australia se encuentran unidos. - Océanos polares con temperaturas superficial del mar de 12°C. - Océanos Tropicales con temperaturas superficiales de mar de 28°C - Clima Subtropical en Antártida
Cretácico- Paleoceno	<ul style="list-style-type: none"> - Total separación entre Sudamérica y Africa. - Régimen tectónico de Sudamérica cambia de extensivo a compresivo, incremento en la formación de cadenas montañosas. - Transgresiones marinas en el norte y costa Pacífica de Sudamérica. - Climas Tropicales-Suptropicales alcanzando al sur de los 50 °S.

zonas de mar marginal durante casi todo el Terciario (Axelrod 1979). En el norte y costa Pacífica de Sudamérica se registraron transgresiones marinas en Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú (Solbrig 1976) y en la zona por delante del cinturón magmático (zona de ante arco) de Chile central (Uliana & Biddle 1988). Durante el Maastrichtiano, en el borde este de Sudamérica, las transgresiones marinas abarcaron la región de Uruguay, Islas Malvinas, y alcanzaron el sur de Bolivia. Patagonia en ese tiempo no se encontraba inundada, quizás debido a la formación de domos en la región (Uliana & Biddle 1988). En el Paleógeno el mar Maastrichtiano se transformó en planicies aluviales y grandes lagos, observándose en Patagonia grandes acumulaciones de loess.

Antes y durante la separación de Africa y Sudamérica, hacia el centro del superconti-

nente de Gondwana, habrían existido condiciones de aridez, producto de la continentalidad (Solbrig 1976). Durante el Cretácico superior y Paleoceno, Sudamérica presentaba un clima más cálido y húmedo que en la actualidad (Volkheimer 1971).

En concordancia con este clima, en el sur de Sudamérica dominaron durante el Paleógeno paleofloras tropicales (Romero 1978, 1986, 1993, Romero & Troncoso 1994). En el Cretácico superior, en Cerro Cachetamán, en estratos de la Formación Mata Amarilla y Cerro Guido (1-2-3, Anexo 1) dominaron bosques de Angiospermas, probablemente de origen Gondwánico, registrándose escasamente *Nothofagus* hacia el final del período en Patagonia y Tierra del Fuego en estratos de la Formación Jagüel (5) y Estancia La Sara (6). En Chile central-sur, Quiriquina (4), presenta-

ba una palinoflora fósil tropical, cuyos taxa afines se encuentran en yacimientos de la misma edad de Colombia, Venezuela y Africa occidental (Doubinger 1972).

Durante el Paleoceno, los estratos de la Formación Tunal (7) del norte de Argentina, registraban paleofloras de climas cálidos y húmedos. En Chile central-sur, la paleoflora de Lota-Coronel (8) está compuesta exclusivamente por taxa de afinidad tropical o subtropical, destacando las familias Annonaceae y Lauraceae. Los registros de polen de este yacimiento muestran Pteridophytas, Gymnospermas como las Araucariaceae (*Agathis*), Cycadales, Bennetitales y Angiospermas de las familias Arecaceae, Myricaceae, Casuarinaceae (*Casuarina*), Myrtaceae, Sapindaceae (*Cupaneidites*). Estos espectros florísticos tienen relación con paleofloras de Australia y Nueva Zelanda (Doubinger & Chotin 1975).

En el Paleoceno de Patagonia, las formaciones Bororo (9) y Salamanca (10) registran la existencia de cuatro paleocomunidades: Pantanos de manglar, Selva lluviosa, Selva de montaña y Bosque esclerófilo (o sabana). De acuerdo a Petriella y Archangelsky (1975), el factor determinante en esta heterogeneidad vegetacional habría sido la existencia de una sierra de alrededor de 800 a 1 200 m de altura, y de un clima subtropical húmedo similar al actual del sur de Brasil (30°S), junto a un océano de aguas cálidas. El registro de cocodrilos fósiles en la misma zona es consistente con estas condiciones climáticas subtropicales húmedas (Pascual & Odreman Rivas 1971; Volkheimer 1971). En ambas formaciones se han encontrado escasos granos de polen de *Nothofagus* (Archangelsky & Romero, 1974).

Transición Paleoceno/Eoceno a Eoceno medio

Durante los períodos Paleoceno y Eoceno, Sudamérica, Antártida y Australia continuaban unidos formando un continente, el sur de Gondwana. La circulación oceánica durante estos períodos era fundamentalmente longitudinal, con corrientes marinas dirigidas al norte, siguiendo las costas oeste de Sudamérica, el este de Australia y Antártida. Al llegar a las latitudes bajas estas corrientes

se unían a corrientes cálidas. El déficit de agua que producía esta circulación en las latitudes altas era compensado por aguas cálidas que avanzaban de norte a sur, por las costas del oeste de Australia, Antártida y este de Sudamérica. En las regiones polares las aguas cálidas se profundizaban, resultando temperaturas superficiales del mar de 12°C, mientras en las regiones tropicales era de 28°C. Las condiciones climáticas en Antártida eran de tipo subtropical, en tanto que a nivel global las temperaturas medias eran mucho más altas que en la actualidad (Kvasov & Verbitski 1981).

En concordancia con el clima cálido, durante la transición Paleoceno/Eoceno, se registran en Patagonia taofloras mixtas sin *Nothofagus* en Pichileufu (11, Anexo 1) y Laguna del Hunco (12). Estas taofloras están muy relacionadas taxonómicamente entre sí y tienen una edad de 57 ± 3 Ma (Paleoceno-Eoceno, Archangelsky 1974). Se caracterizaban por la mezcla de taxa de afinidad subtropical, como *Annona*, *Phoebe*, *Nectandra*; y taxa de afinidad subantártica, como *Lomatia*, y *Laurelia*; además de taxa endémicos, como *Schinopsis*. En Antártida se desarrollaban Paleofloras Mixtas con y sin *Nothofagus*, en las Penínsulas de Ardley (13) y Fildes (14).

Durante el Eoceno se produjo un desarrollo explosivo del género *Nothofagus*, en cuanto a su distribución y especiación, en el sur de Sudamérica (Archangelsky & Romero 1974). En el Eoceno inferior de Argentina, en estratos de la Formación Lumbraera (15), persisten taofloras de carácter subtropical húmedo. En Chile central se registran taofloras mixtas sin *Nothofagus*, en Quinamávida (16); en Chile central-sur, en Formación Tribueco (17), se registró por primera vez polen de *Nothofagus*. En Patagonia dominaban paleofloras mixtas con *Nothofagus* en Chinqueniyeu (18) y Cañadón Hondo (19).

Durante el Eoceno medio se produjo la expansión hacia el norte de las Paleofloras mixtas con *Nothofagus*, evento registrado en los yacimientos El Arrayán (20), Bullileo (21), persistiendo en Patagonia (Río Turbio (22)). A partir del Eoceno medio habría comenzado un proceso de deterioro climático, caracterizado por procesos de

aridización y enfriamiento en Sudamérica austral (Solbrig 1976).

Eoceno superior-Oligoceno

En el límite Eoceno/Oligoceno, hace 38 Ma., comienza la separación del sur de Gondwana, con la separación de Australia y Antártida, evento que tuvo importantes consecuencias climáticas y oceánicas a nivel global. De acuerdo a Kvasov & Verbitski (1981), la separación originó una corriente de aguas frías o Corriente Circular del Sur, que eventualmente provocó la glaciación del sector este de Antártida y determinó, a su vez, una caída de las temperaturas oceánicas superficiales desde 11°-12° a 4°-5° C. Durante el Oligoceno, el aporte de aguas frías de la Corriente Circular del Sur habría determinado una caída de la temperatura superficial de los océanos tropicales de 28° a 20° C (Kvasov & Verbitski 1981).

Los cambios de la circulación oceánica, la formación del casquete de hielo en el este de la Antártida y la caída de las temperaturas, producto del aumento del albedo, determinaron descensos de los niveles del mar (Kvasov & Verbitski 1981) y gatillaron una serie de cambios vegetacionales en Austrosudamérica.

El cambio vegetacional más importante del Oligoceno fue el desplazamiento de las Paleofloras Antárticas hacia las latitudes medias (Romero 1978, 1986, Solbrig 1976).

En Patagonia y Magallanes predominaron las Paleofloras Antárticas de carácter templado - frío y lluvioso, con taxa tales como Pteridophyta, Podocarpaceae, Araucariaceae y fuerte presencia de *Nothofagus*. Ejemplos de estas floras son Lonquimay (25); Río Ñirihuau (23); Confluencia (27); estratos de la Formación Guillermo (28); estratos de la Formación Leña Dura (24); Río Beta (30), Río Cóndor (31), Barrancas de Carmen Silva (32), estratos de la Formación Loreto (29).

Durante el Eoceno superior-Oligoceno de Chile Central persistieron Paleofloras mixtas con *Nothofagus*, representadas por Cerro Las Águilas (37), con una mezcla de taxa tropicales-subtropicales (*Persea*, *Phoebe*, *Myrcia*, *Cassia*) y de afinidad antártica (*Austrocedrus* y *Nothofagus serrula-*

ta). En Puerto Belgrano (26), Bahía Blanca, se registra una palinoflora caracterizada como Mixta con *Nothofagus*; la sección de Puerto Belgrano, que corresponde al Oligoceno, registra taxa asociables al actual Dominio Chaqueño (Malvaceae y Chenopodiaceae) (Romero 1993).

Más al norte, entre 20° y 23°S, las palinofloras del este de Sudamérica son de carácter tropical húmedo, con una alta proporción de Pteridófitas, Palmas (*Nypa*), Onagraceae, Podocarpaceae y Leguminosas, (Formación Resende, Río de Janeiro (33); cuenca de Gandarela y Fonseca, Minas Gerais (34). Los descensos de temperatura y humedad del Oligoceno, son evidentes en las palinofloras de Bahía de São Paulo (35) y en estratos de la formación Tremembé (36), São Paulo.

En la costa Pacífica de Sudamérica, correspondiente a la actual región del Desierto de Atacama, durante el Oligoceno temprano (33.7-31.0 Ma.) se registran altas tasas de erosión (100 m/Ma.), indicadoras de un clima aún húmedo (Alpers & Brimhall 1988).

Mioceno inferior

El cambio geológico más importante del Mioceno inferior fue el inicio de la separación de Antártida y Sudamérica (23 Ma.), alcanzando ambos continentes su total desconexión durante el Mioceno medio a superior, hace 14-12 Ma. (Kvasov & Verbitski 1981).

Durante el Mioceno inferior los eventos más catastróficos fueron las grandes transgresiones marinas en extensas regiones del este de Sudamérica (Uliana & Biddle 1988). Ellas habrían provocado una disminución del espacio disponible para la vegetación, causa probable de la escasez de evidencias paleobotánicas para este período en las regiones patagónicas y centrales de Argentina.

En el norte de Chile los procesos de enriquecimiento de los depósitos de cobre por lixiviación, asociado con el establecimiento de condiciones de clima semiárido, tuvieron lugar durante el Mioceno temprano-medio (18-14.7 Ma) (Alpers & Brimhall 1988).

En concordancia con estos cambios en el ambiente físico, el de clima del Mioceno inferior fue menos húmedo que en el período

do anterior en el norte de Chile, Argentina, Bolivia y sur del Perú. En Formación Alexandra (38) se registran bosques de Bombacáceas, Moráceas, Ephedripites y Podocarpidites. En Psillypampa (39) y en estratos de la Formación Chucal (40), se registran taxa tropicales con hojas de tamaño pequeño a mediano, los cuales tienen afinidad con la flora de las actuales regiones subtropicales montañosas, similares a las Yungas de Bolivia, con un clima estacional y lluvias de verano (Axelrod 1979).

En Chile central, durante el Mioceno inferior, persistieron las Paleofloras mixtas con *Nothofagus*, especialmente bien representadas por las taofloras de Goterones-Matanza (41), nivel inferior de la formación Navidad, las cuales tienen vinculaciones con el actual distrito Valdiviano (Troncoso, 1991). En la Cordillera de los Andes (42), a la latitud 32°35'S, se registran troncos fósiles asignables a *Nothofagus*, con afinidad a *N. obliqua*. Un clima cálido y estacional, con expansión de bosque en galería, es sugerido por el registro de monos platyrrinos (*Chilecebus carrascoensis*) en Río Las Leñas (43), Andes de Chile central, hace 20.09 ± 0.27 Ma. (Flynn et al. 1995).

En Chile central-sur la presencia de taxa pertenecientes a las Paleofloras Antárticas, sugieren un clima templado frío y lluvioso, como lo muestra las taoflora de Formación Ranquil (44). En Puerto Belgrano (asociación M, 45), durante este tiempo se registra un aumento de taxa marinos, evidenciando una profundización de la cuenca; el carácter de las palinofloras sigue siendo mixta con *Nothofagus*.

Mioceno medio a superior

Durante este período tiene lugar la formación del Estrecho de Drake, culminando así la separación de Sudamérica y Antártida, 12-14 Ma. Las aguas de la Corriente Circular del Sur, que antes fluían por la costa oeste de Sudamérica, ahora se desviaron por el paso Drake configurándose la Corriente Circumpolar. El cese del aporte de aguas cálidas a las costas de Antártida provocó la glaciación del sector oeste de este continente, aproximadamente hace 11-14 Ma. (Kvasov & Verbitski 1981). La glacia-

ción en el continente Antártico determinó una caída de las temperaturas oceánicas a nivel global y coincidió con episodios de intenso volcanismo, especialmente en el cinturón del Pacífico (Flohn 1983). Por un período de 10 Ma, entre el Mioceno medio y el Plioceno, la glaciación fue unipolar, ya que el Hemisferio Norte no se encontraba glaciado. Esta asimetría norte-sur determinó un fuerte contraste entre los cinturones climáticos en ambos hemisferios, y una deriva al norte del ecuador meteorológico (Zona convergencia intertropical), que se localizó a 10°-12° N. Actualmente su posición es a los 6° N. En consecuencia se estableció así una zonación climática similar a la que impera en la actualidad durante el invierno del hemisferio sur (Flohn 1983).

El inicio del proceso de formación del Desierto de Atacama ha sido sugerido para el Mioceno medio (14.7 Ma.), sobre la base del cese de la acumulación de los depósitos cupríferos en el norte de Chile. De acuerdo a Alpers & Brimhall (1988), estos depósitos de cobre se habrían preservado hasta la actualidad debido a la pronunciada caída de las tasas de erosión pluvial, que reflejarían el establecimiento de las condiciones de aridez. La aridez del Desierto de Atacama sería una consecuencia de la surgencia de aguas frías, asociada a la corriente de Humboldt, la glaciación del sector oeste de Antártida y la formación de la corriente fría circumpolar.

En el este de Sudamérica el término de las transgresiones marinas, durante el Mioceno medio-tardío (Uliana & Biddle 1988), habría provocado grandes cambios climáticos. Uno de ellos fue la remoción de la humedad de las regiones interiores, estableciéndose así condiciones de sequía; por otro lado, la reducción del efecto moderador que ejercían las masas de agua oceánica habría provocado la disminución de las precipitaciones y el aumento del contraste de temperaturas invierno-verano (Axelrod 1979).

Los cambios en los regímenes de lluvia y temperatura en extensos territorios de Sudamérica central y austral provocaron grandes cambios en la vegetación. En Chile central ocurrió un reemplazo de las taofloras mixtas con abundante *Nothofagus* (Goterones, 41) por una mixta con escaso *Nothofagus* y aumento de las Lauráceas (Boca Pupuya,

50); esta última tafoflora se habría desarrollado en un clima templado-cálido o cálido. Sus relaciones florísticas con las actuales Provincias Fitogeográficas de las Yungas, Atlántica y Paranaense sugieren que las vinculaciones entre los bosques al oeste y este de los Andes persistieron hasta el Mioceno superior bajo (Troncoso 1991).

Similarmente, la tafoflora de Cerro Los Litres (46), del Mioceno probablemente medio de los Andes de Chile central, tiene un carácter tropical-subtropical (Hinojosa 1996). Los taxa méxicos (*Peumus*, *Cryptocarya*, *Beilschmiedia*, *Myrceugenia*, *Persea*) registrados en esta tafoflora son un antecedente directo del origen del actual bosque esclerófilo de Chile central. Además, se registran taxa como *Athyana*, actualmente presente en el bosque de Yungas de la vertiente oriental de los Andes de Argentina y Bolivia. El registro de taxa subtropicales xéricos, como *Cochlospermum* y *Prosopis*, en este mismo yacimiento son concordantes con la tendencia progresiva a la aridez en el cono sur de Sur América a partir del Mioceno medio.

En el sur de Chile persistieron las paleofloras antárticas, como lo documenta Río Pedregoso (51), del Mioceno superior. En el sur de Argentina, la parte alta del testigo de Puerto Belgrano (52), del Mioceno superior (asociación N), registra una disminución del nivel de la cuenca y un probable deterioro climático (Guerstein 1990), como lo sugiere el aumento notable de taxa herbáceos xéricos, como las Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Compuestas-Tubuliflorae, además se registra el aumento de Ephedraceae, Sparaginaceae y *Nothofagus*. Este espectro correspondería a una palinoflora del tipo mixta con *Nothofagus*.

En el Mioceno superior la formación Paraná (48), del este de Sudamérica, registra varias paleocomunidades, incluyendo selvas mixtas, "bosque esclerófilos?" y bosque con *Podocarpus* y *Araucaria*. Esta última comunidad corresponde a la Provincia Fitogeográfica Paranaense, distribuidas actualmente más al norte (Anzotegui 1990). Al este de los Andes, en Potosí (47) se registra gran cantidad de Leguminosas fósiles, con hojas de pequeño tamaño y bajo porcentaje de puntas acuminadas, caracte-

rísticas que indicarían un bosque tropical subhúmedo (Volkheimer 1971). Las Leguminosas se relacionan con taxa actuales de la Provincia Fitogeográfica del Monte y del Chaco (Axelrod 1979). La Formación Palo Pintado (49) indica el desarrollo de lagunas de inundación en un sistema de canales, con vegetación de riberas representada por *Pouteria*, *Palmae*, *Schinus* y *Podocarpus*, entre otros; el clima asociado es tropical a subtropical y la flora exhibe relaciones con las formaciones que prosperan actualmente en el sur de Brasil y noreste de Argentina (Herbst et al. 1987, Anzotegui 1992, Cuadrado & Anzotegui 1992).

Plioceno

Durante el Mioceno superior y Plioceno, Sudamérica comenzó a experimentar la intensificación de los procesos tectónicos que configuraron los Andes actuales. El ensanchamiento del arco magmático Andino y la formación de batolitos, constituyeron el Altiplano, que después por compresión se elevó por sobre los 2 500-3 500 metros de altura (Uliana & Biddle 1988). Finalmente el vulcanismo y la formación de plutones se extendieron hacia el este durante el Neógeno tardío (Uliana & Biddle 1988). El proceso de compresión y levantamiento produjo un estrechamiento de 240 km (Ramos 1989). En el Plioceno la configuración actual de las zonas desérticas de Sudamérica ya se habría establecido y la Cordillera de los Andes habría alcanzado más o menos su actual altura, encontrándose las primeras evidencias de flora altoandina (Solbrig 1976).

Los únicos registros paleobotánicos del Plioceno corresponden a la Mesopotamia Argentina (28°-32°S); en esta región se desarrollaban paleocomunidades de bosques xerófilos afines al actual distrito Chaqueño, como en los yacimientos Hermanderías y El Bretela (53). En Tiopunco (55), Provincia de Tucumán, se han hallado restos silificados de troncos que corresponderían al género *Acacioxylon*, afín con el género actual *Acacia*. En la costa Atlántica existían bosques subtropicales similares al actual "Distrito de selvas Mixtas" de Cabrera (1976), como los yacimientos Ituizangó y Riachuelo (54) (Antozegui & Lutz 1987).

UN MODELO PALEOFITOGEOGRAFICO DEL SUR DE SUDAMERICA DURANTE EL TERCIARIO

Considerando los antecedentes revisados, en la Fig. 2 se presenta un modelo que propone seis distintos escenarios paleofitogeográficos que dan cuenta de las floras del cono sur de América durante el Terciario.

En la primera fase del modelo (Fig. 2A), se muestra la dominancia del elemento tropical, en parte de origen Gondwánico, en todas las floras del sur de Sudamérica durante el Cretácico superior y Paleoceno. En Antártida, aún unida a Sudamérica y Australia (Fig. 2A), se desarrollaban paleofloras mixtas, estructuradas por una mezcla de taxa de origen tropical y antárticos.

A partir del límite Paleoceno/Eoceno, y durante el Eoceno inferior y medio, las floras tropicales fueron reemplazadas por floras mixtas en Chile central y sur de Sudamérica, como se muestra en la segunda fase del modelo (Fig. 2B). Durante el Eoceno medio el taxón subantártico *Nothofagus* ya integraba muchas de las taofloras estudiadas. Por otro lado, en el noroeste de Argentina aun los yacimientos registran floras cálidas durante el período.

En el Eoceno superior y Oligoceno se produjo un notable desplazamiento de las floras mixtas hacia el norte, las cuales fueron reemplazadas en gran parte del sur de Sudamérica por floras antárticas dominadas por *Nothofagus*, como se muestra en la tercera fase del modelo (Fig. 2C). Se muestra también en la Fig. 2C la separación de Australia y Antártida durante este período, evento tectónico que habría gatillado la glaciación de Antártida este y el importante cambio en la composición biogeográfica que registran las taofloras. Sin embargo, en Chile y Argentina central persistieron las Paleofloras mixtas, y en el sur de Brasil y noreste de Argentina, las floras tropicales. Para el norte de Chile no existen registros paleobotánicos, pero las evidencias que datan el enriquecimiento de los depósitos de cobre de Atacama durante este período, favorecidos por condiciones de clima húmedo, sugieren que las antiguas floras tropicales pueden haber ocupado también este sector, como lo muestra el modelo (Fig. 2C).

Durante el Mioceno inferior la vegetación fue similar a la del período anterior en la costa Pacífica. Esta cuarta fase del modelo (Fig. 2D) destaca la gran transgresión marina que afectó principalmente el este de Sudamérica, el inicio de la separación de Sudamérica y Antártida, y el inicio de la formación del Estrecho de Drake. Al norte de los 30°S las floras tropicales aun persistían en ambas vertientes andinas y sur de Brasil.

Durante el Mioceno medio y superior el evento paleofitogeográfico más importante que destaca el modelo (Fig. 2E) es el desarrollo de una Paleoflora Subtropical sin *Nothofagus*, tanto en Chile y Argentina central, como en NW de Argentina. Los elementos tropicales-subtropicales méxicos que dominan en estas paleofloras, además de trazas de elementos subtropicales xéricos, actualmente exhiben disyunciones transandinas. El modelo también destaca importantes eventos que ocurrieron al final del período como los inicios de la glaciación del oeste de Antártida y de la surgencia de aguas frías de la corriente de Humboldt en la costa Pacífica de Sudamérica. En el norte de Chile, el cese de los procesos de acumulación de los depósitos de cobre fechados para este período sugieren una tendencia hacia la aridez en los subtrópicos de Sudamérica, como lo muestra el modelo.

La última fase del modelo (Fig. 2F) destaca la expansión de floras xéricas registradas en las taofloras del Plioceno de Argentina. Los taxa subtropicales xéricos dominantes en estos registros actualmente integran el elemento característico del dominio chaqueño del sur de Sudamérica. La expansión de estas floras xéricas habría determinado la fragmentación de las floras de bosques del Mioceno, y restringido su distribución a las regiones con mayor influencia oceánica como Chile central-sur, norte de Argentina y sur de Brasil. El modelo destaca también el levantamiento final de los Andes y la vigorización de la corriente de Humboldt, eventos que habrían gatillado el desarrollo de las formaciones xéricas en las condiciones hiperáridas en la costa Pacífica, al norte de los 30°S.

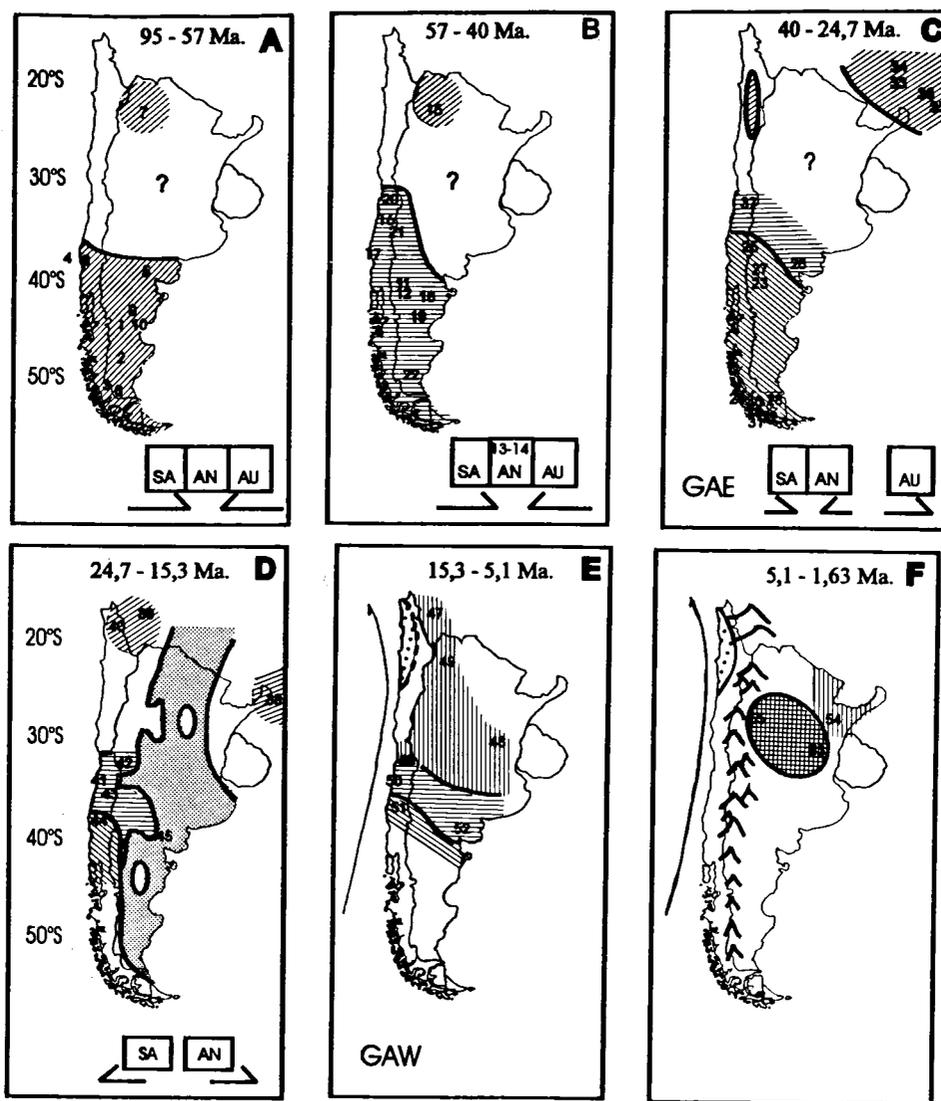


Fig.2: Evolución de las floras terciarias del sur de Sudamérica durante el terciario.



2A: Cretácico Superior a Paleoceno; 2B: Paleoceno/Eoceno a Eoceno inferior-Eoceno medio; 2C: Eoceno superior a Oligoceno; 2D: Mioceno inferior; 2E: Mioceno medio a superior; 2F: Plioceno.

Clave de símbolos y achurados:

1: Corriente de Humboldt; 2: Cordillera de los Andes; 3: Transgresiones; 4: Desierto de Atacama; PALEOFLORAS: 5: Tropical; 6: Antártica; 7: Mixta; 8: Subtropical mésica; 9: Subtropical xérica; SA: Sudamérica, AN: Antártida; AU: Australia; $\Rightarrow\Leftarrow$: conexión; $\Leftarrow\Rightarrow$: desconexión; GAE: Glaciación de Antártida este; GAW: Glaciación de Antártida oeste.

Los números en el mapa corresponden a las tafofloras y palinofloras de la Fig.1 y Apéndice 1.

Evolution of the tertiary Floras from southern SOUTH AMERICA DURING THE TERTIARY: 2A: upper Cretaceous at Paleocene; 2B: Paleocene/Eocene at lower Eocene-middle Eocene; 2C: upper Eocene at Oligocene; 2D: lower Miocene; 2E: middle at upper Miocene; 2F: Pliocene.

Key to symbols and shaded areas:

1: Current Humboldt; 2: Andean Range; 3: Marine flooding; 4: Atacama Desert. PALEOFLORAS: 5: Tropical; 6: Antarctic; 7: Mixed; 8: Subtropical mesic; 9: Subtropical xeric SA: South America AN: Antarctic AU: Australia; $\Rightarrow\Leftarrow$: connection; $\Leftarrow\Rightarrow$: unconnection; GAE: East Antarctic Glaciation; GAW: West Antarctic Glaciation.

Numbers on the map are the taphofloras and palinofloras shown in Fig.1 and listed in Appendix 1.

DISCUSION

Nuestra revisión de los antecedentes paleobotánicos es consistente con la reconstrucción de la vegetación paleógena de Sudamérica postulada por Romero (1978, 1986): El sur de Sudamérica estuvo ocupado por Paleofloras tropicales durante el Cretácico-Paleoceno, las cuales fueron desplazadas por Paleofloras mixtas durante el Eoceno y por paleofloras Antárticas durante el Oligoceno, al sur de los 40°S. De todas estas paleofloras subsisten representantes en los actuales bosques subtropicales y templados del cono sur de Sudamérica. La sucesión de estas tres paleofloras durante el Terciario inferior sería principalmente una consecuencia de la separación de Australia de la Antártida, y la consecuente glaciación del este de Antártida, determinando este último evento la agudización del gradiente térmico ecuador-polo, descenso de las temperaturas en Patagonia sur y aumento de la estacionalidad en Chile central.

En lo que respecta a la historia de la vegetación durante el Neógeno, las tafofloras del Mioceno de Chile central y del Plioceno de Argentina son claves para entender la evolución de los bosques de la región mediterránea de Chile y de las formaciones áridas que dominan actualmente en los subtropicos de Sudamérica. Estas evidencias paleobotánicas son claves para poner a prueba las distintas hipótesis biogeográficas que se han postulado y que explicarían el origen y edad de estas formaciones. Por otro lado, la tafoflora de Boca Pupuya (33°57'S; Troncoso 1991) del Mioceno superior de la costa de Chile central, registra taxa que aún persisten disyuntos tanto en bosques esclerófilos y templados-lluviosos de Chile central-sur, como en las actuales Provincias Fitogeográficas de Yungas, Atlántica, Amazónica y Paranaense.

El registro de la presencia conjunta, durante el Mioceno, del espectro de géneros característicos del actual bosque esclerófilo de Chile central, además de un importante grupo de géneros compartidos con otros bosques subtropicales de Sudamérica, sustentarían la hipótesis formulada por Landrum en 1981. En base a estudios taxonómicos de las Mirtáceas de Sudamérica,

Landrum (1981, 1985, 1988) postuló la existencia de bosques subtropicales estacionales en el sur de Sudamérica durante el Oligoceno-Mioceno, los cuales se habrían distribuidos en forma continua a lo ancho del continente a las latitudes de Chile central y centro y NW de Argentina. De acuerdo a Landrum (1981), los bosques subtropicales Oligocénicos comenzaron a ser afectados por condiciones xéricas hacia finales del Mioceno, desmembrándose posteriormente en el Plioceno, cuando las condiciones de aridez se intensificaron debido al levantamiento final de los Andes. Elementos del bosque subtropical méxico habrían subsistido hasta el presente en las regiones oceánicas más húmedas de Chile central-sur, sur de Brasil, y este Bolivia y NW de Argentina. Por otro lado, la actual distribución disyunta de taxa esclerófilos xéricos como *Schinus* y *Lithrea* tanto en Chile central como en el Chaco, así como su registro fósil en Argentina durante el Plioceno (Anzotegui & Lutz 1981, Arroyo et al. 1995), son consistentes con esta hipótesis. Arroyo et al. (1995) postularon que el área presente ocupada por el Desierto de Atacama también habría sido la fuente de algunos elementos xéricos de la actual vegetación esclerófila de Chile central, los cuales habrían emigrado al sur durante el Plioceno. Sin embargo, no existen registros fósiles que sustenten esta hipótesis sobre el origen de los taxa esclerófilos.

Por otro lado, los escasos registros del Plioceno del norte de Argentina (Menéndez 1962, Anzotegui & Lutz 1987) y los antecedentes paleoambientales revisados, también son concordantes con la apreciación de numerosos autores (Schmithüsen 1956, Solbrig 1976, Solbrig et al. 1977, Axelrod 1979, Landrum 1981, Arroyo et al. 1995) que han postulado que la expansión del elemento subtropical xérico en gran parte del sur de Sudamérica habría sido determinado por los cambios climáticos provocados por el levantamiento final de los Andes y el inicio de la surgencia de aguas frías de la Corriente de Humboldt, durante el Mioceno medio-tardío y Plioceno.

En lo que se refiere a las numerosas hipótesis que han sido formuladas acerca del origen del elemento subtropical xérico (Solbrig

et al. 1977, Romero 1978, Axelrod 1979, Landrum 1981, Arroyo et al. 1995), tal vez la hipótesis más controversial es la de Solbrig et al. (1977). Estos autores sostienen que las condiciones semiáridas, con evolución de vegetación adaptada a la sequía se habrían desarrollado muy tempranamente en el sur de Sudamérica, durante el Eoceno, en las regiones de la actual Patagonia sur, Monte y Chaco. Estos autores citan como evidencias algunos taxa de pradera registrados en las tafofloras de Patagonia revisadas por Menéndez (1972) y la presencia de mamíferos hipsodontes adaptados a una dieta herbácea registrado por Patterson y Pascual en 1972. Según Romero (1978), los bosques secos postulados por Solbrig y colaboradores serían una extensión norteña de las Paleofloras mixtas, que expandieron hacia el norte durante el Eoceno-Oligoceno. Las tafofloras que registran los supuestos elementos de pradera en Patagonia (e.g., *Poacites*, *Chusquea*; Menéndez 1972) corresponderían en su composición florística a Tafofloras mixtas, precursoras del actual Dominio Chaqueño según Romero (1978, 1986). Esta segunda hipótesis es concordante con los antecedentes paleobotánicos y climáticos que fueron examinados para el Paleógeno.

Por otro lado, Axelrod (1979) postuló que las actuales floras xéricas del Chaco y del Monte se originaron en las regiones subtropicales (20°-30°S), del este de Bolivia y noroeste de Argentina durante el Neógeno. Los antecesores de estas floras habrían expandido tardíamente en el Terciario desde el incipiente cordón andino hacia las tierras bajas, cuando los Andes se elevaban y los climas secos se extendían en el cono Sur. Esta hipótesis es coherente con el modelo paleofitogeográfico en base a la revisión de la literatura y con los registros paleobotánicos del altiplano de Bolivia, Potosí (19°S) y Psillypampa (18°S) (Berry 1919, 1938), que registran en el Mioceno predominio de taxa leñosos de Leguminosas, muchos de ellos actualmente distribuidos en el Chaco.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a las siguientes instituciones y proyectos que hicieron

posible el desarrollo de este trabajo: Beca de perfeccionamiento Red Latinoamericana de Botánica 94-P6. FONDECYT 91-0844, y PG 089-94 del Departamento de Postgrado y Postítulo, Dirección Académica y Estudiantil de la Universidad de Chile.

LITERATURA CITADA

- ALPERS C & G BRIMHALL (1988) Middle Miocene climatic change in the Atacama Desert, Northern Chile: Evidence from supergene mineralization at La Escondida. *Geological Society of America Bulletin* 100: 1640-1656.
- ANZOTEGUI LM & S GARRALLA (1986) Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno superior)– "Pozo Josefina", Provincia de Santa Fe, Argentina. I parte, Descripciones sistemáticas. *FACENA* 6: 101-178.
- ANZOTEGUI LM & AI LUTZ (1987) Paleocomunidades vegetales del Terciario superior ("Formación Ituzaingó") de la Mesopotamia argentina. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral (Santa Fe, Argentina)* 18: 131-144.
- ANZOTEGUI L M (1990) Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno superior) –"Pozo Josefina"– Provincia de Santa Fe, Argentina. II parte: Paleocomunidades. *FACENA* 8: 75-85.
- ANZOTEGUI LM (1992) Una flora del Mioceno superior (Formación Palo Pintado) del noroeste argentino. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicaciones Especiales. VIII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* 2: 7-10.
- ARAGON E & EJ ROMERO (1984) Geología, paleoambientes y paleobotánica de yacimientos terciarios del occidente de Río Negro, Neuquén y Chubut. *IX Congreso Geológico Argentino. Actas*: 475-507.
- ARCHANGELSKY S (1973) Palinología del Paleoceno del Chubut. I Descripciones sistemáticas. *Ameghiniana* 10: 339-399.
- ARCHANGELSKY S (1974) Sobre la edad de la tafoflora de la Laguna del Hunco, Provincia de Chubut. *Ameghiniana* 10: 413-417.
- ARCHANGELSKY S & EJ ROMERO (1974) Los registros más antiguos del polen de *Nothofagus* (Fagaceae) de Patagonia (Argentina y Chile). *Boletín de la Sociedad de Botánica de México* 33: 13-30.
- ARCHANGELSKY S & MC ZAMALOA (1986) Nuevas descripciones palinológicas de las Formaciones Salamanca y Bororo. Paleoceno de Chubut (República Argentina). *Ameghiniana* 23: 35-46.
- ARROYO MTK, L CAVIERES, C MARTICORENA & M MUÑOZ-SCHICK (1995) Convergence in the Mediterranean Floras in Central Chile and California: Insights from comparative biogeography. En: Arroyo MTK, P Zedler & M Fox (eds) *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystem in Chile, California and Australia. Ecological Studies* 108: 43-88. Springer - Verlaq, New York.
- AXELROD D (1979) Desert vegetation, its age and origin. En: Goodin JR & DK Northington (eds) *Arid land resources. International center for arid and semi-arid land studies*: 1-72. TexasUniversity, Lubbock, Texas.
- AXELROD D, MTK ARROYO & P RAVEN (1991) Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 413-446.

- BAEZ A, MC ZAMALOA & EJ ROMERO (1990) Nuevos hallazgos de microfloras y anuros Paleógenos en el Noroeste de Patagonia: Implicancias paleoambientales y paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 27: 83-94.
- BERRY E (1919) Fossil plants from Bolivia and their bearing upon the age of uplift of the eastern Andes. *Proceedings U.S. National Museum* 54: 103-164.
- BERRY E (1922) The flora of the Concepción-Arauco coal measures of Chile. Johns Hopkins University, *Studies in Geology* 4: 73-142.
- BERRY E (1925) A Miocene flora from Patagonia. Johns Hopkins University, *Studies in Geology* 6: 183-233.
- BERRY E (1928) Tertiary fossil plants from the Argentine Republic. *Proceedings U. S. National Museum* 73: 1-27.
- BERRY E (1938) Tertiary flora from the Rio Pichileufu, Argentina. *Geological Society of America, Special Papers* 12: 1-148.
- BIRKENMAJER K & E ZASTAWNIAK (1986) Plant remains of the Dufayel Island Group (early Tertiary?) King George Island, South Shetlands Island (West Antarctica). *Acta Paleobotánica* 6: 33-54.
- CABRERA A (1976) Regiones fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería, Segunda Edición. Tomo I. Fascículo I. ACME S.A.C.I. Buenos Aires.*
- CHARRIER R, N MUÑOZ, S PALMA (1994) Edad y contenido paleoflorístico de la Formación Chucal y Condiciones paleoclimáticas para el Oligoceno tardío-Mioceno inferior en el Altiplano de Arica, Chile. VII Congreso Geológico Chileno, *Actas* 1: 434-437.
- COOKSON I & L CRANWELL (1967) Lower Tertiary Microplankton, spores and pollen grains from southernmost Chile. *Micropaleontology* 13: 204-216.
- CUADRADO G & LM ANZOTEGUI (1992) Resultados preliminares del análisis palinológico de la Formación Palo Pintado, Mioceno de Salta, Argentina. *Revista Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial, VII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* 2: 51-53.
- DOUBINGER J (1972) Evolution de la flore (pollens et esporos) au Chili central (Arauco), du Crétacé supérieur au Miocène. *Comptes Rendus, Société de Biogéographie* 427: 17-25.
- DOUBINGER J & P CHOTIN (1975) Étude palynologique de lignites tertiaires du bassin D'Arauco-Concepción (Chili). *Revista Española de Micropaleontología* 7: 549-565.
- DUSEN P (1899) Über die Tertiäre flora der Magellansländer. *Svenska Expeditionen till Magellansländer* Edl. N°4.
- DUSEN P (1908) Über die Tertiäre flora der Seymour-Insel. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903. B.*
- ENGELHARDT H (1891) Über Tertiärpflanzen von Chile. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gessellschaft. B.16, H. 4.*
- FASOLA A (1969) Estudio palinológico de la Formación Loreto (Terciario Medio), Provincia de Magallanes, Chile. *Ameghiniana* 6: 3-19.
- FIORI A (1938) Filliti terziarie della Patagonia (Pt.III). *Giornale di Geologia*, 13: 41-68.
- FLOHN H (1983) Climate evolution in the southern Hemisphere and the equatorial region during the Late Cenozoic. *SASQUA International Symposium, Swaziland.*
- FLYNN J, A WYSS, R CHARRIER & C SWISHER (1995) An early Miocene anthropoid skull from the Chilean Andes. *Nature* 373: 603-607.
- FRENGUELLI J (1941) Nuevos elementos florísticos del Magallaniano de Patagonia austral. *Notas del Museo de La Plata. Paleontología* 6: 173-202.
- FRENGUELLI J (1953) La flora fósil de la región del Alto Río Chalia, en Santa Cruz (Patagonia). *Notas del Museo Eva Perón, Paleontología* 16: 239-257.
- FUENZALIDA H (1964) Los afloramientos plantíferos de "El Arrayán", inmediaciones de Santiago. *Noticiero Mensual Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 9: 1-3.
- GANDOLFO MA (1994) Evolución del género *Nothofagus* Blume, basada en su morfología foliar comparada. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 159 pp.
- GUERSTEIN R (1990) Palinología estratigráfica del Terciario de la cuenca del Colorado, República Argentina. Parte III: Estudio sistemático y estadístico de la perforación Puerto Belgrano N° 20. *Revista Española de Micropaleontología* 12: 459-480.
- HERBST R, ANZOTEGUI LM & JALFIN G (1987) Estratigrafía, paleoambientes y dos especies de *Salvinia* Adanson (Filicopsida), del Mioceno superior de Salta, Argentina. *FACENA* 7: 15-42.
- HINOJOSA LF (1996) Estudio paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la precordillera de Chile central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica. Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile 14 + 156 pp.
- HÜNICKEN M (1967) Flora terciaria de los estratos de Río Turbio, Santa Cruz. *Rev. niveles Plantíferos del Arroyo Santa Flavia. Revista Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad de Córdoba, Ciencias Naturales* 27: 139-227.
- HÜNICKEN M (1971) Paleophytología Kurtziana III. Atlas de la flora fósil de Cerro Guido (Cretácico superior), Última Esperanza, Chile (Especímenes examinados por F. Kurtz). *Ameghiniana* 8: 231-250.
- KURTZ F (1902) Contribuciones a la paleophytología Argentina III. Sobre la existencia de una Dakota Flora en la Patagonia austrooccidental (Cerro Guido, Gobernación de Santa Cruz). *Revista Museo de La Plata* 10: 43-60.
- KVASOV DD & M VERBITSKI (1981) Cause of antartic glaciation in the Cenozoic. *Quaternary Research* 15: 1-164.
- LANDRUM L (1981) The phylogeny and geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Brittonia* 33: 105-129.
- LANDRUM L (1985) Monograph of the genus *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Flora Neotropica monograph* 29: 1-126.
- LANDRUM L (1988) The Myrtle family (Myrtaceae) in Chile. *Proceedings California Academy of Science* 45: 277-317.
- LIMA M & M SALARD-CHEBOLDAEFF (1981) Palinologie des bassins de Gandarela et Fonseca (Eocene de L'Etat de Minas Gerais, Bresil) *Boletim IG, Instituto de Geociências* 12: 33-54.
- LIMA M & E AMADOR (1985) Análise palinológica de sedimentos da Formacao Resende, Terciário do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. VIII Congreso Brasileiro de Paleontología: 1983, MME-PM, sér. Geologia N° 27, Paleont./Estratig N° 2.
- LIMA M, M SALARD-CHEBOLDAEFF & K SUGUIO (1985) Etude palynologique de la Formation Tremembé, Tertiaire du Bassin de Taubaté, (Etat de São Paulo, Bresil), D'Après les Echantillons su sondage N° 42 du CNP. VIII Cong. Bras. Paleont: 1983, MME-DNPM, sér. Geologia N° 27, Paleont./Estratig N° 2.
- LIMA M & R ANGULO (1990) Descoberta de Microflora em um nível linhítico da Formação Alexandra, Terciário do Estado do Paraná, Brasil. *Anales Academia Brasileira de Ciencias*. 62: 357-371.
- LIMA M, M MELO & ACOIMBRA (1991) Palinologia de sedimentos da Baía de São Paulo, Terciário do Esta-

- do de São Paulo, Brasil. Revista Instituto de Geociências 12: 7-20.
- MENENDEZ C (1962) Leño petrificado de una Leguminosa del Terciario de Tiopunco, Provincia de Tucumán. Ameghiniana 2: 121-126.
- MENENDEZ C (1959) Flora Cretácica de la serie el Castillo. Al sur del Cerro Cachetamán, Chubut. Revista Asociación Geológica Argentina 14: 219-238.
- MENENDEZ C (1971) Floras terciarias de la Argentina. Ameghiniana 8: 357-370.
- MENENDEZ C (1972) Paleofloras de la Patagonia. En: Dimitri MJ (ed) La región de los bosques Andino-Patagónicos: 129-184. Colección Científica, INTA Buenos Aires.
- MENENDEZ C & M CACCAVARI (1975) Las especies de Nothofagidites (Polen fósil de *Nothofagus*) de sedimentos Terciarios y Cretácicos de Estancia La Sara, Norte de Tierra del Fuego, Argentina. Ameghiniana 12: 165-183.
- NISHIDA M (1989) The anatomy and affinities of the Petrified Plants from the Tertiary of Chile. I. En: Nishida M (ed) Contribution to the Botany of the Andes I: 81-85. Academic Scientific Book Inc. Tokyo.
- ORLANDO H (1963) La flora fósil en las inmediaciones de la Península Ardley, isla 25 de Mayo, islas Shetland del Sur. Contribución Instituto Antártico Argentino 79: 1-17.
- PALMA-HELDT S (1983) Estudio palinológico del Terciario sedimentario de Lonquimay, Provincia de Malleco, Chile. Revista Geológica de Chile 18: 55-75.
- PASCUAL R & E ODREMAN RIVAS (1971) Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario Argentino. Los Aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. Ameghiniana 8: 372-412.
- PATTERSON B & R PASCUAL (1972) The fossil mammal fauna of South America. En: Keast A, FC Erk & B Glass (eds.) Evolution mammals and southern continents: 247-309. Albany State University, New York.
- PETRIELLA B & S ARCHANGELSKY (1975) Vegetación y ambiente en el Paleoceno de Chubut. Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía 1: 257-269.
- PONS D & JC VICENTE (1985) Découverte d'un bois fossile de Fagaceae dans la formation Farellones (Miocène) des Andes d'Aconcagua (Chili): Importance paléobotanique et signification paléobotanique et signification paléo-orographique. 110 Congrès National des Sociétés Savantes, Montpellier.
- QUATROCCHIO M, R MARQUILLAS & W VOLKHEIMER (1988) Palinología, paleoambientes y edad de la Formación Tunal, Cuenca del Grupo Salta (Cretácico-Eoceno), República Argentina. IV Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía, Actas 3: 95-120.
- QUATROCCHIO M & W VOLKHEIMER (1990) Paleogene paleoenvironmental trends as reflected by palynological assemblage types, Salta Basin, NW Argentina. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen. 181: 377-396.
- RAMOS V (1989) The birth of southern South America. American Scientist 77: 444-450.
- RAVEN P & D AXELROD (1974) Angiosperm biogeography and past continental movements. Annals of the Missouri Botanical Garden 61: 539-673.
- ROMERO EJ (1978) Paleoeología y paleofitogeografía de las tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. Ameghiniana 15: 209-227.
- ROMERO EJ & M ARGUIJO (1981) Nota sobre problemas nomenclatoriales de algunas plantas fósiles del Cenofítico de Austrosudamérica. Boletín Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología 8: 21-33.
- ROMERO EJ & M ARGUIJO (1981) Análisis biostratigráfico de las tafofloras del Cretácico superior de Austrosudamérica. En: Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico: Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur 2: 393-406.
- ROMERO EJ & M DIBBERN (1985) A review of the species described as *Fagus* and *Nothofagus* by Dusén. Paleontographica Abt. B. 197: 123-137.
- ROMERO EJ (1986) Paleogene phytogeography and climatology of South America. Annals of Missouri Botanical Garden 73: 449-461.
- ROMERO EJ & M 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 EJ (1993) South American paleofloras. En: Goldblatt P. (ed.) Biological relationships between Africa and South America: 62-85. Yale University Press.
- ROMERO EJ & A TRONCOSO (1994) Historia de la flora de la parte austral de América del Sur. VI Congreso Latinoamericano de Botánica. Libro resúmenes, conferencias y simposios: 57.
- RONDANELLI MJ & S PALMA (1991) Improntas del Mioceno de los estratos del Río Pedregoso. Lonquimay, Chile (38°38'S, 71°08'W). VIII Reunión Nacional de Botánica, Sociedad de Botánica de Chile: 110.
- SCHMITHÜSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen vegetation. Bonner Geographische Abhandlungen 17: 1-86.
- SOLBRIG O (1976) The Origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. En: Goodall DW (ed) Evolution of desert biota: 7-49. University Texas Press, Austin, Texas.
- SOLBRIG O, ML CODY, ER FUENTES, W GLANZ, JH HUNT & AR MOLDENKE (1977) The origin of the Biota. En: Mooney HA (ed) Convergent evolution in Chile and California: Mediterranean climate ecosystems: 13-26. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg.
- TRONCOSO A (1986) Nuevas órgano-especies en la tafoflora Terciaria inferior de Península Fildes, isla Rey Jorge, Antártida. Serie Científica INACH 34: 23-46.
- TRONCOSO A & J MUÑOZ (1988) La edad de las tobas blanquecinas de Quinamávica y de las areniscas del Puente Bullileo (VII Región, Chile). Actas V Congreso Geológico Chileno II: 203-c211.
- TRONCOSO A (1991) Paleomegaflores de la Formación Navidad, Miembro Navidad (Mioceno), En el área de Matanzas, Chile Central Occidental. Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile 42: 131-168.
- TRONCOSO A (1992) La tafoflora terciaria de Quinamávica (VII Región, Chile) Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile 43: 155-178.
- TRONCOSO A & EJ ROMERO (1993) Consideraciones acerca de las coníferas del Mioceno de Chile Central Occidental. Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile 44: 47-71.
- ULIANA M & K BIDDLE (1988) Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. Revista Brasileira de Geociências, 18: 172-190.
- VOLKHEIMER W (1971) Aspectos paleoclimatológicos del Terciario Argentino. Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" 8: 241-264.

ANEXO I

Taflofloras y palinofloras del sur de Sudamérica consideradas en el texto.

Taphofloras and palinofloras of southern South America discussed in this paper.

Yacimiento Outcrop	Ubicación Location	Carácter Character	Edad Age	Autor Author
1 Cerro Cachetamán	45°20'S	Cálido/Gondwánico	Turoniano-Senoniano	Menéndez 1959
2 Fm. Mata Amarilla	9°S	Cálido/Gondwánico	Coniaciano	Berry 1928; Frenguelli 1953
3 Cerro Guido	51°S	Cálido/Gondwánico	Maastrichtiano	Kurtz 1906; Hünicken 1971
4 Fm. Quiriquina	37°S	Cálido/Gondwánico	Cretácico superior	Doubinger 1972
5 Fm. Jagüel	39°S	Cálido	Cretácico superior	Menéndez & Caccavari 1975
6 Estancia La Sara	53°30'S	Cálido	Cretácico superior	Archangelsky & Romero 1974; Menéndez & Caccavari 1975
7 Fm. Tunal	25°S	Cálido	Paleoceno	Quatrocchio et al. 1988; Quatrocchio & Volkheimer 1990
8 Lota-Coronel	37°S	Cálido	Paleoceno	Engelhardt 1891; Berry 1922; Doubinger 1972; Doubinger & Chotin 1975
9 Bororo	43°33'S	Cálido	Paleoceno	Archangelsky et al. 1973; 1974; 1986; Pietriella & Archangelsky 1975
10 Salamanca	45°- 46°S	Cálido	Paleoceno	Archangelsky et al. 1973; 1974; 1986; Pietriella & Archangelsky 1975
11 Pichileufu	41°S	Mixto	Paleoceno/Eoceno	Berry 1938
12 Laguna del Hunco	42° 27'S	Mixto	Paleoceno/Eoceno	Berry 1925; Archangelsky 1974
13 Península Ardley	Antártida	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Paleoceno/Eoceno	Dusen 1908
14 Península Fildes	Antártida	Mixto	Paleoceno-Eoceno	Orlando 1963; Troncoso 1986
15 Fm. Lumbreira	25°S	Cálido	Eoceno inferior	Quatrocchio & Volkheimer 1990
16 Quinamávida	35° 47'S	Mixto	Eoceno inferior	Troncoso & Muñoz 1988;
17 Fm. Tribueco	37°S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Eoceno inferior	Doubinger 1972
18 Chinqueniyeu	41° 35'S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Eoceno inferior	Romero 1979
19 Cañadón Hondo	45° 20'S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Eoceno inferior	Romero 1979
20 El Arrayán	33° 15'S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Eoceno medio/superior	Fuenzalida 1964; Troncoso e Hinojosa (inédito)
21 Bullileo	36° 14'S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Eoceno medio	Troncoso & Muñoz 1988
22 Río Turbio	51° 33'S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Eoceno medio	Frenguelli 1941; Hünicken 1967
23 Río Ñirihuau	41°S	Antártico	Eoceno superior	Berry. 1928; Fiori 1941; Romero 1986
24 Fm. Leña Dura	53° 10'S	Antártico	Eoceno superior	Cookson & Cranwell 1967
25 Lonquimay	38° 30'S	Antártico	Eoceno/Oligoceno	Palma-Heldt 1983
26 Puerto Belgrano	39°S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Eoceno-Oligoceno	Guerstein 1990
27 Confluencia	40° 40'S	Antártico	Eoceno-Oligoceno	Báez et al. 1990
28 Fm. Guillermo	51° 33'S	Antártico	Eoceno-Oligoceno	Frenguelli 1941. Gandolfo 1994
29 Fm. Loreto	53° 10'S	Antártico	Eoceno-Oligoceno	Fasola 1969
30 Río Beta	52° 40'S	Antártico	Oligoceno	Dusén 1899
31 Río Cóndor	54°S	Antártico	Oligoceno	Dusén 1899
32 B. Carmen Silva	53° 30'S	Antártico	Oligoceno	Dusén 1899
33 Fm. Rosende	23°S	Cálido	Eoceno superior	Lima et al. 1985
34 Gandarela y Fonseca	20°S	Cálido	Eoceno superior	Lima & Salard 1981
35 B. São Paulo	23° 30'S	Cálido + seco	Oligoceno	Lima et al. 1991
36 Fm. Tremembé	22° 30'S	Cálido + seco	Oligoceno	Lima et al. 1985
37 Cerro Las Águilas	33°19'S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Eoceno superior/Oligoceno	Hinojosa 1996
38 Fm. Alexandra	26°S	Cálido + seco	Mioceno inf/medio	Lima & Angulo 1990
39 Psillypampa	18°S	Cálido	Mioceno inf/medio	Berry 1938; Axelrod 1979
40 Fm. Chucal	18°S	Cálido	Mioceno inferior	Charrier et al. 1994
41 Goterones	33° 57'S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Mioceno inferior	Troncoso 1991; Troncoso & Romero 1993
42 Cordillera Andes	32° 25'S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Mioceno inferior	Pons & Vicente 1985
43 Río Las Leñas	35°S	Mixto/ <i>Nothofagus</i> ?	Mioceno inferior	Flynn et al. 1995
44 Fm. Ranquil	37°S	Antártico	Mioceno inferior?	Doubinger 1972
45 Puerto Belgrano (M)	39°S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Mioceno inferior?	Guerstein 1990
46 Cerro Los Litres	33°18'S	Subtropical Mésica	Mioceno Medio	Hinojosa 1996
47 Potosí	19°S	Subtropical Mésica	Mioceno superior?	Berry 1919; Axelrod 1979
48 Fm. Paraná (Pozo Josefina)	33°S	Subtropical Mésica	Mioceno superior	Anzotegui 1990; Anzotegui & Garalla 1986
49 Fm. Palo Pintado	25°S	Subtropical Mésica	Mioceno superior	Herbst et al. 1987; Anzotegui 1992; Cuadrado & Anzotegui 1992
50 Boca Pupuya	33° 57'S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Mioceno superior	Troncoso 1991; Troncoso & Romero 1993
51 Río Pedregoso	38° 38'S	Antártico	Mioceno superior?	Rondanelli & Palma 1991
52 Puerto Belgrano (N)	39°S	Mixto/ <i>Nothofagus</i>	Mioceno superior?	Guerstein 1990
53 Hermanderías	32°S	Subtropical Xérica.	Plioceno	Anzotegui 1980; Anzotegui & Lutz 1981
54 Ituzangó	28°S	Subtropical Mésica.	Plioceno	Anzotegui & lutz 1981
55 Tiopunco	26°S	Subtropical Xérica	Plioceno	Menéndez 1962