



Análisis de los anillos de crecimiento del bosque fósil de Víctor Szlápelis, Terciario inferior del Chubut, Argentina

Mariana BREA¹, Sergio MATHEOS², Alba ZAMUNER³ y Daniel GANUZA³

Abstract. GROWTH RINGS ANALYSIS OF THE VÍCTOR SZLÁPELIS FOSSIL FOREST, LOWER TERTIARY OF CHUBUT, ARGENTINA. Growth rings are described in gymnosperm woods of the Víctor Szlápelis Forest, Salamanca Formation, Lower Paleocene of the Chubut province, Argentina. This forest is composed by a large number of petrified trunks of parautochthonous provenance. The presence of trees with more than 1 m in diameter suggests an exuberant growth and good environmental conditions for tree development. Associated sediments suggests that fossil trees were developed in a stable environment related with fluvial to deltaic characteristics. Tree-ring methods are used to study the growth characteristics of these gymnosperms. Wood anatomy and characters associated to the growth records indicate that climate was warm-temperate and humid, with a dry summer and a wet spring.

Resumen. Se describen los anillos de crecimiento en maderas de gimnospermas pertenecientes al bosque fósil Víctor Szlápelis de la Formación Salamanca, Paleoceno inferior de la provincia del Chubut, Argentina. Este bosque está compuesto por un gran número de troncos petrificados de origen parautóctono. La presencia de árboles con más de 1 m de diámetro de tronco sugiere un crecimiento exuberante y buenas condiciones ambientales para su desarrollo. Las características sedimentológicas asociadas al bosque sugieren que los árboles fósiles se desarrollaron en un ambiente estable con características fluvio-deltaicas. Se utilizaron métodos de análisis de anillos de crecimiento para estudiar las características del crecimiento de estas gimnospermas. Los caracteres estructurales de las maderas y las características asociadas a los registros de crecimiento indican que el clima era templado-cálido y húmedo, con veranos secos y primaveras lluviosas.

Key words. Argentina. Chubut. Salamanca Formation. Lower Paleocene. Gymnosperms. Wood. Growth rings. Paleoclimatology.

Palabras clave. Argentina. Chubut. Formación Salamanca. Paleoceno inferior. Gimnospermas. Maderas. Anillos de crecimiento. Paleoclimatología.

Introducción

En esta contribución se da a conocer el análisis de los anillos de crecimiento en maderas gimnospermas del bosque fósil de Víctor Szlápelis (45° 57' 31" S y 69° 18' 49" O) ubicado en la región austral de los lagos Musters y Colhué Huapi al sudeste de la Sierra de San Bernardo, aproximadamente a 50 km de la localidad de Sarmiento (figura 1).

El estudio de los anillos de crecimiento en maderas fósiles permite reconocer cambios climáticos del pasado, siempre y cuando las características de los

anillos anuales no hayan sido alteradas durante el proceso de fosilización (Schweingruber, 1988). La aplicación de métodos de análisis de anillos de crecimiento tiene como principal objetivo inferir condiciones climáticas del pasado geológico (Creber, 1972, 1977; Creber y Chaloner, 1984a, 1984b, 1985).

La totalidad de los leños fósiles analizados proviene de los depósitos fluvio-deltaicos de la Formación Salamanca (Matheos *et al.*, 2001). Los estudios paleontológicos y geológicos realizados sobre las sedimentitas de la mencionada unidad coinciden en asignarlas al Paleoceno inferior (Daniano) (Feruglio, 1949; Bertels, 1964, 1973; Mendez, 1966; Camacho, 1967; Petriella, 1972; Archangelsky, 1973, 1976; Chelli y Serraiotto, 1974; Andreis, 1977; Archangelsky y Zamaloa, 1982; Legarreta y Uliana, 1994).

Desde el punto de vista paleobotánico la Formación Salamanca (figura 1) es conocida por el registro de impresiones foliares (Berry, 1937; Dibbern, comun. pers.; Martínez, 1992), cutículas (Anzótegui y Romero, 1994), esporas y polen fósil (Archangelsky,

¹Laboratorio de Paleobotánica. Centro de Investigaciones Científicas, Diamante, Dr. Materi y España s/n, 3105 Diamante, Argentina. cidmbrea@infoaire.com.ar

²Centro de Investigaciones Geológicas, calle 1 N° 644, 1900 La Plata, Argentina. smatheos@cig.museo.unlp.edu.ar

³Departamento de Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. abzamu@netverk.com.ar

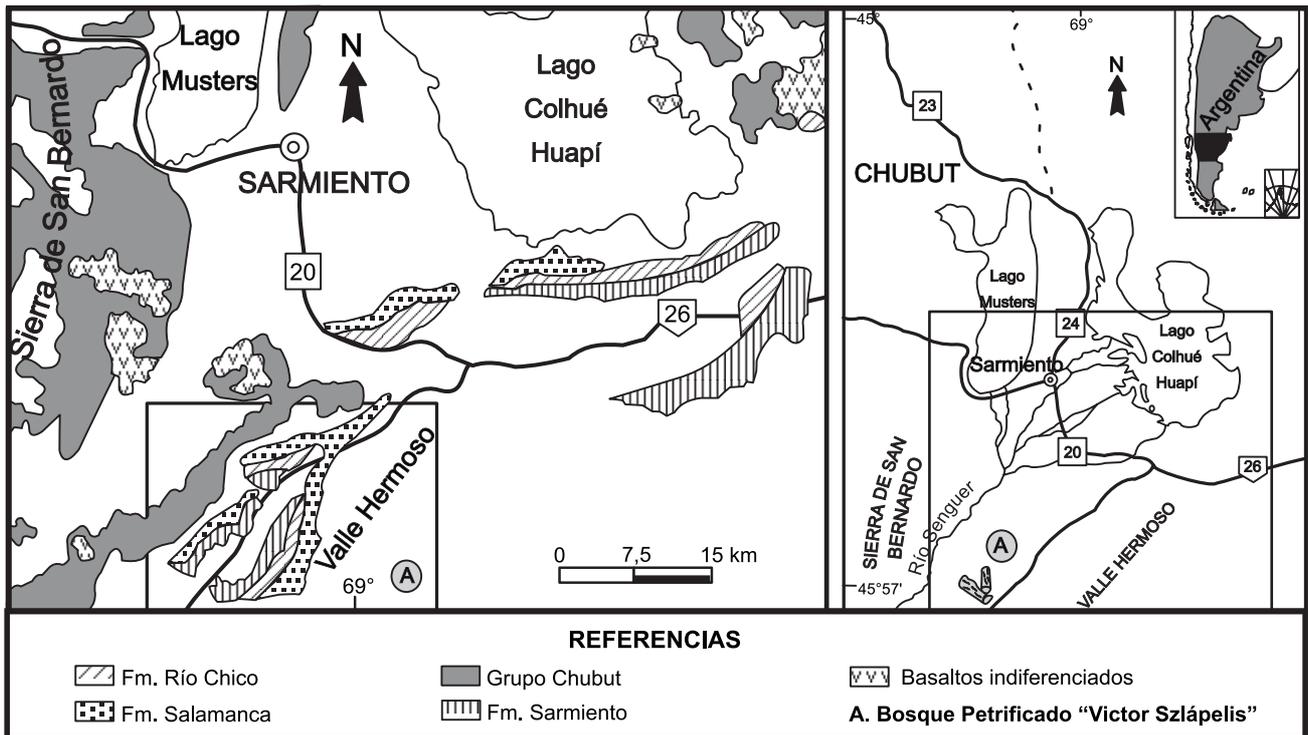


Figura 1. Mapa de ubicación. A, Bosque petrificado "Victor Szlapelis" / location map. A. Fossil forests "Victor Szlapelis".

1973, 1976; Archangelsky y Romero, 1973; Archangelsky y Zamaloa, 1982; Bellosi *et al.*, 2000) y por la abundancia de restos de leños permineralizados (Romero, 1968; Ragonese, 1980; Somoza *et al.*, 1995).

El bosque fósil de Víctor Szlapelis está integrado por numerosos ejemplares permineralizados de gimnospermas y angiospermas dicotiledóneas (Zamuner *et al.*, 2000), de importantes dimensiones, donde la gran mayoría supera los 100 cm de diámetro de tronco y los 9 m de longitud expuesta; mayormente están comprimidos y por lo general huecos en su zona central; presentan en ocasiones signos de actividad biológica, probablemente insectos y algunos conservan sus raigones (Brea *et al.*, 2000; Zamuner *et al.*, 2000; Matheos *et al.*, 2001).

Materiales y métodos

El material analizado proviene de la localidad fosilífera Bosque de Víctor Szlapelis, ubicado estratigráficamente en los niveles conglomerádicos polimícticos situados en el tope del perfil de la Formación Salamanca (véase fig. 2 en Matheos *et al.*, 2001). Los numerosos troncos petrificados tienen una orientación preferencial de 45° y 55° al sudoeste y son de origen parautóctono. La procedencia parautóctona de la asociación fósil se apoya sobre la base de la presencia de ejemplares de grandes dimensiones, donde sólo algunos tienen diámetros menores a los 50 cm,

numerosos raigones de hasta 1,5 m de diámetro y uniformidad taxonómica, siendo un único taxón gimnosperámico dominante, asignado a *Dadoxylon (Araucaria) pseudoparenchymatosum* Gothan (Zamuner *et al.*, 2000). Estas evidencias permiten sugerir una sola comunidad de origen.

La Formación Salamanca en la localidad estudiada, está integrada por arcilitas, arcilitas tobáceas, limolitas y areniscas finas hasta sabulíticas, con intercalaciones de bancos conglomerádicos en el tope del perfil (véase fig. 2 en Matheos *et al.*, 2001); en estos últimos, fueron hallados los abundantes restos fósiles de leños petrificados (figura 2). En la región, la presente unidad presenta base no expuesta sobre las sedimentitas del Grupo Chubut (Cretácico superior) y se le sobrepone la sedimentación continental de la Formación Río Chico (Paleoceno superior).

Para el estudio sistemático-anatómico de los troncos fósiles se realizaron cortes de secciones delgadas en sus tres planos característicos (transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial) (Zamuner *et al.*, 2000). Se pulieron rodajas transversales para ser utilizadas en el conteo y medición de los anillos de crecimiento.

Se realizó el análisis de los anillos de crecimiento siguiendo los criterios de Fritts (1976), Creber (1977), Creber y Chaloner (1984 a y b) y Schweingruber (1988).

A fin de obtener las medidas de los espesores de los anillos de crecimiento, expresados en milímetros,

se empleó un calibre digital electrónico ESSEX con una precisión de 0,01 mm. Para determinar los parámetros estadísticos, tales como la media del espesor de los anillos, el anillo más delgado, el anillo más ancho, la sensibilidad media (SM), la sensibilidad anual (SA) y los gráficos de los tipos de anillos *sensu* Creber y Chaloner (1984 b) se utilizaron programas estadísticos.

El material estudiado se encuentra depositado en la Colección Paleobotánica del Museo Egidio Feruglio, Trelew, Chubut, Argentina (MEF), bajo la sigla MPEF-Pb-Cz y los números: 1055, 1056, 1057, 1060, 1062, 1063, 1065, 1066, 1067 (a, b1, b2, c), 1069, 1070, 1071, 1072, 1074, 1076.

Consideraciones generales sobre los anillos de crecimiento

Las reconstrucciones paleoambientales pueden ser analizadas desde dos enfoques diferentes. El primero denominado método del análogo moderno o pariente actual más cercano (NLR), donde se identifica a los fósiles por comparación con especies modernas que tienen semejanzas morfológicas y estructurales (Jordan, 1997; Graham, 1999). En el segundo, las reconstrucciones paleoclimáticas se realizan a través de diversos métodos, entre ellos, el método fisiognómico-foliar, el análisis estomático, el estudio de la historia de vegetación reciente a través de macrorestos preservados en deyecciones depositadas en cuevas de roedores y mediante análisis de las variaciones del espesor de los anillos de crecimiento a lo largo de una serie (Graham, 1999).

La variabilidad en el espesor de los anillos de crecimiento es el producto combinado de la influencia del clima, las condiciones del sitio y el genotipo (Schweingruber, 1988). Sin embargo, gran parte de la variabilidad de los anillos de crecimiento se debe a oscilaciones climáticas y es por ello que, a partir de su análisis, se pueden reconstruir las características del clima pasado. Durante el proceso de fosilización, si el espesor de los anillos de crecimiento no resulta alterado, es posible utilizar los análisis de los anillos de crecimiento para inferir las variaciones paleoclimáticas y sus correspondientes causas (Schweingruber, 1988).

Para obtener los parámetros estadísticos de las series de anillos de crecimiento de las maderas fósiles se siguieron los criterios de Creber (1972, 1977); Creber y Chaloner (1984 a y b, 1985), siendo los más relevantes la media del espesor de los anillos, el anillo más delgado, el anillo más ancho, el número de anillos falsos y/o falsos múltiples, los anillos criogénicos, los espesores y la proporción entre el leño temprano y tardío, la sensibilidad media (SM) y la sensibilidad anual (SA).

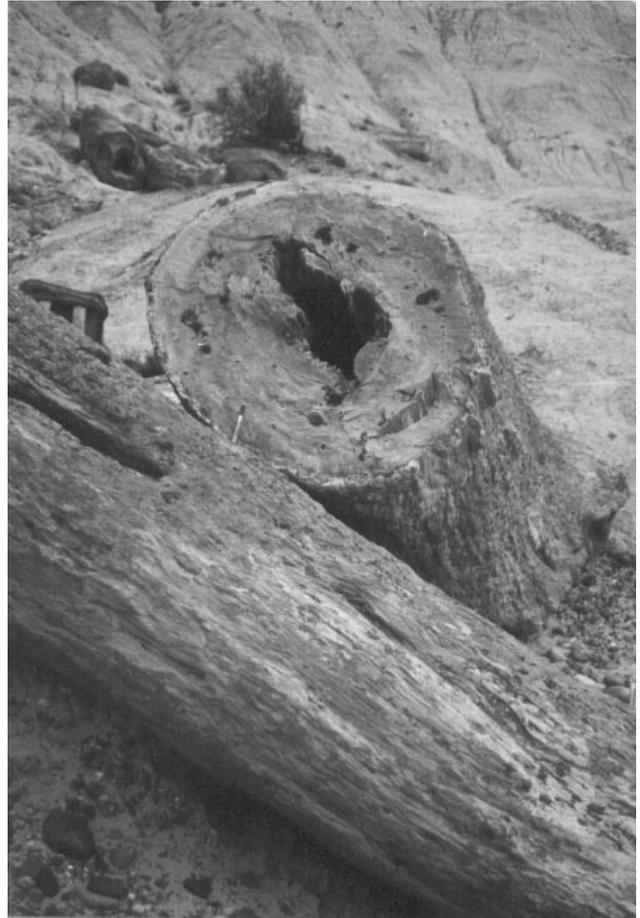


Figura 2. Aspecto de los troncos en el campo / *general view of trunks in the field.*

Los métodos de análisis de los anillos de crecimiento se aplican a las maderas fósiles sobre sus secciones transversales y los parámetros se obtienen a partir de las series de anillos de crecimiento. Este tipo de análisis es utilizado en el presente trabajo como indicador paleoecológico, debido a que los anillos de crecimiento poseen caracteres anatómicos con sensibilidad climática.

La presencia o ausencia de anillos de crecimiento anual indicarían climas estacionales o no estacionales respectivamente (Creber y Chaloner, 1984a; Francis *et al.*, 1994). A su vez, el espesor de los anillos anuales es utilizado como indicador de crecimiento (Fritts, 1976) y la variación del espesor de un anillo respecto al adyacente refleja la variabilidad climática. De esta manera, las diferencias anuales en el ancho de los anillos están dadas por la intensidad de las condiciones climáticas durante el tiempo en el que se forma el anillo, mientras que la amplitud de la estación de crecimiento no siempre tiene relación con el ancho del anillo.

El parámetro estadístico que mide las diferencias relativas en el espesor entre anillos adyacentes se denomina sensibilidad media (SM) (Fritts, 1976); los va-

Cuadro 1. Resultados del análisis de los anillos de crecimiento en los leños de gimnospermas de la Formación Salamanca en la localidad fosilífera de Víctor Szlápelis / *results of growth-ring analysis of gymnosperm woods from Salamanca Formation in Víctor Szlápelis fossiliferous locality*. A. ausentes / *absent*. FA. Falsos anillos / *false rings*. FAM. Falsos anillos múltiples / *multiple false rings*.

Ejemplar MPEF-Pb-Cz	Nº de anillos por serie	Media del ancho de anillos (mm)	Anillo más delgado (mm)	Anillo más ancho (mm)	SM	SA		Anillos falsos
						Valor mínimo	Valor máximo	
1055	7	2,36	0,52	5,16	0,655	0,205	0,819	A
1056	8	2,66	0,60	5,91	0,629	0,239	1,463	A
1057	18	2,70	0,23	5,98	1,424	0,179	1,795	A
1060	11	2,51	0,84	5,62	0,581	0,145	1,058	A
1062	6	3,25	1,31	5,45	0,539	0,062	0,981	A
1063	11	3,66	2,24	6,76	0,390	0,009	0,932	A
1065	13	1,96	0,26	6,25	0,756	0,109	1,671	FA
1066	13	2,71	0,49	6,69	0,900	0,100	1,671	A
1067 a	25	1,18	0,17	4,74	0,649	0,139	1,164	FAM
1067 b1	24	1,35	0,33	2,77	0,713	0,005	1,378	FAM
1067 b2	17	1,31	0,22	2,49	0,831	0,090	1,645	FAM
1067 c	21	1,79	0,35	4,88	0,543	0,006	1,320	FAM
1069	10	3,42	1,06	6,73	0,652	0,121	1,456	A
1070	15	3,01	0,96	7,93	0,685	0,024	1,568	A
1071	10	2,36	0,71	6,10	0,700	0,070	1,329	A
1072	13	2,55	0,74	6,12	0,568	0,029	1,446	FA
1074	8	6,03	2,33	11,30	0,483	0,001	0,872	A
1076	6	3,05	1,39	4,68	0,630	0,207	1,084	A
Sumatoria	236	2,66	0,17	11,30	0,685	0,097	1,311	

lores de este índice están condicionados por el nivel anual de variabilidad del ancho de los anillos.

Se definen como árboles "complacientes" a aquellos que presentan una SM menor a 0,3; estos valores indican que los organismos crecieron bajo condiciones climáticas constantes y regulares a lo largo de los años medidos resultando en anillos con pocas variaciones interanuales en el valor del ancho de sus anillos. Por otra parte, los árboles "sensibles" son aquéllos que tie-

nen valores de SM mayor a 0,3 indicando de esta forma que los organismos respondieron a fuertes variaciones interanuales del clima (Fritts, 1976).

La sensibilidad anual (SA) representa las diferencias del espesor de los anillos de crecimiento para cada individuo y permite identificar la variabilidad climática a lo largo de una secuencia de años (Creber, 1977; Parrish y Spicer, 1988). La SA es calculada para cada ejemplar y se representa en histogramas donde

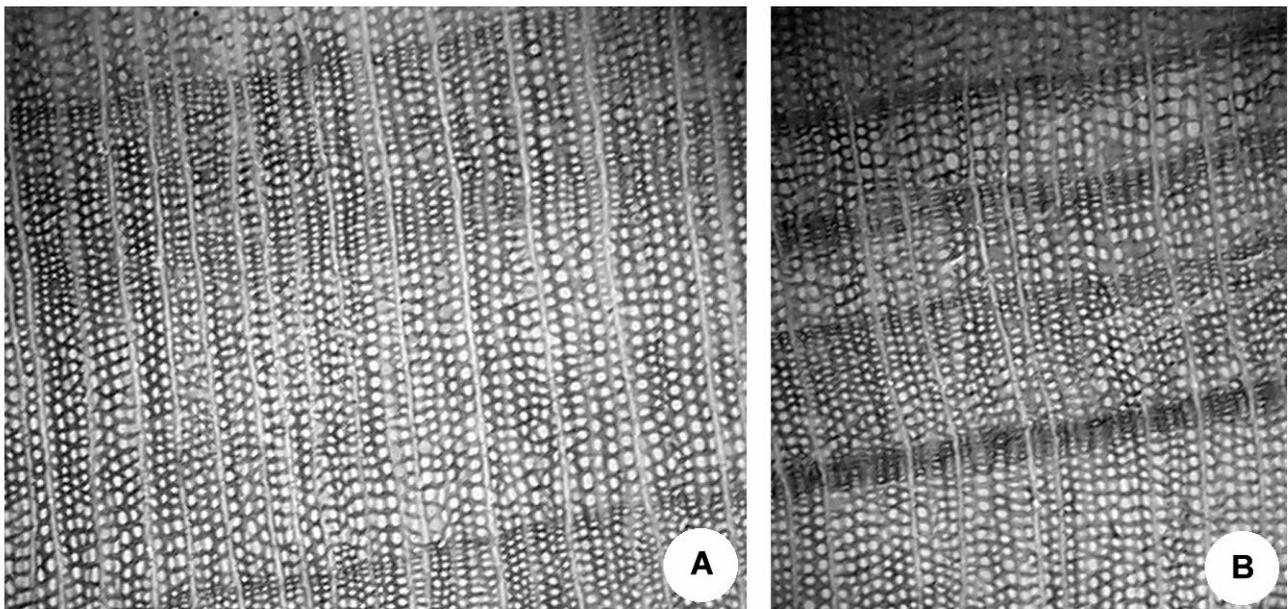


Figura 3. Anillos de crecimiento / *growth-rings*.

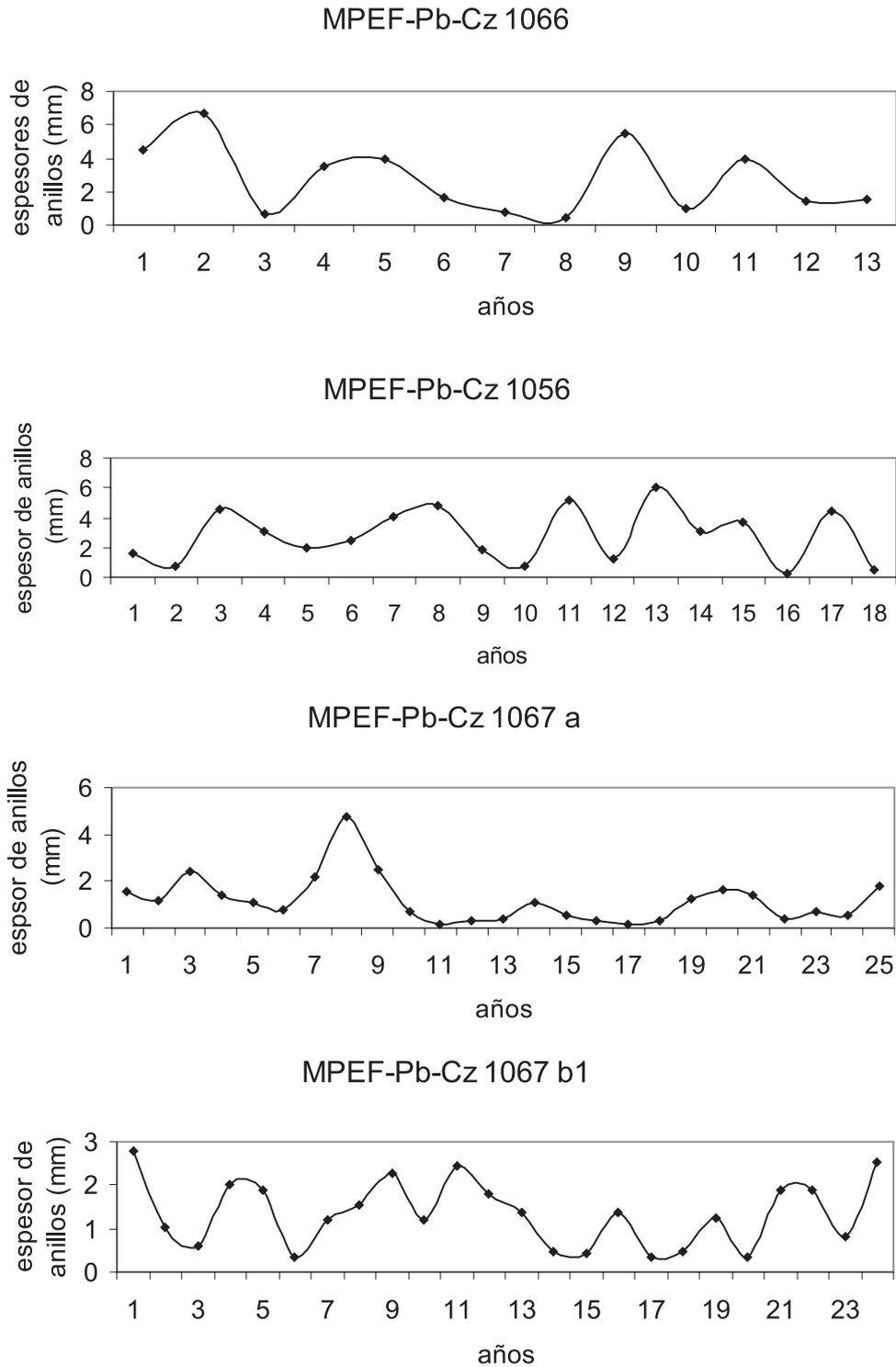


Figura 4. Serie de anillos de crecimiento del Bosque de Víctor Szlápelis mostrando la variación anual de los espesores de los anillos / *growth ring sequences of Víctor Szlápelis Forest showing annual variation.*

se grafica la variabilidad del espesor de los anillos de crecimiento. Creber (1977) sugiere que este parámetro puede aplicarse a estudios estratigráficos ya que dos localidades muy cercanas, portadoras de leños fósiles, no pueden ser determinadas como coetáneas, si los datos de sus anillos son diferentes.

Creber y Chaloner (1984 b) propusieron un esquema de clasificación de los anillos de crecimiento que tiene en cuenta las variaciones de los diámetros radiales de las traqueidas a través del anillo anual de crecimiento. Las curvas muestran las variaciones de las dimensiones celulares a través del leño temprano

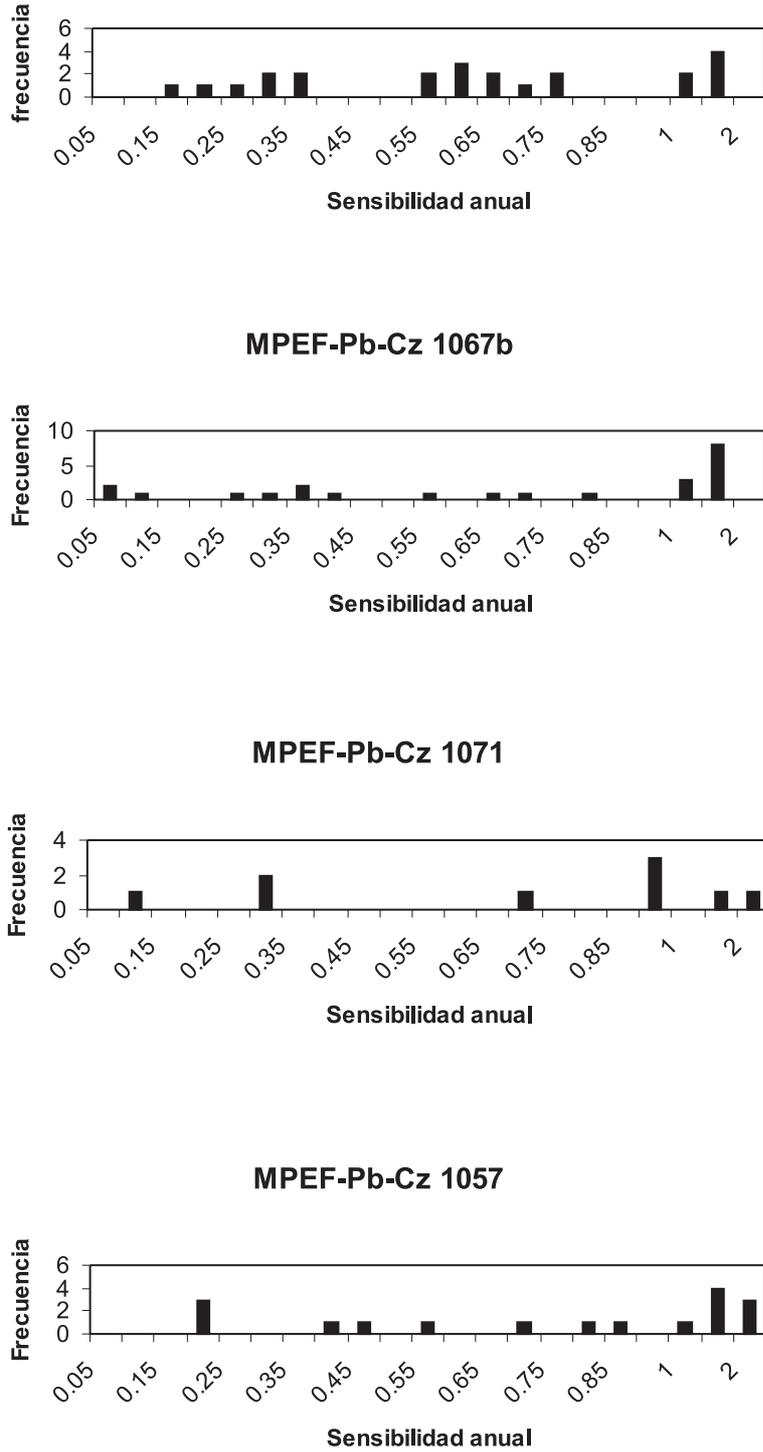


Figura 5. Histogramas de sensibilidad anual / annual sensitivity histograms.

y tardío; se establecen así las curvas de las sumas acumulativas de las desviaciones respecto de la media del diámetro radial. Así, se determinan seis tipos de anillos que responden a diferentes condiciones ambientales.

Los anillos ausentes representan una cesación del crecimiento o un lento crecimiento durante la esta-

ción favorable de crecimiento, conformando así, anillos incompletos e irregulares alrededor de la circunferencia del tronco. Estos tipos de anillos comúnmente se observan en árboles que viven bajo condiciones de crecimiento inestable, produciéndose en períodos con bajas temperaturas, congelamiento, sequías o por severos ataques de insectos, también su

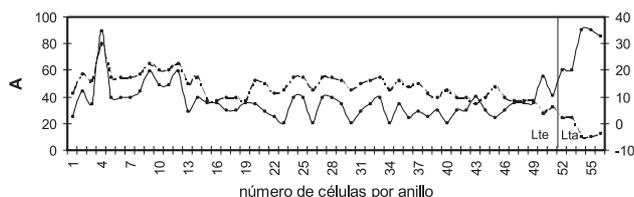


Figura 6. Curva de las variaciones de los diámetros radiales de las traqueidas a lo largo de un anillo anual de crecimiento. La línea vertical separa el leño temprano del leño tardío / *variation of radial cell diameters along selected growth rings. Vertical line separates earlywood from latewood. A, (línea punteada / dotted line) = diámetro de las traqueidas en μm / radial cell diameter in μm . B, (línea entera / solid line) = suma acumulativa de las desviaciones con respecto a la media del diámetro radial en μm / cumulative sum of deviations from mean radial diameter in μm . Lte = leño temprano / earlywood. Lta = leño tardío / latewood.*

mayor o menor presencia tiene vinculación genética (Fritts, 1976; Parrish y Spicer, 1988).

Los anillos criogénicos o de congelamiento son provocados por la acción de un frío suficientemente intenso, luego de la iniciación del ciclo anual de crecimiento (Villalba y Roig Juñent, 1986). Se caracterizan por la presencia de una zona interna de células muertas y una zona externa de células xilemáticas anormales, principalmente de parénquima axial, producidas después del brusco enfriamiento (Glerum y Farrar, 1966). Los anillos criogénicos o "frost rings" suministran un registro de fuertes descensos de la temperatura para un sitio y tiempo determinados (Villalba y Roig Juñent, 1986).

Resultados obtenidos

Los métodos de análisis de los anillos de crecimiento fueron empleados en este trabajo sobre las secciones transversales de los leños fósiles con el objeto de inferir el paleoclima durante el Terciario inferior del Chubut en la región SE de los lagos Musters y Colhué Huapi. Los parámetros se obtuvieron sobre la base de 18 series de anillos de crecimiento que corresponden a 15 ejemplares de leños fósiles. El total de anillos medidos es de 236 y las series varían entre 6 a 25 años (cuadro 1).

Los anillos anuales están bien delimitados anatómicamente con leños tardíos muy estrechos, conformados por 2-5 células comprimidas radialmente, y leños tempranos muy bien desarrollados. La clara demarcación de los anillos de crecimiento anual evidencia que el clima tenía estacionalidad bien definida (figura 3).

Los anillos de crecimiento anual tienen medias relativas al espesor de 2,66 mm, en un rango de 1,31 - 6,03 mm; en cuanto a valores extremos los anillos varían considerablemente (anillo más ancho: 11,30 mm y más delgado: 0,17 mm). Las series de anillos presentan altos valores de sensibilidad media (SM) (me-

dia: 0,685; rango: 0,390-1,424) (figura 4) e histogramas de sensibilidad anual (SA) cuyos gráficos indican grandes cambios en el espesor de anillos sucesivos (figura 5). En algunos ejemplares se observan anillos falsos y anillos falsos múltiples y no se observan anillos con registro de congelamiento o criogénicos (cuadro 1, figura 3). Los falsos anillos se reconocen como bandas delgadas de traqueidas con un tamaño menor al normal incompletas alrededor del eje del tronco.

Los anillos de crecimiento son de tipo C *sensu* Creber y Chaloner (1984 b) (figura 6). Este tipo de anillos sugiere que probablemente estos árboles estuvieron expuestos a diversos cambios graduales durante la estación favorable de crecimiento (cuadro 1).

Discusión

Interpretación de los anillos de crecimiento

Los árboles del Paleoceno inferior del SE del Chubut muestran anillos de crecimiento con leños tempranos muy bien desarrollados que indican buenas condiciones de crecimiento y podrían estar correlacionados a primaveras muy lluviosas. A su vez, los valores del espesor reflejan un rápido crecimiento y/o una estación de crecimiento larga. La presencia de anillos bien demarcados indica que estos leños estuvieron expuestos a un clima con estacionalidad bien definida.

La producción de leño tardío está controlada por diversos factores, ya sea los vinculados a la influencia climática, las condiciones del sitio y/o al control genético. La existencia de leños tardíos muy delgados o estrechos en estas maderas, conformados por 2-5 células comprimidas radialmente, probablemente refleje un rápido advenimiento de las condiciones desfavorables al crecimiento y/o el resultado de un déficit de agua durante el verano, aunque no se descarta que podría estar asociada a la carga génica de la especie (Creber y Chaloner, 1984b).

La presencia de anillos falsos y anillos falsos múltiples en los leños del Paleoceno inferior es interpretada como el producto del ataque de insectos y/o a las características genéticas de estas especies fósiles, descartándose la presencia de bajas temperaturas, congelamiento o extrema sequía a partir de las evidencias aportadas por el análisis sedimentológico (Matheos *et al.*, 2001) (figura 3).

La ausencia de anillos criogénicos o de congelamiento indicaría que el clima durante el Paleoceno inferior en esta región fue templado-cálido y es muy probable que la temperatura no haya sido inferior al punto de congelamiento. Otra evidencia que apoya esta hipótesis es el buen desarrollo del espesor de los anillos.

Los anillos de tipo C (Creber y Chaloner, 1984 b) registrados en esta localidad fosilífera, indican que hubo cambios graduales durante la estación de crecimiento (figura 6).

Las altas medias relativas al espesor de los anillos (2,66 mm) indican buenas condiciones de crecimiento. El rango de variabilidad del espesor resulta ser muy amplio (0,17 mm a 11,30 mm), reflejando de esta manera variaciones en las condiciones ambientales entre períodos consecutivos de crecimiento. Los histogramas de sensibilidad anual (SA) reflejan grandes cambios en el espesor de anillos sucesivos (figura 5, cuadro 1).

Los altos valores de sensibilidad media (0,685) registrados en este sitio indican que en esta región había marcadas variaciones en las condiciones de crecimiento de un año al otro, es decir, indicarían eventos climáticos extremos representados, entre otros, por sequías durante veranos severos o rigurosos (Creber, 1977).

Las características de los anillos de crecimiento del bosque fósil de Víctor Szlápelis indicarían que estos árboles habrían crecido en los bordes de los bosques y cerca de los límites climatológicamente determinados para su distribución, en donde ciertos factores actúan como limitantes (altas temperaturas en altas latitudes o bajas precipitaciones en los bordes inferiores del bosque) produciendo grandes efectos sobre el crecimiento. En estos árboles se registran altos valores de sensibilidad media, presencia de anillos falsos y anillos incompletos (Francis, 1986).

Bosques multiestratificados, mixtos, cerrados, de tipo húmedo semi-siempreverde, tropicales, con una estacionalidad seca y períodos estacionales muy lluviosos, se desarrollaron en grandes extensiones durante el Paleoceno en el SO de América del Norte (Graham, 1999). El clima cálido durante este período tuvo consecuencias globales, no sólo la temperatura media registrada era más elevada que en la actualidad, sino que también se producían elevados valores de precipitación. También se debe destacar que no se registraron hielos en los polos y que las floras cálidas habitaron en altas latitudes; las consecuencias climáticas afectaron no sólo a las biotas cálidas y secas, sino también a las floras polares húmedas y frías (Graham, 1999; Scotese, 2001).

Para el Paleoceno en la región del Golfo San Jorge de la patagonia argentina (Formaciones Salamanca y Bororó), Romero (1986) postuló la existencia de una vegetación similar a la que actualmente se halla en el sur de Brasil (20° al norte), con la presencia de comunidades de manglares, bosques de pantano, bosques de altura esclerófilos y sabanas; mientras que el clima durante este período debe haber sido subtropical húmedo. Estos hallazgos coinciden con el registro de cocodrilos, lo que indicaría que en julio la isoterma era de 10° C (Volkheimer, 1971).

La interpretación sobre el análisis de los anillos de crecimiento del bosque Víctor Szlápelis corrobora las otras evidencias paleontológicas y sedimentológicas no sólo a nivel global o macroregional (Graham, 1999; Scotese, 2001), sino también a escala regional o local, puntualmente a la cuenca del Golfo San Jorge (Romero, 1986).

Comparación con bosques actuales

Los bosques fósiles paleocenos hallados en Patagonia tienen grandes afinidades estructurales y taxonómicas con los bosques que en la actualidad se encuentran en Australia, SE Indo-Asiático, SE de Brasil y Andes patagónicos del sur de Argentina y Chile (Petriella, 1972; Petriella y Archangelsky, 1975; Matheos *et al.*, 2001). Los tres primeros se desarrollan en climas templado-cálidos con altos valores de precipitación anual, una estación seca poco pronunciada, inviernos benignos y con ausencia de una verdadera estación fría (Whitmore, 1993). A diferencia de aquéllos, los bosques Andino-Patagónicos se desarrollan bajo condiciones climáticas templado-húmedas en los distritos septentrionales; a fríos y húmedos en los australes. Las precipitaciones aumentan de este a oeste y de sur a norte. Las temperaturas medias oscilan entre 5,4 °C (Ushuaia) al sur y 9,5 °C (El Bolsón) al norte, con lluvias que varían entre los 800 mm y los 1200 mm anuales llegando a una precipitación anual superior a los 4000 mm/año en los bosques valdivianos del sur de Chile (Cabrera y Willink, 1980).

Las cronologías realizadas en los bosques patagónicos de Argentina y Chile reflejan valores de espesores de anillos y sensibilidad media (0,09-0,23) relativamente bajas (Hughes *et al.*, 1982).

Los bosques de *Pilgerodendron wuiferum* (D. Don.) Florin (40°-43° S) se caracterizan por presentar anillos de crecimiento claramente demarcados, medias de espesores de anillos y sensibilidad media bajas, y donde los anillos falsos y los anillos con señales de congelamiento son frecuentes (Roig Juñent, 1991). Los bosques de *Fitzroya cupressoides* (Mol.) I. M. Johnst. (39° y 43° S) crecen bajo condiciones climáticas muy húmedas y sobre terrenos pantanosos. Dan valores medios de SM de 0,27 con un rango de 0,16-0,53 (Boninsegna y Holmes, 1985). *Araucana araucana* (Mol.) C. Koch. y *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin y Boutelje, dos especies que crecen en los Andes Centrales (32°-33° S), dan valores de SM entre 0,13-0,21 para la primera y 0,17-0,23 para la segunda (Boninsegna y Holmes, 1978). En los bosques de Tierra del Fuego (53°-55° S) las cronologías realizadas con *Nothofagus* ssp. dieron valores de SM entre 0,18-0,27 (Boninsegna *et al.*, 1990).

Cuadro 2. Cuadro comparativo con otras localidades fosilíferas / Comparative chart with other fossiliferous localities.

Autor	Jefferson 1982	Francis 1986	Francis 1986	Parrish y Spicer 1988	Spicer y Parrish 1990	Taylor <i>et al.</i> 1990	Brea 1993	Kumagai <i>et al.</i> 1995	Brea 1998	Este trabajo
Lugar	Antártida	Antártida	Antártida	Alaska	Alaska	Australia	Argentina	Canadá	Antártida	Argentina
Formación	Fossil Bluff	Varias formaciones	Sobral, Cross Valley y La Meseta	Grupo Nanushuk	Prince Creek	---	Río Turbio	Mt. Lawson	La Meseta	Salamanca
Edad	Cretácico inferior	Cretácico	Terciario inferior	Cretácico medio	Cretácico tardío	Paleoceno tardío	Eoceno	Paleoceno	Eo-Oligoceno	Paleoceno inferior
Tipo de leño	G	G y A	G y A	G	G	G y A	A	G	G	G
Nº de anillos	1324	484	104	?	356	1682	158	1612	145	236
Media del espesor de anillos (mm)	1,397	2,35	2,25	2,18	1,76	0,97	1,58	0,75	0,725	2,66
Rango del espesor de anillos (mm)	0,40 - 3,58	0,61 - 7,50	0,52 - 5,70	1,10 - 4,90	0,39 - 3,67	0,96 - 1,31	0,45 - 3,53	0,36 - 1,34	0,45 - 0,95	1,31 - 6,03
Anillo más delgado (mm)	---	0,10	0,40	0,40	0,14	0,01	0,34	0,06	0,07	0,17
Anillos más ancho (mm)	7,78 (9,55)	9,10	8,40	12,90	5,88	5,75	3,53	2,59	2,60	11,30
SM (media)	0,420 sensitivos	0,184 complacientes	0,206 complacientes	0,440 sensitivos	0,400 sensitivos	0,284 complacientes	0,252 complacientes	0,315 sensitivos	0,390 sensitivos	0,685 sensitivos
SM (rango)	0,029 - 0,739	0,123 - 0,357	0,139 - 0,371	0,280 - 0,760	0,100 - 0,770	0,278 - 0,300	0,222 - 0,282	0,14 - 0,37	0,301 - 0,626	0,390 - 1,424
Anillos falsos	Presentes	Ausentes	Ausentes	Raros, uno por anillo anual	Abundantes, múltiples por anillo anual	Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Abundantes, múltiples por anillo anual
Tipo de anillos	---	D y E	D y E	---	---	D	---	---	D, E y C	C
SA	Valor mínimo	0,000	0,000	---	---	0,000	---	---	0,097	0,000
	Valor máximo	1,600	0,099	0,099	---	0,300	---	---	1,314	1,706
Nº de células de leño tardío	3-5	Estrechos	Estrechos	1 - 5	(4 - 15) 1 - 30	Estrechos	Estrechos (de difícil delimitación)	---	3-7	2-5
R Lt/Lt	---	---	---	0,30	0,83	---	---	0,16	---	---

Las araucarias que hoy crecen en latitudes entre 37°-43° S sobre el lado argentino registran medias del espesor de anillos en un rango de 0,38-3,33 mm y valores de SM muy bajos (0,12-0,23) que indican crecimiento muy uniforme de un año al otro. En el sector chileno se han registrado medias del espesor de anillos entre 0,40-1,75 mm (La Marche *et al.*, 1979).

Las cronologías realizadas en bosques australianos (25°-43° S) con *Phyllocladus* sp. muestran espesores de anillos que oscilan entre 0,31-1,22 mm y sensibilidades medias altas (0,12-0,47) (La Marche *et al.*, 1979). *Callitris* (17° S) muestra espesores de anillos relativamente anchos (3-5 mm) con una media de 2,5 mm. El clima donde se desarrolla actualmente este

género es cálido, tropical y con precipitaciones muy altas (1700-2700 mm/año), una estación seca bien distribuida, siendo la causal de la formación de espesores uniformes de los anillos a lo largo de los registros de crecimiento (Francis, 1986).

En Nueva Zelanda *Podocarpus hallii* Kirk., *Discaria toumatou* y *Phyllocladus glaucus* Hort, ex Carrière presentan valores de SM altos (0,52, 0,49 y 0,44 respectivamente) (Hughes, et al., 1982).

Los leños fósiles analizados muestran sus mayores similitudes con las cronologías realizadas en Australasia y Nueva Zelanda, donde los valores de sensibilidad anual son muy altos, siendo 0,13-0,29 y 0,10-0,52 respectivamente y en algunos casos presentan valores del espesor de los anillos relativamente altos (Hughes, et al., 1982). También muestran semejanzas con las cronologías obtenidas para *Fitzroya* de los bosques patagónicos que dieron valores de sensibilidad media entre 0,16-0,53, bosques que están expuestos a condiciones climáticas muy húmedas (Bolinsegna y Holmes, 1985).

Comparación con bosques fósiles

Los bosques paleocenos fueron comparados con los estudios paleoclimatológicos realizados sobre bosques cretácicos y terciarios en el resto del mundo y en especial con los registros patagónicos, antárticos y australianos (cuadro 2). Con todo, y teniendo en cuenta el análisis comparativo realizado, podemos inferir que las mayores semejanzas fueron encontradas con los bosques fósiles del Cretácico inferior de la Formación Fossil Bluff (Antártida) descritos por Jefferson (1982) y los bosques fósiles del Cretácico medio del Grupo Nanushuk y del Cretácico tardío de la Formación Prince Creek, Alaska (Parrish y Spicer, 1988; Spicer y Parrish, 1990).

Los leños de los bosques fósiles de coníferas del SE de la Isla Alexander (65°-75° S), Antártida dieron valores medios del espesor de los anillos de 1,32 mm entre un rango de 0,40-3,58; siendo el anillo más ancho de 9,55 mm. Los valores de sensibilidad media obtenidos para estos sitios varían entre 0,029-0,739, con un valor medio de SM de 0,42. Estos bosques dieron altos valores de SM para algunos de los árboles medidos, medias del espesor de anillos relativamente altas y valores muy altos de espesores de los anillos más anchos. El análisis de los anillos de crecimiento de estos bosques del Cretácico temprano indica un rápido crecimiento en la estación favorable, estacionalidad marcada y variaciones interanuales del clima en los años medidos. Estas características están correlacionadas con árboles que crecen bajo condiciones de clima templado-cálido con una estación de crecimiento larga (cuadro 2) (Jefferson, 1982).

Los bosques de coníferas del Cretácico medio del Grupo Nanushuk de Alaska (75°-85° N) dieron valores del espesor de los anillos entre 1,10-4,90 mm (media: 2,18 mm); siendo el anillo más delgado de 0,40 mm y el anillo más ancho de 12,90 mm. La SM obtenida para estas series fue de 0,44, con un rango entre 0,28-0,76. El análisis de los anillos muestra que los árboles crecieron rápidamente y de forma constante durante la estación de crecimiento dando como resultado anillos anuales anchos y pocos anillos falsos. Los leños tardíos estrechos demarcan la abrupta cesación del crecimiento y los valores del ancho de los anillos indican variaciones interanuales en las series estudiadas. Las características de los anillos del Cretácico medio de Alaska se correlacionan con una buena provisión de agua, causada probablemente por las fluctuaciones hídricas del suelo o a la temperatura media del verano. El crecimiento estacional en estas altas latitudes estuvo probablemente controlado por la luz (cuadro 2) (Parrish y Spicer, 1988).

En los bosques fósiles del Cretácico tardío de la Formación Prince Creek de Alaska (77°-85° N) los espesores de los anillos medidos dieron valores entre 0,39-3,67 mm y una media de 1,76 mm. La media de la SM dio un valor de 0,40 entre 0,10-0,77. Los delgados espesores de los anillos, la presencia de abundantes anillos falsos y falsos múltiples y las altas proporciones entre el leño temprano y tardío sugieren que los veranos eran fríos y que estuvieron expuestos a variaciones interanuales del clima durante las series medidas (cuadro 2) (Spicer y Parrish, 1990).

Conclusiones

Las características de los anillos del bosque de Víctor Szlápelis permiten inferir que durante el Paleoceno inferior, las condiciones climáticas eran variables a lo largo de los años medidos. Los valores obtenidos de los espesores de los anillos correspondían a buenas condiciones de crecimiento. Los anillos de crecimiento muy bien definidos están correlacionados con una estacionalidad climática demarcada.

La presencia de anillos con leños tempranos muy bien desarrollados indica buenas condiciones de crecimiento y/o crecimiento rápido durante la estación favorable, que podría correlacionarse con primaveras muy lluviosas.

Los leños tardíos muy estrechos reflejan un rápido advenimiento de las condiciones desfavorables al crecimiento y/o el resultado de un déficit de agua durante el verano; también podrían estar asociados a la carga génica de la especie.

No existen evidencias de temperaturas extremadamente bajas, mientras que los anillos de crecimiento tipo C *sensu* Creber y Chaloner registrados en esta

localidad fosilífera marcan la existencia de cambios graduales durante la estación de crecimiento. Los elevados valores de la SM indican variaciones climáticas estacionales probablemente por sequía durante veranos severos.

La presencia de anillos falsos y anillos falsos múltiples fue interpretada como el producto de ataque de insectos y/o a las características propias de las maderas fósiles estudiadas.

En conclusión, el paleoclima al sur de los lagos Musters y Colhué Huapi, durante el Paleoceno inferior ha sido templado-cálido, vinculado a un ambiente fluvial hasta deltaico (Matheos *et al.*, 2001), con períodos estivales secos y primaverales lluviosos, donde la precipitación no parece haber actuado como un factor limitante al crecimiento. La temperatura probablemente no haya sido inferior al punto de congelamiento debido a la ausencia de anillos con señales criogénicas.

Agradecimientos

Los autores agradecen a las autoridades de la Subsecretaría de Cultura del Chubut y a la Municipalidad de Sarmiento. Este trabajo se enmarca en las investigaciones del Proyecto PIP-CONICET 1050/98 y PICT N° 07-08671. Al Comité Editor de la revista y a los revisores, por las sugerencias que mejoraron este trabajo.

Bibliografía

- Andreis, R. 1977. Geología del área de Cañadón Hondo, Departamento Escalante, Provincia del Chubut, República Argentina. *Revista del Museo de La Plata, Obra del Centenario, Geología* 4: 77-102.
- Anzótegui, L. y Romero, E. 1994. Cutículas de *Cryptocarioides marisintimensis* Berry 1937 del Daniano de Patagonia y su significado evolutivo. 6° Congreso Latinoamericano de Botánica (Mar del Plata), *Resúmenes*: 291.
- Archangelsky, S. 1973. Palinología del Paleoceno de Chubut. I. Descripciones sistemáticas. *Ameghiniana* 10: 339-399.
- Archangelsky, S. 1976. Palinología del Paleoceno de Chubut. II. Diagramas polínicos. *Ameghiniana* 13: 43-55.
- Archangelsky, S. y Romero, E. 1973. Polen de Gimnospermas (Coníferas) del Cretácico Superior y Paleoceno de Patagonia. *Ameghiniana* 11: 217-236.
- Archangelsky, S. y Zamalao, M.C. 1982. Nuevas descripciones palinológicas de las Formaciones Salamanca y Bororó (Paleoceno de Chubut, República Argentina). *Ameghiniana* 23: 35-46.
- Bellosi, E., Palamarczuk, S., Barreda, V., Sanagua, J., y Jalfin, G. 2000. Litofacies y Palinología del contacto Grupo Chubut - Formación Salamanca en el oeste de la Cuenca del Golfo San Jorge. 11° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología (Tucumán), *Resúmenes*: 9.
- Bertels, A. 1964. Micropaleontología del Paleoceno de General Roca (Provincia de Río Negro). *Revista del Museo de La Plata, sección Paleontología*: 1-23.
- Bertels, A. 1973. Bioestratigrafía del Cerro Bororó, provincia del Chubut, República Argentina. 5° Congreso Geológico Argentino (Córdoba), *Actas* 3: 71-90.
- Berry, E. 1937. A Paleocene Flora of Patagonia. *The Johns Hopkins University, Studies in Geology (12) Contributions to Paleobotany of South America*: 33-50.
- Boninsegna, J.A. y Holmes, R.L. 1978. Estudios dendrocronológicos en los Andes centrales y Patagónico-fueguinos. *Anales del IANIGLA*: 75-91.
- Boninsegna, J.A. y Holmes, R.L. 1985. Primera cronología construida con *Fitzroya cupressoides*. *Acta Geocriogenica* 1: 26-36.
- Boninsegna, J. A., Keegan, J., Jacoby, G. C., D'Arrigo, R. y Holmes, R. L. 1990. Dendrochronological studies in Tierra del Fuego, Argentina. En: J. Rabassa (ed.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, Balkema Publishers, Rotterdam, 7: pp. 305-326.
- Brea, M. 1993. Inferencias paleoclimáticas a partir del estudio de los anillos de crecimiento de leños fósiles de la Formación Río Turbio, Santa Cruz, Argentina. I. *Nothofagoxylon paraprocerca* Ancibor 1990. *Ameghiniana* 30: 135-141.
- Brea, M. 1998. Análisis de los anillos de crecimiento en leños fósiles de coníferas de la Formación La Meseta, Isla Seymour (Marambio), Antártida. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 5. Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*: 163-175.
- Brea, M., Matheos, S., Zamuner, A.B. y Ganuza, D. 2000. Paleoclima y paleoambiente del bosque fósil de Szilápelis del Terciario inferior del Chubut (Argentina). *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 37: 46R-47R.
- Cabrera, A.L. y Willink, A. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Organización de Estados Americanos. 12 pp. Washington.
- Camacho, H.H. 1967. Las transgresiones del Cretácico superior y Terciario de la Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 22: 253-279.
- Chebli, G. y A. Serraiotto. 1974. Nuevas localidades del Paleoceno marino en la región central de la Provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 29: 311-318.
- Creber, G.T. 1972. Gymnospermous wood from the Kimmeridgian of east Sutherland and from the Sandringham Sands of Norfolk. *Palaeontology* 15: 655-661.
- Creber, G.T. 1977. Tree-rings: a natural data-storage system. *Biological Reviews* 52: 349-383.
- Creber, G.T. y Chaloner, W.G. 1984a. Climatic indications from growth rings in fossil woods. En: P. Brenchley (ed.), *Fossils and Climate*: 49-73. John Wiley and Sons Ltd. Londres.
- Creber, G.T. y Chaloner, W.G. 1984b. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *The Botanical Review* 50: 357-448.
- Creber, G.T. y Chaloner, W.G. 1985. Tree growth in the Mesozoic and early Tertiary and the reconstruction of paleoclimates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 52: 35-60.
- Feruglio, E. 1949. [Descripción geológica de la Patagonia. Informe Yacimientos Petrolíferos Fiscales. Tomo 2. Buenos Aires, 349 pp. Inédito.]
- Francis, J.E., Arnott, M.J., Woolfe, K.J. y Barrett, P.J. 1994. Permian climates of the southern margins of Pangea: evidence from fossil wood in Antarctica. *Pangea: Global Environments and Resources, Memoir of the Canadian Society of Petroleum Geologists* 17: 275-282.
- Francis, J.E. 1986. Growth rings in Cretaceous and Tertiary wood from Antarctica and their palaeoclimatic implications. *Palaeontology* 29: 665-684.
- Fritts, H.C. 1976. *Tree-rings and Climate*. Academic Press. Nueva York, 567 pp.
- Graham, A. 1999. *Late Cretaceous and Cenozoic history of North American Vegetation*. Oxford University Press. New York, 350 pp.
- Glerum, C. y Farrar, J.L. 1966. Frost ring formation in the stems of some coniferous species. *Canadian Journal of Botany* 44: 879-886.
- Hughes, M.K., Kelly, P.M., Pilcher, J.R. y La Marche, V.C. 1982. *Climate from tree rings*. Cambridge University Press. Cambridge, 221 pp.

- Jefferson, T.H. 1982. Fossil forests from the Lower Cretaceous of Alexander Island, Antarctica. *Palaeontology* 25: 681-708.
- Jordan, G.J. 1997. Contrasts between the climatic ranges of fossil and extant taxa: Causes and consequences for paleoclimatic estimates. *Australian Journal of Botany* 45: 465-474.
- Kumagai, H, Sweda, T., Hayashi, K., Kojima, S., Basinger, J.F., Shibuya, M. y Fukaoa, Y. 1995. Growth-ring analysis of Early Tertiary conifer woods from the Canadian High Arctic and its paleoclimatic interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 116: 247-262.
- La Marche, V.C., Holmes, R.L., Dunwiddie, P.W. y Drew, L.G. 1979. *Tree-ring chronologies of the Southern Hemisphere*. (a) 1 Argentina, (b) 2 Chile, (c) 3 New Zealand, (d) 4. Australia. Chronology series 5, University of the Arizona, Tucson, 77 pp.
- Legarreta, L. y Uliana, M.A. 1994. Asociaciones de fósiles y hiatus en el Supracretácico-Neógeno de Patagonia: una perspectiva estratigráfico-secuencial. *Ameghiniana* 31: 257-281.
- Martínez, G. 1992. Paleoambiente de la Formación Salamanca en la Pampa María Santísima, Departamento Sarmiento, Provincia de Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47: 293-303.
- Matheos, S., Brea M., Ganuza, D. y Zamuner, A. 2001. Sedimentología y paleoecología del Terciario inferior en el sur de la provincia del Chubut, República Argentina. *Asociación Argentina de Sedimentología, Revista* 8: 93-104.
- Mendez, I. 1966. Foraminíferos, edad y correlación estratigráfica del Salamanquense de Punta Peligro (45°30'S; 67°11'W) provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 21: 127-157.
- Parrish, J.T. y Spicer, R.A. 1988. Middle Cretaceous wood from the Nanushuk Group, Central North Slope, Alaska. *Palaeontology* 31: 19-34.
- Petriella, B. 1972. Estudio de maderas petrificadas del Terciario inferior del área central de Chubut (Cerro Bororó). *Revista del Museo de La Plata (N.S.)* 6: 159-254.
- Petriella, B. y Archangelsky, S. 1975. Vegetación y ambiente en el Paleoceno de Chubut. *1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas* 3: 257-270.
- Ragonese, A.M. 1980. Leños fósiles de dicotiledóneas del Paleoceno de Patagonia, Argentina. I. *Myrceugenia chubutiense* n. sp. (Myrtaceae). *Ameghiniana* 17: 297-311.
- Roig Juñent, F.A. 1991. Dendrocronología y dendroclimatología del bosque de *Pilgerodendron wuiferum* en su área norte de dispersión. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 27: 217-234.
- Romero, E. 1968. *Palmoxylon patagonicum* n. sp. del Terciario Inferior de la Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 5: 417-432.
- Romero, E. 1986. *Paleogene phytogeography* and climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.
- Schweingruber, F.H. 1988. *Tree-ring, Basics and Applications of Dendrochronology*. D. Reidel Publishing Company. Boston, 273 pp.
- Scotese, C.R. 2001. *Paleomap Project*. World Wide Web: <http://www.scotese.com>.
- Somoza, R., Cladera, G. y Archangelsky, S. 1995. Una nueva taoflora paleocena de Chubut, Patagonia: su edad y ambiente de depositación. *6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew), Actas*: 265-269.
- Spicer, R.A. y Parrish, J.T. 1990. Latest Cretaceous woods of the central North Slope, Alaska. *Palaeontology* 33: 225-242.
- Taylor, G., Truswell, E.M., McQueen, K.G. y Brown, M.C. 1990. Early Tertiary palaeogeography, landform evolution, and palaeoclimates of the Southern Monaro, N.S.W., Australia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 78: 109-134.
- Villalba, R. y Roig F. Jr. 1986. Registros de congelamiento en especies leñosas argentinas. *Acta Geocriológica* 4: 141-147.
- Volkheimer, W. 1971. Aspectos paleoclimáticos del Terciario Argentino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Bernardino Rivadavia, Sección Paleontología* 1: 241-264.
- Whitmore, T.C. 1993. *An Introduction to Tropical Rain Forest*. Clarendon Press. Oxford, 221 pp.
- Zamuner, A., Brea, M., Ganuza, D. y Matheos S. 2000. Resultados anatómico-sistemáticos preliminares en la lignoflora del Bosque de Szlápelis (Terciario inferior), provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 37: 80R.

Recibido: 13 de junio de 2002.

Aceptado: 29 de julio de 2004.