



**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

TESIS DE DOCTORA EN BIOLOGÍA

Quistes de dinoflagelados del Eoceno del sudoeste de Santa Cruz  
Análisis bioestratigráfico y paleoambiental

María Sol González Estebenet

BAHIA BLANCA

ARGENTINA

2015



## **PREFACIO**

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia durante el período comprendido entre el 11 de octubre de 2011 y el 3 de julio de 2015, bajo la dirección de Dra. Gladys Raquel Guerstein y la co-dirección Dra. Noelia Carmona, Universidad Nacional de Río Negro, Sede Alto Valle - Subsede General Roca.



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR  
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el ...../...../..... ,  
mereciendo la calificación de .....(.....)



*A mis papás, hermanas y tía*



## **AGRADECIMIENTOS**

Al Estado Argentino, cuya educación pública y gratuita posibilitó toda mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, a la Universidad Nacional del Sur y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por el financiamiento de esta Tesis Doctoral.

Al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia por permitirme realizar el Doctorado en Biología. Al Departamento de Geología y al INGEOSUR por brindarme el lugar de trabajo.

A mi directora, G. Raquel Guerstein, por su generosidad, disposición y dedicación para guiarme en este camino de aprendizaje y por ser un apoyo tanto en lo académico como en lo personal.

A mi co-directora, Noelia Carmona, por la lectura y sugerencias del manuscrito y por el financiamiento para el estudio de muestras al microscopio electrónico de barrido.

A Martín Rodríguez Raising, quién me cedió las muestras de rocas sobre las que se realizó este trabajo y me transmitió sus conocimientos estratigráficos.

A Orlando Cárdenas, por la extracción físico-química de las muestras palinológicas.

A Marta I. Alperín, por brindar sus conocimientos en estadística.

A mis compañeros de oficina, Rodrigo Tomassini, Melisa Paolillo, Diana Franco Arias, Paula Martz, Verónica Guler y Marcela Borel quienes me acompañaron y alentaron constantemente.

A mis amigos por estar siempre.

A mi pareja, Andrés M. Anzola Escobar, por su buen humor, por estar siempre dispuesto a ayudarme y, especialmente, por su infinita paciencia durante la etapa de cierre de la Tesis.

A mi familia, por sus valores y su apoyo incondicional. Sin ellos no hubiera llegado hasta esta instancia.

A mi tía, Alejandra Laura Estebenet, ejemplo de vida, que continúa. ¡Ahora sí soy tu colega!.



## **RESUMEN**

La reconstrucción de la evolución paleoambiental y paleoceanográfica del Océano Atlántico Sudoccidental durante el Paleógeno se encuentra limitada por la falta de herramientas bioestratigráficas que permitan correlacionar las unidades sedimentarias. Durante el Eoceno medio a tardío la Cuenca Austral, ubicada al sur de la Patagonia (Argentina), fue inundada por una transgresión del Océano Atlántico responsable de la depositación del miembro superior de la Formación Río Turbio (FRT). En esta Tesis Doctoral, el análisis de las asociaciones de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la FRT proporcionó un marco bioestratigráfico y permitió reconstruir las condiciones paleogeográficas y paleoceanográficas para esta área. Se discutieron los eventos (primer y última aparición) de los quistes de dinoflagelados obtenidos teniendo en cuenta los registros reconocidos para el Océano Pacífico Sur. La edad sugerida para el miembro superior de la FRT basado en estas comparaciones e interpretaciones oscila entre 45.5 Ma (Luteciano medio) y 33.5 Ma (Priaboniano). Los diagramas de frecuencias integrados de todas las secciones estudiadas permitieron reconocer seis zonas de quistes de dinoflagelados. La Zona FRT 1 presenta una alternancia en el predominio entre *Deflandrea antarctica* y *Enneadocysta dictyostila*, indicando un ambiente nerítico interno a externo. La Zona FRT 2 muestra una alta abundancia de *E. dictyostila*, lo que sugiere depósitos distales en un ambiente de plataforma interna con aguas superficiales relativamente cálidas. La Zona FRT 3 está dominada por *Vozzhennikovia apertura*, sugiriendo la depositación en un ambiente marino-costero poco profundo caracterizado por altos niveles tróficos y aguas más frías. La Zona FRT 4 presenta un breve intervalo dominado por *Impagidinium* spp., el cual coincide con la superficie de máxima inundación. La Zona FRT 5 muestra el predominio de *V. apertura* y *Spinidinium macmurdoense*, sugiriendo la depositación en un ambiente costero-marino somero con alta concentración de nutrientes y aguas frías. La parte inferior de la Zona FRT 6 se caracteriza por la mayor abundancia de *Turbiosphaera filosa* con diferentes morfotipos, los que pueden reflejar cambios fisicoquímicos en la columna de agua. La parte más alta de la Zona FRT 6 muestra protoperidináceas, *T. filosa* y especies de *Impagidinium* y *Nematosphaeropsis* sugiriendo un ambiente oceánico influenciado por procesos de afloramiento de aguas profundas. Las Zonas FRT 1 a FRT 5 se caracterizan por el predominio de la asociación endémica-Antártica típica del Eoceno medio, mientras que la Zona FRT 6 muestra un reemplazo significativo de estos taxones por especies con distribución cosmopolita. Estos cambios parecen estar forzados por la profundización de los pasajes del Océano Austral y por las modificaciones en los patrones de circulación oceánica global.



## **ABSTRACT**

The reconstruction of the palaeoenvironmental and paleoceanographic evolution of the Southwestern Atlantic Ocean during the Paleogene is prevented by the lack of biostratigraphic tools to date and correlate the sedimentary units. During the middle and late Eocene, the Austral Basin, located in southern Patagonia (Argentina), was flooded by an Atlantic Ocean transgression, which was responsible for the deposition of the upper member of the Río Turbio Formation (RTF). In this Doctoral Thesis, the analysis of dinoflagellate cyst assemblages from the upper member of the RTF provided a biostratigraphic framework and allowed to reconstruct the paleogeographic and paleoceanographic conditions in this area. The archived dinoflagellate cyst events were discussed taking into account the records recognized for the South Pacific Ocean. The age suggested for the upper member of the RTF based on these comparisons and interpretations ranges between 45.5 Ma (mid-Lutetian) and 33.5 Ma (Priabonian). The integration of frequency diagrams from all the studied sections allowed to recognize six zones of dinoflagellate cysts. Zone FRT 1 presents an alternating dominance between *Deflandrea antarctica* and *Enneadocysta dictyostila* indicating inner to outer neritic environments. Zone FRT 2 shows a high abundance of *E. dictyostila* suggesting a distal setting in an inner-shelf environment with relatively warm surface waters. Zone FRT 3 is dominated by *Vozzhennikovia apertura* pointing out a shallow-marine coastal environment characterized by high trophic levels and cool waters. Zone FRT 4 exhibits a brief interval dominated by *Impagidinium* spp. that coincides with the maximum flooding surface. Zone FRT 5 shows the dominance of *V. apertura* and *Spinidinium macmurdoense* indicating high trophic levels and cool waters in a shallow-marine coastal environment. The lower part of the Zone FRT 6 shows the highest abundance of *Turbiosphaera filosa* with different morphotypes, which may reflect physicochemical changes in the water column. The uppermost part of the Zone FRT 6 is characterized by proteridaceans, *T. filosa* and species of *Impagidinium* and *Nematosphaeropsis* suggesting an oceanic environment influenced by upwelling processes. Zones FRT 1 to FRT 5 are defined by the dominance of middle Eocene endemic-Antarctic assemblage, while Zone FRT 6 shows a significant replacement of these taxa by cosmopolitan species. This turnover seems to be forced by the deepening of the Southern Atlantic Ocean gateways and the changes in the ocean circulation patterns.



# ÍNDICE

<b>CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	<b>1</b>
1.1. DINOFLAGELADOS	5
1.1.1. Generalidades	5
1.1.2. Morfología del estado móvil	7
1.1.3. Ciclo de vida y formación de quistes	9
1.1.4. Quistes de dinoflagelados fósiles como indicadores bioestratigráficos y paleoambientales	11
1.2. EL PALEÓGENO EN EL HEMISFERIO SUR	12
1.2.1. Evolución tectónica y climática	12
1.2.2. Asociaciones de quistes de dinoflagelados	15
1.3. MARCO GEOLÓGICO	18
1.3.1. Cuenca Austral	18
1.3.2. Formación Río Turbio	20
1.4. OBJETIVOS	24
1.4.1. Organización y descripción general de este trabajo de Tesis Doctoral	25
1.5. MATERIALES Y MÉTODO DE ESTUDIO	26
1.5.1. Localidades estudiadas	26
1.5.2. Procesamiento palinológico	27
1.5.3. Análisis microscópico	28
<b>CAPÍTULO 2: SISTEMÁTICA</b>	<b>31</b>
<b>CAPÍTULO 3: LOCALIDAD RUTA NACIONAL 40</b>	<b>59</b>
3.1. RESULTADOS	63
3.1.1. Zona RN I	64
3.1.2. Zona RN II	65
3.1.3. Zona RN III	66
3.1.4. Zona RN IV	66



3.2. DISCUSIÓN	67
3.2.1. Bioestratigrafía	67
3.2.1.1. Zona RN I	67
3.2.1.2. Zona RN II	68
3.2.1.3. Zona RN III	68
3.2.1.4. Zona RN IV	69
3.2.2. Paleoambiente	70
3.2.2.1. Zona RN I	71
3.2.2.2. Zona RN II	71
3.2.2.3. Zona RN III	72
3.2.2.4. Zona RN IV	73
<b>CAPÍTULO 4: LOCALIDAD Ea. CANCHA CARRERA</b>	<b>75</b>
4.1. RESULTADOS	78
4.1.1. Zona CC I	78
4.1.2. Zona CC II	79
4.1.3. Zona CC III	79
4.1.4. Zona CC IV	79
4.2. DISCUSIÓN	80
4.2.1. Bioestratigrafía	80
4.2.1.1. Zona CC I	80
4.2.1.2. Zona CC II	81
4.2.1.3. Zona CC III	81
4.2.1.4. Zona CC IV	82
4.2.2. Paleoambiente	84
4.2.2.1. Zona CC I	84
4.2.2.2. Zona CC II	85
4.2.2.3. Zona CC III	85
4.2.2.4. Zona CC IV	86
<b>CAPÍTULO 5: LOCALIDAD TESTIGOS YCF</b>	<b>91</b>
5.1. RESULTADOS	95



5.1.1.	Zona YCF I	96
5.1.2.	Zona YCF II	97
5.1.3.	Zona YCF III	98
5.2.	DISCUSIÓN	98
5.2.1.	Bioestratigrafía	98
5.2.1.1.	Zona YCF I	99
5.2.1.2.	Zona YCF II	99
5.2.1.3.	Zona YCF III	100
5.2.2.	Paleoambiente	101
5.2.2.1.	Zona YCF I	101
5.2.2.2.	Zonas YCF II y YCF III	102
 <b>CAPÍTULO 6: CORRELACIÓN ENTRE LAS LOCALIDADES RUTA NACIONAL 40, Ea. CANCHA CARRERA Y TESTIGOS YCF</b>		<b>105</b>
6.1.	ZONACIÓN DE QUISTES DE DINOFLAGELADOS PARA EOCENO MEDIO A TARDÍO EN LA CUENCA AUSTRAL	107
6.1.1.	Zona FRT 1	107
6.1.2.	Zona FRT 2	108
6.1.3.	Zona FRT 3	109
6.1.4.	Zona FRT 4	110
6.1.5.	Zona FRT 5	110
6.1.6.	Zona FRT 6	111
6.2.	PALEOAMBIENTE DEL MIEMBRO SUPERIOR DE LA FM. RÍO TURBIO	115
 <b>CAPÍTULO 7: DISTRIBUCIÓN DE QUISTES DE DINOFLAGELADOS EN EL ÁREA DEL PASAJE DE DRAKE: IMPLICANCIAS PALEOCEANOGRÁFICAS</b>		<b>121</b>
7.1.	ASOCIACIONES DE QUISTES DE DINOFLAGELADOS DEL EOCENO MEDIO EN EL ÁREA DEL DRAKE	125
7.1.1.	Resultados	129



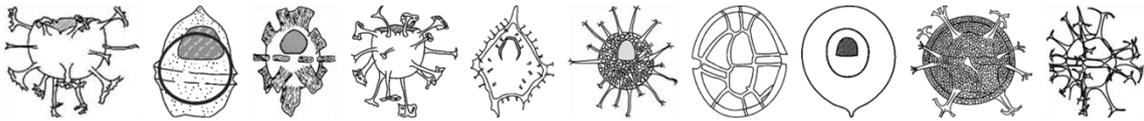
7.1.2. Discusión	132
7.2. ASOCIACIONES DE QUISTES DE DINOFLAGELADOS DEL EOCENO TARDÍO-OLIGOCENO EN EL ÁREA DEL DRAKE	136
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>141</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>149</b>



---

# Capítulo 1

## *Introducción general*





Durante el Paleógeno (~65-35 Ma), en el Hemisferio Sur se reconocen importantes cambios paleogeográficos tales como el desarrollo del Pasaje de Drake y el Conducto de Tasmania, los cuales generaron modificaciones importantes en la circulación oceánica permitiendo el establecimiento de la Corriente Circumpolar Antártica (Stickley et al., 2004a, Scher y Martin, 2006; Lagabriele et al., 2009; Houben et al., 2013; Eagles y Jokat, 2014), y la formación de aguas intermedias relativamente frías (Bijl et al., 2013a). En este período se registran importantes cambios climáticos, tales como la transición de un clima cálido hacia uno frío con cortos intervalos cálidos o hipertermales (Zachos et al., 2008; Bohaty y Zachos, 2003; Bohaty et al., 2009; Bijl et al., 2010).

Los dinoflagelados son organismos unicelulares, abundantes y diversos en ambientes marinos proximales y neríticos, con algunos grupos que se desarrollan en aguas dulces y salobres. En su fase plantónica son susceptibles a las fluctuaciones de temperatura, salinidad, disponibilidad de nutrientes del agua superficial y profundidad del agua (Dale, 1996). Muchos de ellos producen quistes de dinoflagelados de pared orgánica que se preservan en el registro fósil con una amplia distribución en sedimentos de ambientes marino marginales y de plataformas continentales. Los quistes de dinoflagelados representan una herramienta valiosa en la determinación de las condiciones físicas y químicas de las aguas superficiales en el pasado, y complementan la información brindada por otros grupos de microfósiles. En particular, han demostrado ser sumamente útiles en la reconstrucción de paleoambientes marinos del Paleógeno (Sluijs et al., 2005 y referencias allí citadas) y en la resolución de problemas estratigráficos (Stickey et al., 2004a,b; Bijl et al., 2013b).

Como respuesta a las variaciones en la temperatura del agua superficial y a los patrones de circulación oceánica que ocurrieron durante el Paleógeno, las asociaciones



de quistes de dinoflagelados experimentaron modificaciones sustanciales. En el Paleoceno y Eoceno temprano las asociaciones de dinoflagelados se encuentran dominadas por taxa cosmopolitas típicas del Paleógeno temprano, mientras que al final del Eoceno temprano (~50 Ma) las asociaciones muestran un cambio significativo con predominio de especies endémicas de altas latitudes del Hemisferio Sur (Sluijs et al., 2003, 2005; Stickey et al., 2004a,b; Bijl et al., 2011; 2013a,b), conformando una asociación originalmente denominada "Flora Transantártica" por Wrenn y Beckmann (1982). Esta asociación endémica-antártica continuó su desarrollo hasta la transición Eoceno–Oligoceno, cuando se produjo la extinción de la mayoría de sus miembros, los que fueron reemplazados por taxa cosmopolitas típicos del Paleógeno tardío y Neógeno (Sluijs et al., 2003; Stickey et al., 2004a; Bijl et al., 2011; Houben et al., 2013). La extinción de la asociación endémica podría haber sido una consecuencia de la profundización del Pasaje de Drake y el Conducto de Tasmania y de las subsecuentes modificaciones en los patrones de circulación oceánica (Sluijs et al., 2003; Stickey et al., 2004a; Guerstein et al., 2010a; Houben et al., 2011; 2013). Los cambios en las asociaciones de quistes de dinoflagelados del Paleógeno han sido calibrados en la plataforma de Tasmania con la Escala de Polaridad Geomagnética de Vandenberghe et al. (2012), usando magnetoestratigrafía y estratigrafía basada en isótopos estables (Bijl et al., 2013b). Según estos autores, el conjunto de datos de referencia basado en quistes de dinoflagelados puede ser aplicado a todo el Océano Austral brindando una importante herramienta para estudios bioestratigráficos.

La Patagonia extrandina se vio afectada por sucesivas transgresiones atlánticas durante el Cenozoico (Malumián y Nañez, 2011). En particular, en el Eoceno medio a tardío tuvo lugar un ciclo transgresivo-regresivo que inundó gran parte de la Cuenca Austral, durante el cual se depositó, en el sudoeste de la provincia de Santa Cruz, el



miembro superior de la Formación Río Turbio (Leanza, 1972). Debido a la proximidad de la cuenca Austral al Pasaje de Drake, los depósitos marinos de la Fm. Río Turbio constituyen una inestimable fuente de información para evaluar los cambios paleoambientales y paleoclimáticos ocurridos durante el Eoceno en el extremo sur de Sudamérica.

En esta Tesis Doctoral se analizan las asociaciones de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio en tres localidades de estudio próximas al área tipo de la formación. El objetivo de esta tesis es establecer un marco bioestratigráfico tomando como referencia los rangos de quistes de dinoflagelados, calibrados con magnetoestratigrafía en testigos de la plataforma de Tasmania (Bijl et al., 2013b), y reconstruir las condiciones paleoambientales en el sudoeste de la Cuenca Austral durante el Eoceno medio a tardío. También se comparan las asociaciones de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio con los quistes de dinoflagelados de otras localidades próximas al Pasaje de Drake con el fin de correlacionar dichos depósitos y determinar las condiciones paleogeográficas y paleoceanográficas en este intervalo de tiempo tan crítico para la evolución del Hemisferio Sur.

## **1.1. DINOFLAGELADOS**

### **1.1.1. Generalidades**

Los dinoflagelados son organismos unicelulares eucariotas, pertenecientes al grupo Alveolata (Figura 1.1), que viven en todos los ecosistemas acuáticos, aunque su mayoría se desarrolla en ambientes marinos. Se caracterizan por la presencia de dos flagelos en al menos una parte de su ciclo de vida (e.g., Fensome et al., 1993, 1996). Uno de ellos se denomina flagelo transversal porque rodea la célula transversalmente, generando un característico movimiento giratorio. El otro, se denomina flagelo



longitudinal y se localiza ventralmente funcionando como un timón responsable del movimiento vertical. El flagelo y su característico movimiento giratorio inspiró a Bütschli (1885) a proponer el nombre de dinoflagelado, del Griego *dinos*, “girando” y del Latín *flagellum*, “látigo pequeño”. El flagelo transversal se ubica dentro de una ranura denominada cíngulo, y el longitudinal en una denominada sulco (Figura 1.2). La mayoría de los dinoflagelados también son distinguidos por un tipo especial de núcleo eucariota (dinocarion) que involucra, entre otras características particulares, cromosomas fibrilares que permanecen condensados durante la mitosis.

Los dinoflagelados son, después de las diatomeas, los mayores componentes del plancton marino, por lo tanto importantes productores primarios, jugando un rol significativo en el ciclo de carbono (e.g., Armstrong y Brasier, 2005). Aunque aproximadamente el 50 % de los dinoflagelados son autotróficos), pueden encontrarse también dinoflagelados heterotróficos (que se alimentan de otros dinoflagelados, protozoos y diatomeas), simbióticos, parásitos o incluso algunos que pueden tener más de un hábito alimenticio.

Estos microorganismos son transportados largas distancias por las corrientes marinas ya que la velocidad de movimiento generado por los dos flagelos es muy baja. Sus poblaciones se distribuyen en función de la temperatura, salinidad, nutrientes y profundidad del agua, siendo importantes indicadores de las condiciones del agua superficial del mar. Bajo condiciones ambientales favorables pueden proliferar intensivamente y en algunos casos generan las ‘mareas rojas’, que suelen ser tóxicas causando muertes masivas de peces e intoxicación parálitica por mariscos en humanos (e.g., Cembella et al., 2002). Algunas especies de dinoflagelados tienen la capacidad de emitir luz a través de la bioluminiscencia.



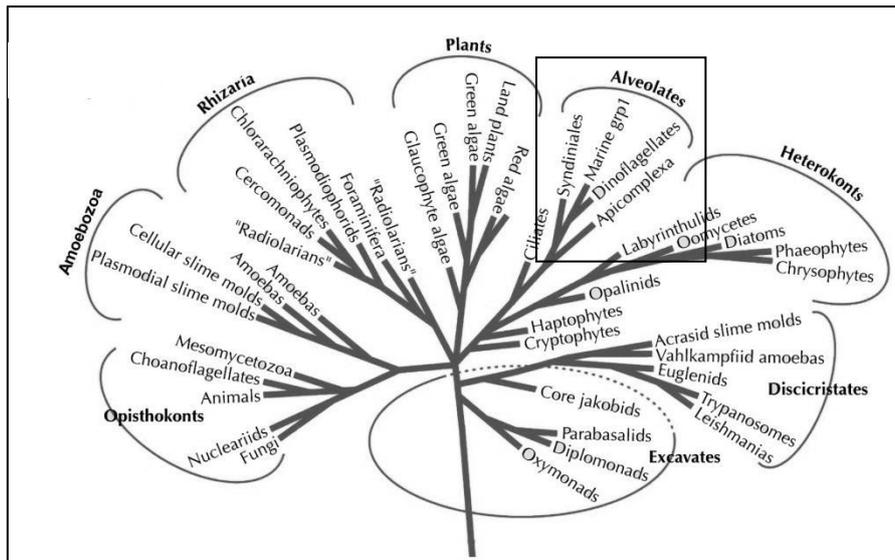


Figura 1.1. Árbol evolutivo de la diversidad eucariota. Tomado de <http://tolweb.org/tree/phylogeny.html>.

### 1.1.2. Morfología del estado móvil

Las células de los dinoflagelados pueden medir de 5 a 2000  $\mu\text{m}$ . En términos de orientación de la célula móvil, se tiene en cuenta la dirección de movimiento para definir una parte anterior y una posterior (Figura 1.2). Los extremos anteriores y posteriores se denominan ápex y antápex, respectivamente. Generalmente el ápex termina en un cuerno apical, mientras que el antápex puede tener dos cuernos antapicales asimétricos o ser liso. Los dos flagelos usualmente emergen de un poro simple ubicado en la porción ecuatorial de la célula. El lado por donde emergen los flagelos es el ventral, mientras que el lado opuesto es el dorsal. Los lados derecho e izquierdo se determinan como en los humanos.

Las paredes de la mayoría de los dinoflagelados están compuestas por placas de celulosa denominadas tecas que se ubican dentro de vesículas enfisemales. Las tecas se unen entre sí por suturas y cuando las células crecen se pueden observar "bandas de crecimiento" estriadas adyacentes a las suturas. El modo en que se disponen las placas tecas se denomina tabulación. La forma, el número y la posición de las placas de



celulosa permite la identificación de las especies y tienen una denominación y nomenclatura definida. Las especies encontradas en esta Tesis Doctoral tienen un tipo de tabulación que define a los órdenes Gonyaulacales (Figura 1.3) y Peridinales (Figura 1.4).

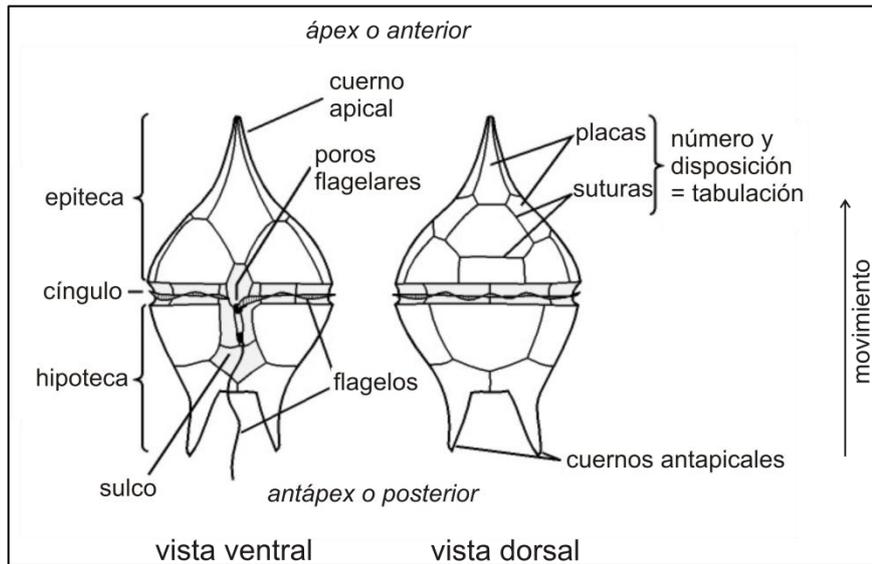


Figura 1.2. Morfología de un dinoflagelado. Modificado de Evitt (1985).

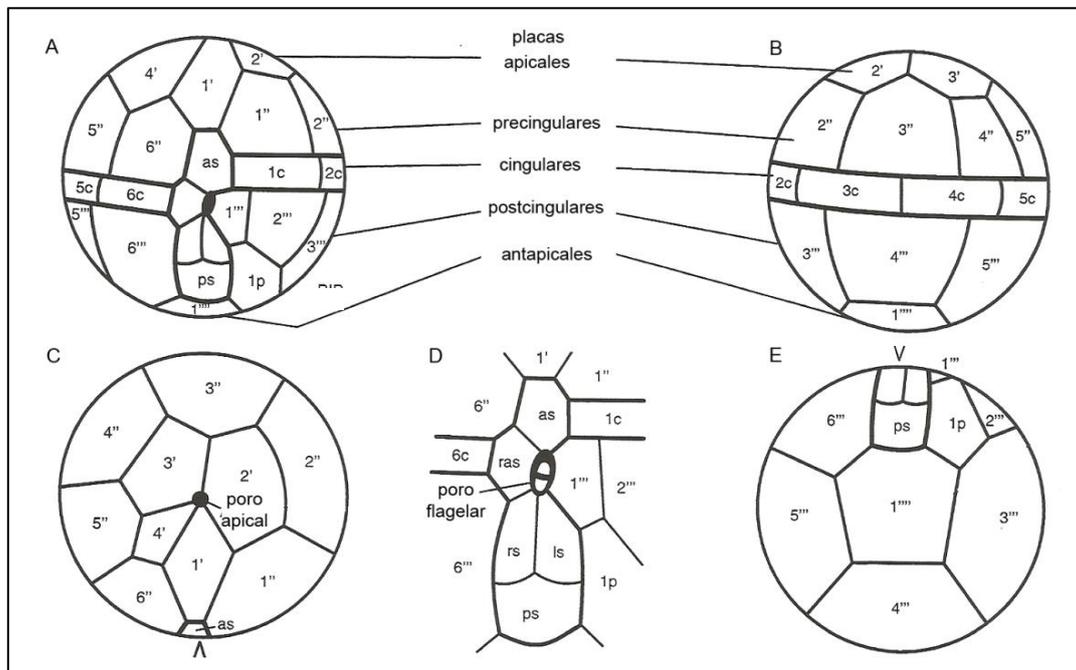


Figura 1.3. Tabulación del orden Gonyaulacales (proyectado como una esfera) mostrando la simbología de Kofoid. Vistas: A, ventral; B, dorsal; C, apical; E, antapical; D, detalle de la tabulación ventral-media. La "V" y la "V" invertida indican la posición de la inserción flagelar. Las líneas gruesas indican los bordes del cíngulo y del sulco. Tomado de Evitt (1985).





De acuerdo a su morfología los quistes pueden ser proximales, proximocorados o corados. Los quistes proximales son los que se desarrollan en estrecho contacto con la pared parental (Figura 1.6), mientras que los quistes proximocorados o corados pueden presentar un cuerpo central más o menos esférico con procesos o crestas (con distinto largo y abundancia), que contactan las tecas del estado móvil (Figura 1.6).

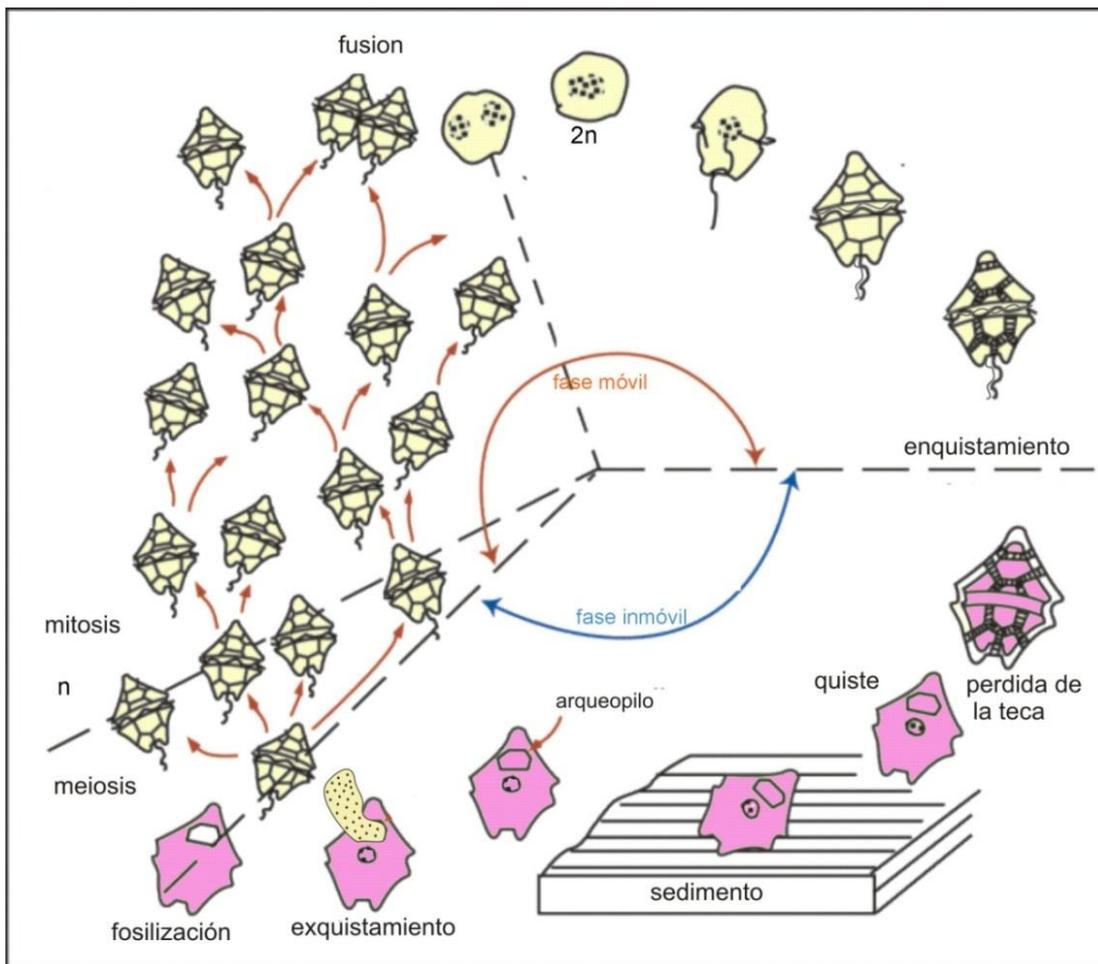


Figura 1.5. Ciclo de vida de los dinoflagelados mostrando la formación de un quiste de dinoflagelado capaz de fosilizarse. Modificado de von Stosch (1973).

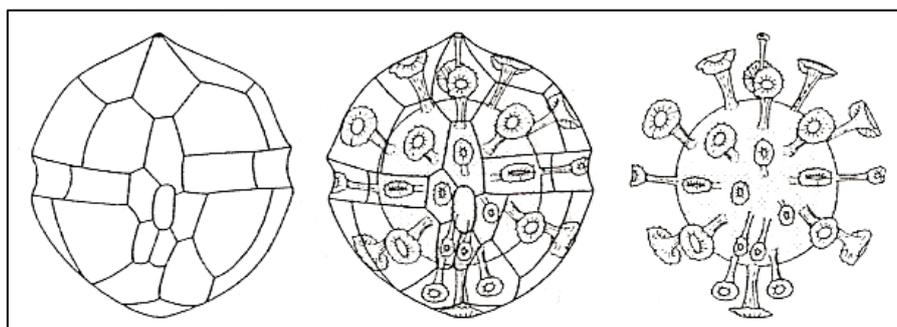


Figura 1.6. Diagramas mostrando la relación entre las tecas del dinoflagelado y el quiste. Tomado de Evitt, 1985.



#### **1.1.4. Quistes de dinoflagelados fósiles como indicadores bioestratigráficos y paleoambientales**

Los quistes de dinoflagelados, a diferencia de las paredes celulósicas de los estados móviles, tienen paredes resistentes que han permitido su preservación en el registro fósil. Las paredes de los quistes fósiles pueden ser calcáreas, silíceas o de material orgánico. Estos últimos son los más estudiados debido a que poseen una pared compuesta por un complejo polímero orgánico, similar a la esporopolenina del grano del polen (Books et al., 2013), conocida como dinosporina (Fensome et al., 1993). Los quistes de dinoflagelados suelen encontrarse en depósitos de ambientes de plataformas desde el Mesozoico (Triásico Medio) en adelante (Fensome et al. 1993 y referencias allí citadas).

Durante las últimas décadas ha aumentado el interés en estudiar a los quistes de dinoflagelados por ser importantes indicadores bioestratigráficos y paleoambientales. En las exploraciones de hidrocarburos la bioestratigrafía basada en quistes de dinoflagelados se ha establecido como una herramienta de alto potencial (Stover et al., 1996; Williams et al., 2004; Bijl et al., 2013b). Incluso en muchos sitios productores de gas y petróleo, como el Paleógeno de la Cuenca del Mar del Norte, tienen una resolución estratigráfica más alta que la brindada por microfósiles calcáreos (Gradstein et al., 1992). Además, los quistes de dinoflagelados también son importantes componentes de las rocas generadoras de petróleo (Ayres et al., 1982) debido a su capacidad de almacenar lípidos (Horner, 1997).

En los últimos 30 años, los quistes de pared orgánica se han empleado cada vez más como indicadores paleoambientales por ser microorganismos susceptibles a las fluctuaciones de temperatura y salinidad del agua superficial del mar, a las variaciones



de profundidad del agua y a los cambios en la disponibilidad de nutrientes (Mudie y Harland, 1996; Dale, 1996; Pross, 2001; Sluij et al., 2005; Esper y Zonneveld, 2002, 2007; Zonneveld et al., 2013). En las investigaciones llevadas a cabo en Cuaternario y Neógeno es común seguir un enfoque actuo-paleontológico debido al elevado número de taxones existentes en la actualidad (Dale, 1996, 2001; Rochon et al., 1999; Esper y Zonneveld, 2002, 2007; Gómez et al., 2005, 2006; Vilanova et al., 2008; Zonneveld et al., 2013). Sin embargo, a medida que se investigan depósitos más antiguos, el número de especies con representantes actuales es cada vez menor y es necesario establecer relaciones empíricas a través de estudios multidisciplinarios. No obstante, las reconstrucciones paleoambientales basadas en quistes de dinoflagelados precuaternarios se han vuelto cada vez más realistas y sofisticadas en los últimos años. Por ejemplo, los proyectos de perforación oceánica en el Océano Austral (ODP 189 y IODP 318) han proporcionado una gran cantidad de datos de quistes de dinoflagelados paleógenos sobre la base de estudios multidisciplinarios que permitieron hacer interpretaciones integradas (Brinkhuis et al, 2003a,b; Sluijs et al., 2003, 2005; Röhl et al, 2004; Williams et al., 2004; Huber et al., 2004; Stickley et al., 2008; Bijl et al., 2010, 2011, 2013a,b; Houben et al., 2013; Escutia et al., 2014). Estos y otros trabajos similares publicados recientemente han conducido a un progreso considerable en el conocimiento de la paleoecología de quistes de dinoflagelados del Paleógeno.

## **1.2. EL PALEÓGENO EN EL HEMISFERIO SUR**

### **1.2.1. Evolución tectónica y climática**

El Paleógeno (~65-35 Ma) fue un período de importantes cambios climáticos donde ocurrió la transición desde un clima cálido inicial, con polos no englazados, hacia uno frío final con el desarrollo de mantos de hielos en Antártida (Figura 1.7; Zachos et



al., 2008). Los estudios pioneros sobre la paleoceanografía del Océano Austral postulaban que la apertura del Pasaje de Drake y del Conducto de Tasmania habrían sido responsables del enfriamiento en el Océano Austral y subsecuentemente de la glaciación de Antártida a partir del Oligoceno (Kennett, 1977). Posteriormente, los análisis basados en modelos climáticos actuales y datos paleoclimáticos indirectos (*proxy data*) (e.g., Pagani et al., 2002, 2005, 2011; Beerling y Royer, 2011) sugirieron que el principal mecanismo desencadenante del enfriamiento y desarrollo de la capa de hielo en Antártida estuvo regulado por los niveles decrecientes en las concentraciones de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) y otros gases de efecto invernadero en la atmósfera. Sin embargo, Bijl et al. (2009, 2013a) plantearon que la disminución en la concentración de CO<sub>2</sub> durante el Eoceno medio conllevaría a un enfriamiento globalmente más uniforme, no sólo reflejado en las altas latitudes sino también en aguas tropicales. Estos autores propusieron que el enfriamiento de las altas latitudes habría resultado a partir de una causa regional como la apertura de los pasajes oceánicos, además de la disminución en la pCO<sub>2</sub> atmosférico. De esta manera, trabajos recientes como los realizados por Bijl et al. (2013a) y Sijp et al. (2014) concluyeron que la disminución de pCO<sub>2</sub> en la atmósfera parece ser un importante conductor de los cambios climáticos en el Océano Austral durante el Paleógeno-Neógeno, pero que la apertura de los pasajes oceánicos y la posterior migración de los continentes también tuvieron un profundo efecto en el cambio paleoclimático y paleoceanográfico regional.

Durante el Paleógeno, el descenso de temperatura no fue gradual sino que se caracterizó por intervalos cálidos de corta duración o hipertermales conocidos como el Máximo Termal del Paleoceno-Eoceno (PETM, *Paleocene–Eocene Thermal Maximum*), también denominado Máximo Termal del Eoceno 1 (ETM1, *Eocene Thermal Maximum 1*), y el Máximo Termal del Eoceno 2 (ETM2, *Eocene Thermal*



*Maximum 2*). Asimismo, se ha registrado un periodo cálido que duró 2 millones de años denominado Óptimo Climático del Eoceno Temprano (EECO, *Early Eocene Climatic Optimum*), y un episodio de calentamiento global transitorio de ~500.000 años de duración, conocido como Óptimo Climático del Eoceno Medio (MECO, *Middle Eocene Climatic Optimum*) (Zachos et al., 2001; 2008, 2010; Bohaty y Zachos, 2003; Bohaty et al., 2009; Bijl et al., 2009, 2010; ver Figura 1.7).

En el Paleógeno las modificaciones paleogeográficas y paleoceanográficas habrían potenciado el descenso de temperatura global provocada inicialmente por la disminución de los gases de efecto invernadero. Particularmente, la apertura y profundización de los pasajes oceánicos del Océano Austral (Pasaje de Drake y Conducto de Tasmania) condujeron a la instalación de la Corriente Circumpolar Antártica (CCA) (Scher y Martin, 2006; Stickley et al., 2004a; Lagabriele et al., 2009), y a la formación de aguas intermedias relativamente frías (Bijl et al., 2013a). En los últimos años, ha aumentado el interés por conocer el tiempo y la evolución de las aperturas progresivas de estos pasajes oceánicos. Bijl et al. (2013a) propusieron que una incipiente apertura del Conducto de Tasmania, con la formación de flujos de aguas poco profundas a través del mismo, habría comenzado durante el Ypresiano (Eoceno temprano, hace 49-50 Ma). En cuanto al momento de la apertura y profundización del Pasaje de Drake, Livermore et al. (2005, 2007), Scher y Martin (2006), Eagles et al. (2006), Lagabriele et al. (2009) y Eagles y Jokat (2014) propusieron una apertura temprana (Eoceno medio) para dicho pasaje, con el consiguiente desarrollo de flujos de aguas someras desde el Océano Pacífico hacia el Océano Atlántico, los cuales evolucionaron como consecuencia de la subsidencia de las plataformas continentales. Estos pasajes poco profundos podrían haber causado una situación similar a la descrita para la apertura inicial del Conducto de Tasmania, causando cambios significativos en



la circulación del Océano Austral con anterioridad a la instalación de la CCA. La instalación de dicha corriente ha sido interpretada como un evento asociado a cambios climáticos y de paleocirculación global ocurridos en o cerca del límite Eoceno-Oligoceno a partir de la profundización tanto del Pasaje de Drake como del Conducto de Tasmania (Huber et al., 2004).

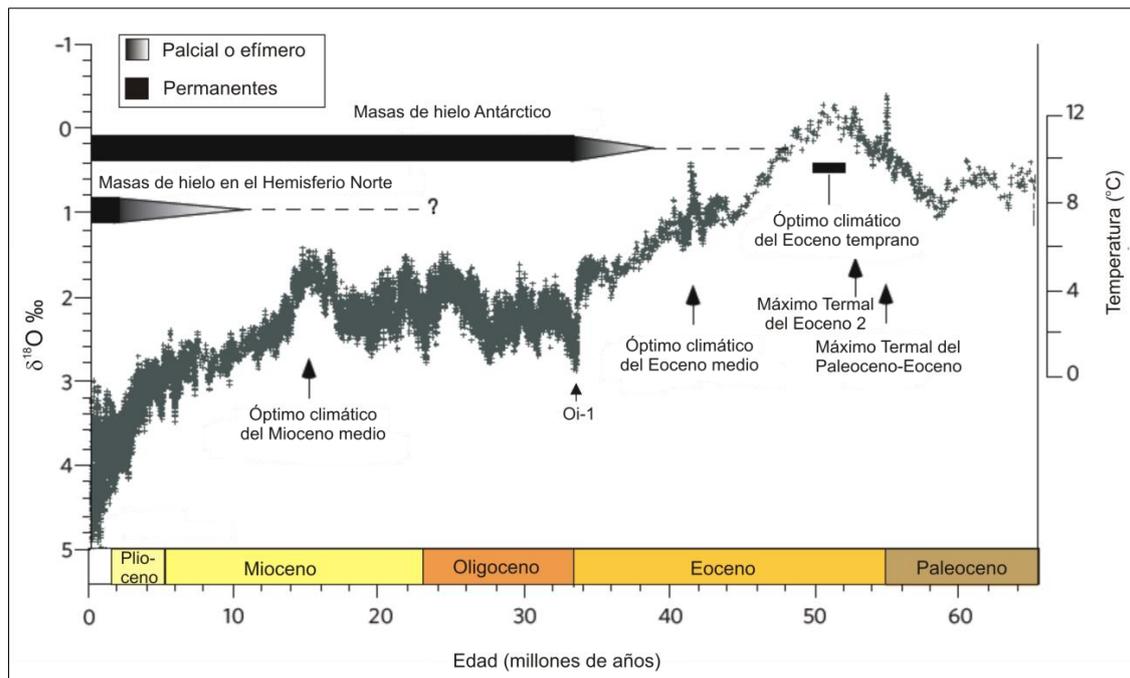


Figura 1.7. Evolución de los niveles de CO<sub>2</sub> en la atmósfera y el clima global durante los últimos 65 millones de años en base a isótopos de oxígeno de foraminíferos bentónicos. Tomado de Zachos et al. (2008).

### 1.2.2. Asociaciones de quistes de dinoflagelados

Durante el Paleógeno las asociaciones de quistes de dinoflagelados en el Océano Austral sufrieron modificaciones sustanciales como respuesta a los cambios climáticos y tectónicos que ocurrieron durante este período (Stickley et al., 2004; Guerstein et al., 2010a; Bijl et al., 2013b). Bijl et al. (2011, 2013a,b) postularon que las asociaciones de quistes de dinoflagelados durante el Paleoceno-Eoceno temprano estuvieron dominadas por taxa cosmopolitas. Recién a fines del Eoceno temprano (~50 Ma), las asociaciones de quistes de dinoflagelados experimentaron un cambio significativo y los taxones



endémicos resultaron dominantes en sitios circumpolares con latitudes superiores a 45°S (Bijl et al., 2011). Dicha asociación ha sido originalmente denominada "Flora Transantártica" por Wrenn y Beckmann (1982), y se encuentra dominada por taxones endémicos que se diferencian de las especies con distribuciones cosmopolitas y tropicales (Wrenn y Hart, 1988; Truswell, 1997; Levy y Hardwood, 2000; Bijl et al., 2011; Bijl et al. 2013b; Houben et al., 2013). La distribución de los quistes de dinoflagelados durante el Eoceno medio a tardío responde a un esquema de circulación con amplios giros oceánicos alrededor de Antártida, los que habrían funcionado como un sistema de "trampa refrigeradora" (Huber et al., 2004; Wannar, 2006; Bijl et al., 2011; Figura 1.8). La causa de este endemismo fue ampliamente discutida por Bijl et al. (2011), quienes consideraron que la instalación de la asociación endémica-Antártica de quistes de dinoflagelados no estaba vinculada a los registros de temperatura del agua superficial del mar pero posiblemente sí estuviese asociada a los cambios a gran escala en la disponibilidad de nutrientes. Una vez que la asociación endémica estuvo completamente establecida, las variaciones en la composición de las asociaciones de dinoflagelados en el Pacífico Sur estuvo condicionada por los cambios de temperatura del agua oceánica superficial (Bijl et al., 2011). El endemismo continuó hasta la transición Eoceno–Oligoceno, cuando tuvo lugar el reemplazo de especies endémicas por taxa cosmopolitas, principalmente especies heterotróficas (Protopteridinae), con análogos modernos que viven en aguas oceánicas relacionadas con mantos de hielo (Sluijs et al., 2003; Stickey et al., 2004; Houben et al., 2013). Este cambio en las asociaciones de quistes de dinoflagelados parece haber sido una consecuencia de la profundización del Pasaje de Drake y del Conducto de Tasmania (Sluijs et al., 2003; Stickey et al., 2004a; Guerin et al., 2010a; Houben et al., 2011, 2013). Tales cambios tectónicos, habrían interrumpido el sistema de giros subpolares originados durante el Eoceno dando



lugar al subsecuente desarrollo de una CCA incipiente durante el Oligoceno temprano. De esta manera las características de las aguas oceánicas superficiales se modificaron causando la extinción de las especies endémicas y permitiendo la llegada y proliferación de los taxa cosmopolitas (Huber et al., 2004; Guerstein et al., 2008, 2010b).

Brinkhuis et al. (2003a), Sluijs et al. (2003), Stickley et al. (2004) y Bijl et al. (2013b) estudiaron las asociaciones de quistes de dinoflagelados a partir de los testigos perforados por el Programa de Perforación Oceánica (*Ocean Drilling Program*, ODP) al este de la plataforma de Tasmania (Sitio 1172), y el Programa de Perforación Oceánica Integrado (*Integrated Ocean Drilling Program*, IODP) en el margen continental de Wilkes Land, Antártida Oriental (Sitio U1356). Estos registros fueron calibrados con la Escala de Polaridad Geomagnética de Vandenberghe et al. (2012) usando magnetoestratigrafía y estratigrafía basada en isótopos estables. Los rangos bioestratigráficos de las especies de dinoflagelados diagnósticos se basan en eventos de dinoflagelados tales como la primera ocurrencia: PO; la primera ocurrencia común: POC (>25%); la última ocurrencia: UO y la última ocurrencia común: UOC (>25%) (Brinkhuis et al., 2003a; Sluijs et al., 2003; Stickley et al., 2004; Bijl et al., 2013b). Sobre la base de los registros del ODP 189, Sluijs et al. (2003) también propusieron tres asociaciones de quistes de dinoflagelados (*Dinocyst association*, DA) desde el Eoceno medio-tardío al Oligoceno temprano, donde establecieron que el reemplazo de la asociación endémica por una cosmopolita comenzó a partir de los ~35.5 Ma. Posteriormente, Bijl et al. (2013b) propusieron trece zonas de quistes de dinoflagelados de alta resolución para el Pacífico Sur (*South Pacific Dinocyst Zones*, SPDZ) desde el Paleoceno tardío al Eoceno tardío (58-36 Ma), y confirmaron que la asociación de quistes de dinoflagelados endémica-Antártica de altas latitudes fue dominante durante el Eoceno medio a tardío. Por lo tanto, la distribución estratigráfica de los quistes de



dinoflagelados del Paleógeno medio proporciona una herramienta de correlación que se puede aplicar a otros sitios circumpolares.

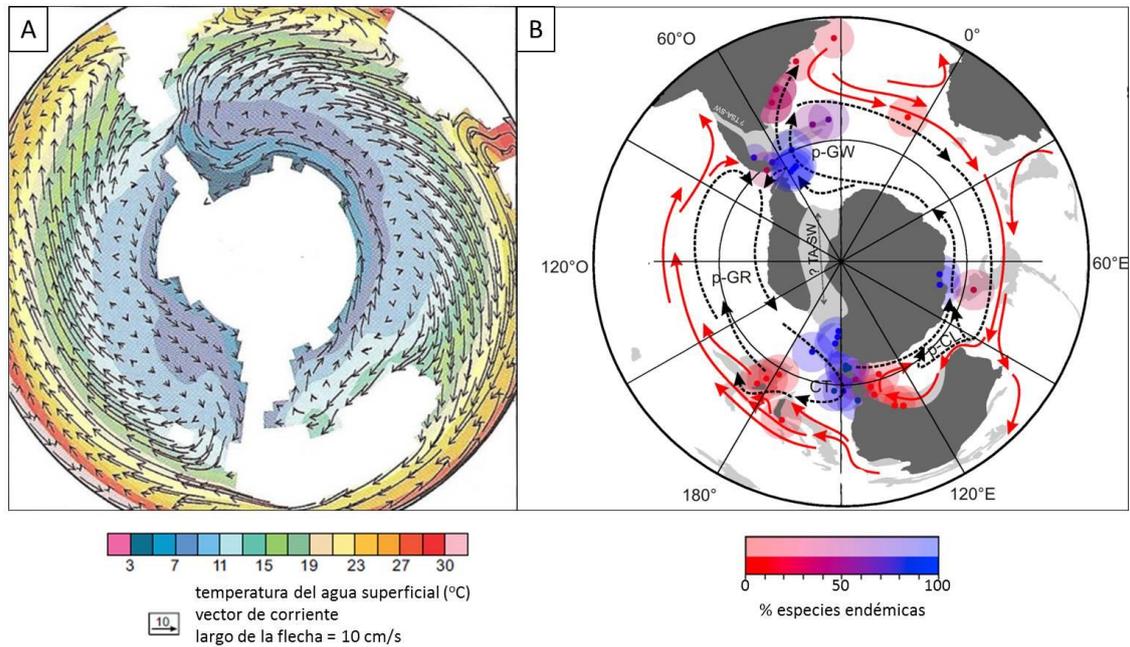


Figura 1.8.A. Modelo acoplado en base a la temperatura media anual del agua superficial del mar y a los resultados de velocidad para el Eoceno medio. Se evidencia la presencia de dos giros subpolares. Tomado de Huber et al. (2004) y Warnaar (2006). B. Mapa de distribución geográfica de los quistes de dinoflagelados y el patrón de circulación oceánica inferida a partir de dichos modelos de simulación durante el Eoceno medio-tardío. Tomado de Bijl et al., (2011). Abreviaciones: p-GW, proto-Giro de Weddell; p-GR, proto-Giro de Ross; CT, Corriente de Tasmania; p-CL, proto-Corriente de Leeuwin.

### 1.3. MARCO GEOLÓGICO

#### 1.3.1. Cuenca Austral

Durante el Cretácico Tardío - Neógeno en el margen austral de la placa sudamericana se desarrolló un cinturón plegado hacia el Oeste y una cuenca de antepaís hacia el Este, conocida como Cuenca Austral (Cuenca de Magallanes en Chile), donde se depositaron unidades marinas y continentales (Biddle et al., 1986). La Cuenca Austral comprende una superficie aproximada de 160.000 km<sup>2</sup> (Biddle et al., 1986) entre los 47°S y 54°S (Figura 1.9), que se extiende sobre el sur de la Patagonia, Tierra del Fuego, y la plataforma continental adyacente de Argentina (Nullo et al., 1999;



Malumián, 1999). Está delimitada al noreste por el Macizo del Deseado y el Alto de Río Chico, hacia el sur por la Placa de Escocia y al oeste y sudeste por la Cordillera Patagónica-Fueguina y la Cuenca de Malvinas, respectivamente (Biddle et al., 1986). La Cuenca Austral se ubica en un área cercana a un punto triple entre las placas Sudamericana, Antártica y de Escocia (Ghiglione y Ramos, 2005).

La evolución de las cuencas sedimentarias de la porción más austral de América del Sur se vio afectada por los procesos extensionales asociados a la ruptura inicial de Gondwana entre el Jurásico Medio y Cretácico Temprano (Biddle et al 1986; Uliana y Biddle 1988; Uliana et al., 1989). De acuerdo a Biddle et al. (1986), Robbiano et al. (1996), Kraemer et al. (2002), Ramos (2005) y Ghiglione et al. (2009), la evolución estructural de la Cuenca Austral puede describirse en tres etapas principales: 1) etapa de rifting en el Jurásico medio a tardío; este período distensivo se vincula a la ruptura de la porción más austral de Gondwana y al comienzo de la apertura del Océano Atlántico Sur y se relaciona con una importante actividad volcánica (Malumián y Ramos, 1984). 2) Etapa de hundimiento térmico en el Cretácico Temprano, desarrollada como consecuencia de una disminución en la actividad térmica. 3) Etapa de antepaís que comenzó a mediados del Cretácico y continúa en la actualidad. Durante esta etapa se reconocen varios ciclos evolutivos que conllevaron a la formación de un cinturón plegado hacia el Oeste y una cuenca de antepaís hacia el Este. La evolución tectónica posterior de la cuenca se vinculó a la deformación compresiva que se produjo durante el Eoceno medio-Oligoceno como consecuencia del movimiento relativo lateral-izquierdo de América del Sur y la Antártida desde los 50 Ma (Livermore et al., 2005, 2007), y la subducción de la placa Farallón hacia el Norte contra la placa de Sudamericana (Ramos, 2005; Ghiglione y Cristallini, 2007). A través de una serie de colisiones, durante el Cretácico Tardío, Eoceno Medio, y Mioceno tardío, varios pulsos de levantamiento



tectónico produjeron una deformación generalizada (faja plegada y corrida) y discordancias angulares conspicuas en el antepaís del sur de la Patagonia (Biddle et al., 1986; Olivero y Martinioni, 2001; Ramos, 2005).

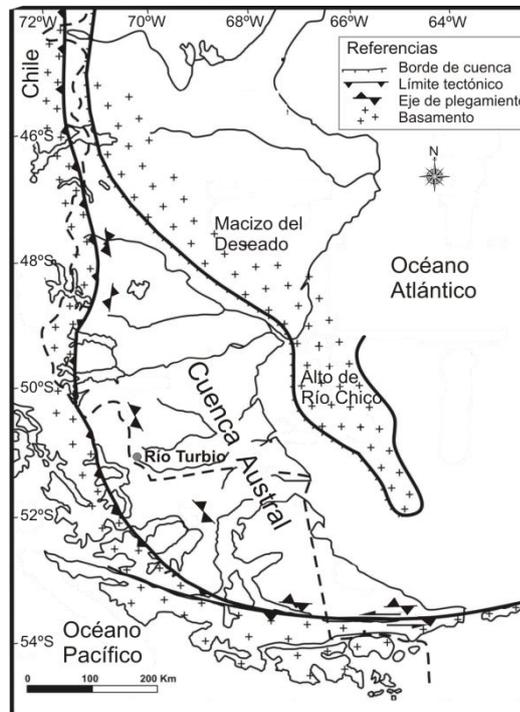


Figura 1.9. Mapa del sur de Patagonia, Argentina mostrando la extensión de la Cuenca Austral. Modificado de Nullo et al. (1999).

### 1.3.2. Formación Río Turbio

La Fm. Río Turbio se localiza en la Cuenca Austral, en el sudoeste de la provincia de Santa Cruz (Figura 1.9), y está representada por secuencias depositadas en ambientes marinos poco profundos, alcanzando un total de 600 metros de espesor en el área tipo (Furque y Caballé 1993). Esta formación contiene areniscas finas a gruesas, conglomerados finos, niveles limo-arcillosos y de coquinas, con intercalación de cinco mantos de carbón (Malumián et al., 2000). La Fm. Río Turbio se divide en dos miembros informales, el inferior y el superior (Figura 1.10). El miembro inferior, asociado al límite Eoceno temprano a medio (Malumián, 2002; Guerstein et al., 2010c),



se dispone en discordancia sobre sedimentitas marinas someras de la Fm. Cerro Dorotea depositadas durante el Paleoceno (Malumián et al., 2000; Malumián, 2002). El miembro superior de la Fm. Río Turbio se asigna al Eoceno medio tardío – Eoceno tardío temprano (Malumián, 1999, 2002; Furque y Caballé 1993; Casadío et al., 2009), y por encima de una discordancia erosiva se reconocen depósitos continentales de edad Eoceno tardío-Oligoceno temprano de la Fm. Río Guillermo (Leanza, 1972; Arguijo y Romero, 1981; Ramos, 2005).

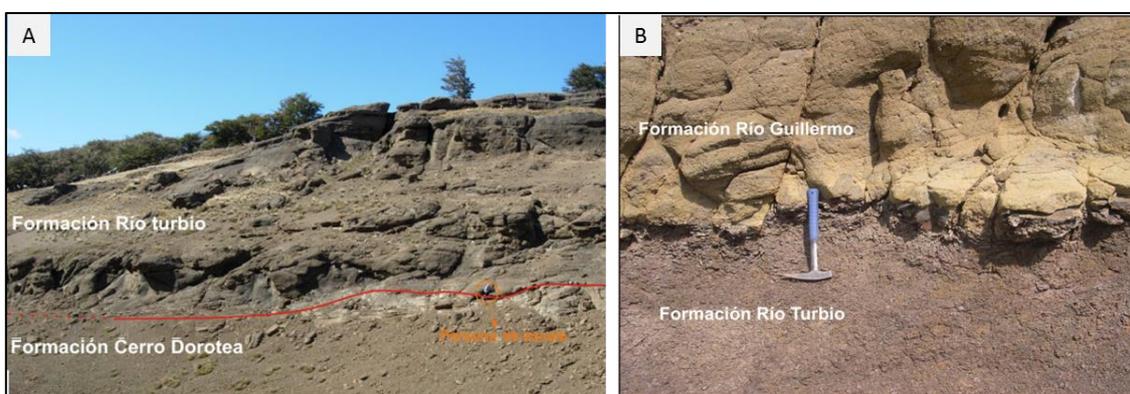


Figura 1.10. A. Vista panorámica del contacto erosivo (línea) entre las formaciones Cerro Dorotea y Río Turbio en inmediaciones del cerro Vega Mala. B. Contacto entre las formaciones Río Turbio y Río Guillermo, en Cancha Carrera. El techo de la Fm. Río Turbio está constituido por pelitas carbonosas con ocasionales troncos en posición de vida. Tomado de Rodríguez Raising (2010).

La sedimentación durante el Paleógeno de la Cuenca Austral se puede dividir en cuatro ciclos sedimentarios relacionados con importantes incursiones marinas del Océano Atlántico (Malumián, 1999, 2002; Malumián y Nández, 2011). El miembro superior de la Fm. Río Turbio está caracterizado por areniscas finas a gruesas y conglomerados con intercalaciones de niveles arcillosos y abundantes restos vegetales acumulados en ambientes costeros, dominados por olas o mareas (Furque y Caballé, 1993; Pujana et al., 2011; Rodríguez Raising, 2010), o en ambientes de planicies costeras o estuarios exteriores dominados por mareas (Pearson et al., 2012). Según Malumián (2002), representa la sedimentación en ambientes submareales correspondientes a un período transgresivo-regresivo iniciado en el Eoceno medio tardío



(Malumián, 2002), el cual está caracterizado por un nivel glauconítico muy extendido dentro de la Cuenca Austral (Calegari et al., 1993). Dicho nivel glauconítico permite correlacionar al miembro superior de la Fm. Río Turbio con la Fm. Man Aike en la provincia de Santa Cruz (Concheyro, 1991; Malumián, 1990; Casadío et al., 2009; Guerstein et al., 2014), con la Fm. Leticia (Olivero y Malumián, 1999, 2008; Guerstein et al., 2008), la sección inferior de la Fm. Cerro Colorado y el Glauconítico B en la provincia de Tierra del Fuego, y con la Fm. Leña Dura y Fm. Loreto en Chile (Fasola 1969; Archangelsky y Fasola, 1971). En la Figura 1.11 se muestra la posición estratigráfica de las unidades mencionadas.

En trabajos previos, Camacho (1974) y Griffin (1991) analizaron los invertebrados fósiles marinos, mientras que Malumián y Caramés (1997) describen una asociación diversa de ostrácodos y foraminíferos bentónicos del miembro superior de la Fm. Río Turbio. Frenguelli (1941), Hunicken (1955, 1966) y Fernández et al. (2012) estudiaron la paleoflora procedente de la sección tipo y Pujana et al. (2009) describieron troncos fósiles de estratos equivalentes. Archangelsky (1972), Romero (1973, 1977) y Fernández et al. (2012) estudiaron el polen y las esporas y Romero y Castro (1986) estudiaron los restos de hongos. González Estebenet et al. (2012) analizaron las asociaciones de diatomeas a partir de muestras de afloramiento del miembro superior de la Fm. Río Turbio.

Los primeros estudios sobre quistes de dinoflagelados de la Formación Río Turbio fueron realizados por Archangelsky (1968 y 1969) y Archangelsky y Fasola (1971) en testigos perforados por la empresa Argentina Yacimientos Carboníferos Fiscales (YCF). A partir de secciones que afloran en el área tipo de la Fm. Río Turbio, Rodríguez Raising (2010), Pearson et al. (2012) y Rodríguez Raising et al. (2014) propusieron un modelo paleoambiental basado en estratigrafía secuencial que establece



que los procesos responsables del transporte y sedimentación durante la depositación de la Fm. Río Turbio fueron generados por flujos de densidad con episodios de procesos de difusión mareal. Este modelo proporciona el marco estratigráfico para el presente estudio.

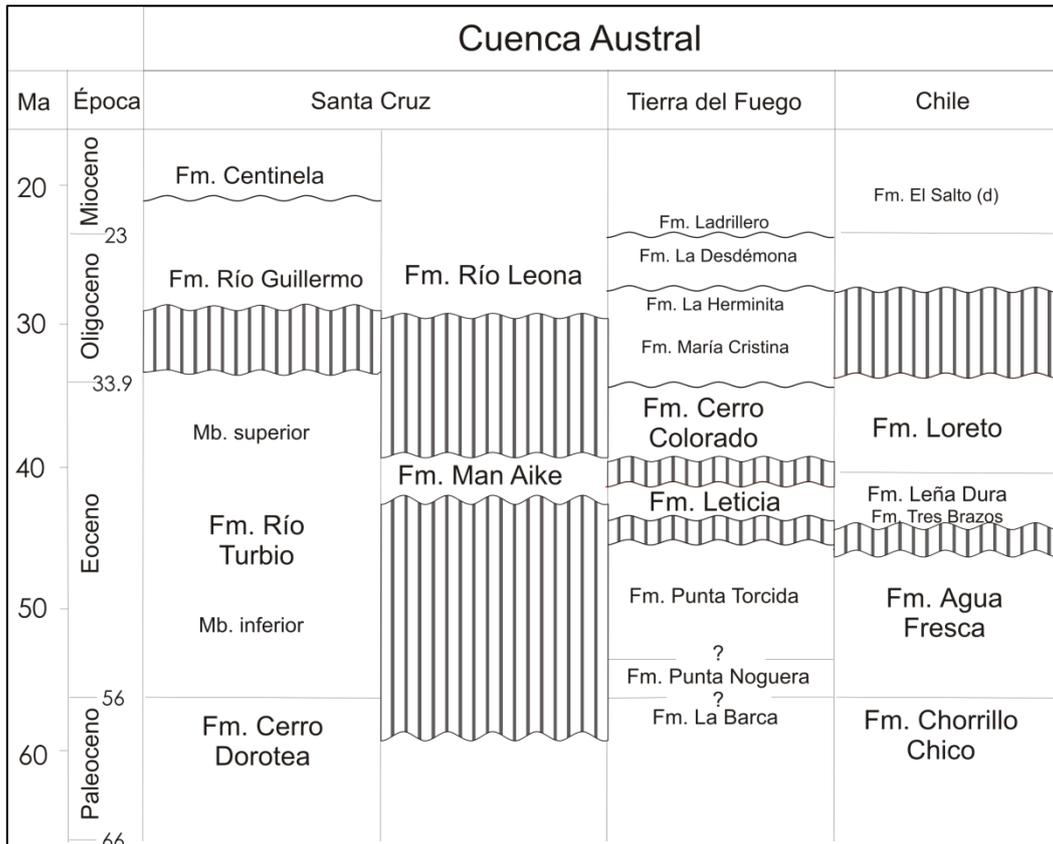


Figura 1.11. Cuadro de correlación de las formaciones marinas del Paleoceno-Mioceno. La correlación se basa en el contenido de foraminíferos (Malumián, 1999; Malumián y Nañez 2011) y de quistes de dinoflagelados (Guerstein et al., 2008; 2014).

Los depósitos de la Fm. Río Turbio tienen un alto valor económico porque contienen las principales reservas de carbón de la República Argentina y por los hidrocarburos que alojan en el subsuelo las unidades de edad paleocena y eocena (Malumián, 2002). Además de su valor económico, la proximidad de la Cuenca Austral al Pasaje de Drake hace que los depósitos marinos de esta formación constituyan una valiosa fuente de información para evaluar los cambios paleoambientales y paleoclimáticos ocurridos durante el Eoceno en el extremo sur de Sudamérica. A pesar



de la importancia económica y geográfica de la Cuenca Austral, las correlaciones y reconstrucciones paleogeográficas durante el Paleógeno se ven limitadas por la escasa información bioestratigráfica e isotópica que permitan datar y correlacionar estas unidades sedimentarias. El estudio de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio presentado en esta Tesis Doctoral confirma las edades propuestas por otras disciplinas y muestra el potencial de este grupo de microfósiles para dilucidar entre las distintas hipótesis paleoceanográficas planteadas para el Atlántico Suduoccidental.

#### **1.4. OBJETIVOS**

Este trabajo de tesis doctoral tiene como objetivos:

- Analizar las asociaciones de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio en tres localidades de estudio próximas al área tipo de la formación.
- Obtener patrones bioestratigráficos sobre la base de las asociaciones de quistes de dinoflagelados de secciones del Eoceno medio a superior del sudoeste de Santa Cruz, tomando como referencia los eventos, rangos y zonas de quistes de dinoflagelados determinados por Brinkhuis et al. (2003a), Sluij et al. (2003), Stickey et al. (2004b) y Bijl et al. (2013b) en testigos de la Plataforma de Tasmania.
- Caracterizar las asociaciones de quistes de dinoflagelados de altas latitudes en la Cuenca Austral, determinando las relaciones entre grupos con distintas preferencias ecológicas y entre especies con distribuciones endémicas y cosmopolitas, a fin de reconstruir las condiciones paleoambientales y su evolución durante el Eoceno medio a tardío.



- Comparar los resultados bioestratigráficos y paleoambientales con información aportada por la sedimentología e invertebrados marinos.

- Establecer correlaciones entre las secciones estudiadas en el sudoeste de Santa Cruz con las analizadas por otros autores en distintas localidades dentro de la Cuenca Austral y otros sitios del Oeste de Antártida.

- Analizar la distribución de quistes de dinoflagelados en relación con los modelos de paleocirculación oceánica para el Océano Austral propuestos para configuraciones previas a la instalación de la CCA (Huber et al., 2004; Stickley et al., 2004; Livermore et al., 2005, 2007; Lagabriele et al., 2009; Eagles 2010; Bijl et al., 2013a; Houben et al., 2013; Sijp et al., 2014; Eagles y Jokat, 2014).

#### **1.4.1. Organización y descripción general de este trabajo de Tesis Doctoral**

En el Capítulo 2 se presenta una síntesis del estudio taxonómico realizado. En los capítulos 3, 4 y 5 se describen las asociaciones de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm Río Turbio recuperadas en las localidades Ruta Nacional 40, Ea. Cancha Carrera y Testigos YCF, respectivamente. El objetivo de cada capítulo es proporcionar un marco bioestratigráfico tomando como referencia los rangos de quistes de dinoflagelados analizados en testigos de la plataforma de Tasmania (Bijl et al., 2013b), y reconstruir las condiciones paleoambientales en cada localidad estudiada. En el Capítulo 6 se correlacionan las tres localidades con el fin de integrar los depósitos del miembro superior de la Fm. Río Turbio, y se propone una zonación bioestratigráfica basada en las asociaciones de quistes de dinoflagelados. En el Capítulo 7 se comparan dichas asociaciones con los quistes de dinoflagelados de otras localidades próximas al Pasaje de Drake con el fin de correlacionar los depósitos y determinar las condiciones



paleogeográficas y paleoceanográficas en un intervalo temporal clave para entender la evolución paleoclimática del Hemisferio Sur. Por último, se presentan las conclusiones más relevantes obtenidas a partir de los estudios realizados en esta Tesis Doctoral.

## **1.5. MATERIALES Y MÉTODO DE ESTUDIO**

### **1.5.1. Localidades estudiadas**

Los materiales analizados provienen de tres localidades ubicadas al sudoeste de la provincia de Santa Cruz (Figura 1.12). La localidad Ruta Nacional 40 está compuesta por dos secciones estratigráficas que afloran en las cercanías de la localidad minera de Río Turbio (Capítulo 3); la localidad Ea. Cancha Carrera comprende cuatro secciones de afloramiento integradas en un perfil compuesto (Capítulo 4), y la localidad Testigos YCF, corresponde a tres testigos perforados por la empresa Yacimientos Carboníferos Fiscales (YCF) (Capítulo 5), originalmente estudiados por Archangelsky (1968 y 1969).

El marco estratigráfico para este trabajo se basa en el estudio de Rodríguez Raising (2010), quién analizó las secciones aflorantes de la Fm. Río Turbio y propuso un esquema estratigráfico secuencial reconociendo nueve secuencias depositacionales (SI-SIX). Las secuencias I y II pertenecen al miembro inferior de la Fm. Río Turbio, mientras que las secuencias III-IX corresponden al miembro superior de dicha formación, de donde provienen las muestras palinológicas aquí analizadas. En la Tabla 1.1 se lista el total de muestras recuperadas.



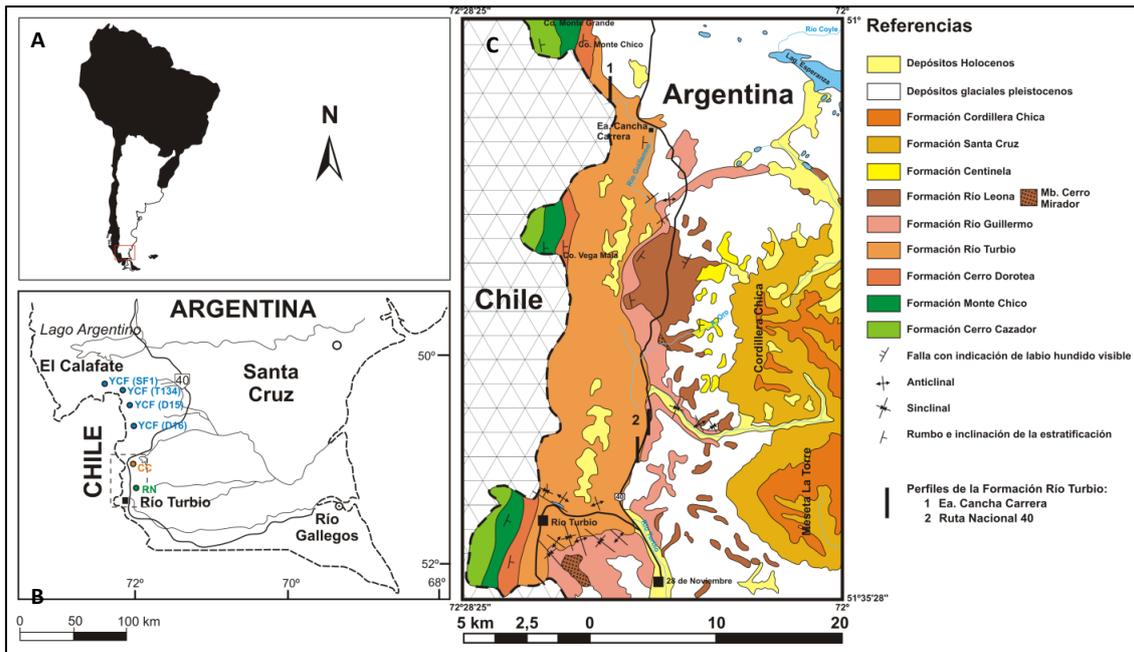


Figura 1.12. A. Ubicación de la provincia de Santa Cruz. B. Sur de la provincia de Santa Cruz mostrando la ubicación de las localidades de estudio. Abreviaciones y referencias geográficas de las localidades: YCF, testigos obtenidos por la empresa Yacimientos Carboníferos Fiscales ( $50^{\circ}45'14''S, 72^{\circ}01'39''O$ ;  $50^{\circ}56'21''S, 72^{\circ}02'08''O$ ;  $50^{\circ}35'59''S, 72^{\circ}13'40''O$ ); CC, Ea. Cancha Carrera (afloramiento,  $51^{\circ}14'34''S, 72^{\circ}15'26''O$ ); RN, Ruta Nacional 40 (afloramiento,  $51^{\circ}31'13''S, 72^{\circ}15'11''O$ ). C. En detalle se muestra el mapa geológico y la ubicación de los perfiles relevados para esta tesis doctoral en la zona de Río Turbio (modificado de Malumián et al., 2000 y Rodríguez Raising, 2010).

### 1.5.2. Procesamiento palinológico

Las muestras para el análisis palinológico procedentes de las localidades Ruta Nacional 40 y Ea. Cancha Carrera se procesaron usando ácidos clorhídrico y fluorhídrico para la eliminación de la fracción inorgánica. La fracción orgánica fue concentrada mediante filtrados con tamices de 10 y  $25\mu m$ . Los residuos fueron teñidos con Bismarck C y montados en gelatina glicerina. El procesamiento palinológico fue realizado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales, Bernardino Rivadavia, Buenos Aires (MACN), y los preparados están archivados en el Laboratorio de Palinología, Instituto Geológico del Sur, Bahía Blanca (LPUNS). Las muestras de los Testigos YCF fueron procesados por Archangelsky (1968 y 1969) con ácidos clorhídrico y fluorhídrico y una oxidación con reactivo Shultze durante un periodo de tiempo inferior

a dos horas. Algunos de los residuos fueron recientemente filtrados y montados en glicerina-gelatina y están archivados en el LPUNS.

### **1.5.3. Análisis microscópico**

En todas las muestras se contó un mínimo de 200 quistes de dinoflagelados por preparado (*slide*), los cuales se identificaron a nivel de especie. El estudio taxonómico fue realizado utilizando un microscopio óptico Nikon Eclipse 600 (n° 772751) en el INGEOSUR, Departamento de Geología de la Universidad Nacional del Sur. Los taxones fueron asignados de acuerdo a Fensome et al. (2008) y Sluijs et al. (2009), salvo que se indique lo contrario. Las fotos fueron tomadas con una cámara digital Micrometrics. Los ejemplares ilustrados se identifican con el número de muestra y las referencias England Finder (EF). También se estudiaron ejemplares al microscopio electrónico de barrido Jeol 35 CF SEM, Centro Científico Tecnológico, Bahía Blanca. En esta Tesis Doctoral se ilustran además fotomicrografías recientemente escaneadas de ejemplares estudiados originalmente por Archangelsky utilizando un microscopio Ortholux del Museo de La Plata, Buenos Aires. Dichas fotomicrografías fueron obtenidas con un equipo automático Orthomat, de la misma institución.

Los resultados de cada localidad se presentan en un diagrama de frecuencias disociadas donde se indica el número total de quistes de dinoflagelados contados. También se calculó el porcentaje de quistes de dinoflagelados endémicos sobre el total de quistes de dinoflagelados con el objeto de caracterizar la temperatura de la superficie del mar, y el porcentaje de quistes de dinoflagelados/total de palinomorfos a fin de estimar la proximidad a la línea de costa.

En reconstrucciones paleoecológicas basadas en quistes de dinoflagelados, la productividad del agua superficial se puede estimar usando la relación entre quistes



peridinioideos (quistes–P) y gonyaulacoideos (quistes–G). Esta estimación toma en consideración que los dinoflagelados generadores de quistes–P de especies extintas habrían tenido el mismo hábito heterotrófico que el actual *Protoperidinium*, mientras que los quistes–G corresponderían a dinoflagelados con un comportamiento autotrófico o mixotrófico (Powell et al., 1992; Dale, 1996; Sluijs et al., 2005; Esper y Zonneveld, 2007). Así, la alta abundancia relativa de quistes peridinioideos podría indicar una elevada concentración de nutrientes disueltos y aportar información sobre los niveles tróficos de las agua superficiales del pasado (Goodman y Ford, 1983; Wrenn y Hart, 1988; Mao y Mohr, 1995; Brinkhuis et al., 2003b; Sluijs et al., 2003; Bijl et al., 2010; entre otros). Teniendo en cuenta dichos conceptos, en este trabajo se utilizó el porcentaje de quistes peridinioideos (quistes–P) sobre el total de quistes de dinoflagelados para estimar la paleoproductividad.

Tabla 1.1. Listado de muestras analizadas mostrando su procedencia y sus resultados. Se indican las muestras estériles (E) y las fértiles, las que contienen quistes de dinoflagelados (D), esporomorfos (P) y polen y zygósporas (P-Z).

Localidad	Metros	Secuencia/Pozo	Nº muestra original	Nº muestra en la tesis	Resultados
Ruta Nacional 40	2	Secuencia 6, Sección I	RT 12/ 1-1	RT 12/ 1-1	D
Ruta Nacional 40	4	Secuencia 6, Sección I	RT 12/1-2	RT 12/1-2	D
Ruta Nacional 40	6	Secuencia 6, Sección I	RT 12/ 1-4	RT 12/ 1-4	D
Ruta Nacional 40	8	Secuencia 6, Sección I	RT 12/ 1-5	RT 12/ 1-5	D
Ruta Nacional 40	10	Secuencia 6, Sección I	RT 12/ 1-6	RT 12/ 1-6	D
Ruta Nacional 40	11	Secuencia 6, Sección I	RT 12/ 1-9	RT 12/ 1-9	D
Ruta Nacional 40	32	Secuencia 6, Sección I	RT 12/ 1-11	RT 12/ 1-11	D
Ruta Nacional 40	35	Secuencia 6, Sección I	RT 13/ 1-1	RT 13/ 1-1	D
Ruta Nacional 40	37	Secuencia 6, Sección I	RT 13/ 1-2	RT 13/ 1-2	D
Ruta Nacional 40	39	Secuencia 6, Sección I	RT 13/ 1-3	RT 13/ 1-3	D
Ruta Nacional 40	47	Secuencia 6, Sección I	RT 13/1-4	RT 13/1-4	E
Ruta Nacional 40	74	Secuencia 6, Sección I	RT 14/ 1-1	RT 14/ 1-1	D
Ruta Nacional 40	80	Secuencia 6, Sección I	RT 14/ 1-4	RT 14/ 1-4	D
Ruta Nacional 40	102	Secuencia 6, Sección I	RT 14/ 1-6	RT 14/ 1-6	D
Ruta Nacional 40	11	Secuencia 6, Sección II	RT 15/ 1-1	RT 15/ 1-1	E
Ruta Nacional 40	15	Secuencia 6, Sección II	RT 15/ 1-3	RT 15/ 1-3	D
Ruta Nacional 40	34	Secuencia 6, Sección II	RT 15/ 1-4	RT 15/ 1-4	D
Ruta Nacional 40	57	Secuencia 7, Sección II	RT 15/1-5	RT 15/1-5	D
Ruta Nacional 40	66	Secuencia 7, Sección II	RT 15/ 1-6	RT 15/ 1-6	D



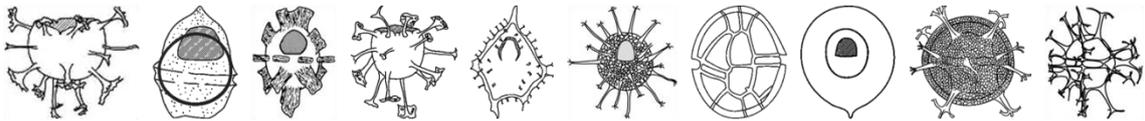
Ruta Nacional 40	97	Secuencia 7-8, Sección II	RT 15/1-7	RT 15/1-7	D
Ruta Nacional 40	116	Secuencia 8, Sección II	RT 15/1-8	RT 15/1-8	D
Ruta Nacional 40	142	Secuencia 8, Sección II	RT 15/1-10	RT 15/1-10	P-Z
Ruta Nacional 40	148	Secuencia 8, Sección II	Manto de Cb A	Mto de Cb A	P
Ea. Cancha Carrera	286	Secuencia 3	CC M-12 (12-03-8/5)	CC 1	D
Ea. Cancha Carrera	287	Secuencia 3	CD 18-1-07/1	CC 2	D
Ea. Cancha Carrera	352	Secuencia 4	CC 24/1-1	CC 3	D
Ea. Cancha Carrera	354	Secuencia 4	CC 24/1-2	CC 4	D
Ea. Cancha Carrera	360	Secuencia 5	CC 19-24/01/06	CC 5	D
Ea. Cancha Carrera	452	Secuencia 6	CC 25/1-2	CC 6	D
Ea. Cancha Carrera	493	Secuencia 6	CC 26/1-2 (CC 75)	CC 7	D
Ea. Cancha Carrera	511	Secuencia 6	CC II-3	CC8	P
Ea. Cancha Carrera	519	Secuencia 6	CC II-4 (10-1-07/1)	CC 9	D
Ea. Cancha Carrera	558	Secuencia 7	CC III-12-10-01-7/3	CC 10	D
Ea. Cancha Carrera	617	Secuencia 8	CC IV-2 11-01-07/1	CC 11	D
Ea. Cancha Carrera	633	Secuencia 8	CC IV-14	CC 12	P-Z
Ea. Cancha Carrera	660	Secuencia 8	CC VII-6 14-1-07/1	CC 13	D
Ea. Cancha Carrera	667	Secuencia 8-9	CC VII-9 14-1-07/3	CC 14	D
Ea. Cancha Carrera	672	Secuencia 9	CC 20	CC 15	E
Ea. Cancha Carrera	680	Secuencia 9	CC 21	CC 16	E
Ea. Cancha Carrera	723	Secuencia 9	CC VIII-19	CC 17	E
Ea. Cancha Carrera	718	Secuencia 9	VIII-16-15-1-07/1	CC 18	E
Ea. Cancha Carrera	771	Secuencia 9	IX-4-15-1-07/4	CC 19	E
Ea. Cancha Carrera	774	Secuencia 9	IX-10-15-1-07/6	CC 20	E
Testigo YCF	12	D-15	100	12	D
Testigo YCF	20	D-16	123	20	D
Testigo YCF	30	D-16	129	30	D
Testigo YCF	33	D-15	97	33	D
Testigo YCF	48	D-16	126	48	D
Testigo YCF	51	D-15	98	51	D
Testigo YCF	87	D-16	124	87	D
Testigo YCF	130	D-15	94	130	D
Testigo YCF	270	D-16	143	270	D
Testigo YCF	280	T-134	250	280	D
Testigo YCF	305	D-15	88	305	D
Testigo YCF	308	D-15	84	308	D
Testigo YCF	306	T-134	249	306	D
Testigo YCF	312	D-15	85	312	D
Testigo YCF	318	D-15	86	318	D
Testigo YCF	325	D-16	113	325	D
Testigo YCF	329	T-134	248	329	D
Testigo YCF	334	T-134	247	334	D
Testigo YCF	337	T-134	230	337	D
Testigo YCF	346	D-15	83	346	D
Testigo YCF	410	Superficie	152	410	D



---

## Capítulo 2

### *Sistemática*





**División: Dinoflagellata (Bütschli 1885) Fensome et al. 1993**

**Subdivisión: Dinokaryota Fensome et al. 1993**

**Clase: Dinophyceae Pascher 1914**

**Subclase: Peridiniphyceae Fensome et al. 1993**

**Orden: GONYAULACALES Taylor 1980**

Tabla 2.1. Clasificación taxonómica de los quistes de dinoflagelados del orden Gonyaulacales identificados en esta Tesis Doctoral.

Suborden	Familia	Subfamilia	Género	Especie		
Goniodomineae	Goniodomaceae	Pyrodinioideae	<i>Hystrichosphaeridium</i>	<i>Hystrichosphaeridium truswelliae</i> Wrenn y Hart 1988 <i>Hystrichosphaeridium</i> sp. cf. <i>H. truswelliae</i> Wrenn y Hart 1988 <i>Hystrichosphaeridium tubiferum</i> (Ehrenberg) Emend. Davey y Williams 1966		
Gonyaulacineae	Areoligeraceae		<i>Adnatosphaeridium</i>	<i>Adnatosphaeridium? hunickenii</i> Archangelsky 1969		
			<i>Enneadocysta</i>	<i>Enneadocysta brevistila</i> Fensome et al. 2006 <i>Enneadocysta dictyostila</i> (Menéndez) Fensome et al. 2006		
			<i>Glaphyrocysta</i>	<i>Glaphyrocysta retiintexta</i> (Cookson) Stover y Evitt 1978		
	Gonyaulacaceae	Cribroperidinioideae		<i>Cordosphaeridium</i>	<i>Cordosphaeridium</i> sp.	
				<i>Lingulodinium</i>	<i>Lingulodinium echinatum</i> (Menéndez) Guerstein et al. 2008 <i>Lingulodinium machaerophorum</i> (Deflandre y Cookson) Wall 1967	
				<i>Operculodinium</i>	<i>Operculodinium centrocarpum</i> (Deflandre y Cookson) Wall 1967 <i>Operculodinium israelianum</i> (Rossignol) Wall 1967	
				<i>Thalassiphora</i>	<i>Thalassiphora pelagica</i> (Eisenack) Eisenack y Gocht 1960	
				<i>Turbiosphaera</i>	<i>Turbiosphaera filosa</i> (Wilson) Archangelsky 1969	
		Gonyaulacoideae			<i>Achomosphaera</i>	<i>Achomosphaera crassipellis</i> (Deflandre y Cookson) Stover y Evitt 1978 <i>Achomosphaera</i> sp. A
					<i>Impagidinium</i>	<i>Impagidinium dispertitum</i> (Cookson y Eisenack) Stover y Evitt 1978 <i>Impagidinium parvireticulatum</i> Wilson 1988 <i>Impagidinium</i> sp.
					<i>Nematosphaeropsis</i>	<i>Nematosphaeropsis</i> cf. <i>rigida</i> Wrenn 1988 <i>Nematosphaeropsis</i> sp. A
					<i>Spiniferites</i>	<i>Spiniferites mirabilis</i> (Rossignol) Sarjeant 1970 <i>Spiniferites pseudofurcatum</i> (Klumpp) Sarjeant 1981 <i>Spiniferites ramosus/membranaceus</i> <i>Spiniferites scalenus</i> Guerstein et al. 2008
		Incierta			<i>Arachnodinium</i>	<i>Arachnodinium antarcticum</i> Wilson y Clowes 1982
					<i>Impletosphaeridium</i>	<i>Impletosphaeridium clavus</i> (Wrenn y Hart) Bowman et al. 2013



**Suborden: Goniodomineae Fensome et al. 1993**

**Familia: Goniodomaceae Lindemann 1928**

**Subfamilia: Pyrodinioideae Fensome et al. 1993**

**Género: *HYSTRICHOSPHAERIDIUM* Deflandre 1937; Emend. Davey y Williams  
1966**

Especie tipo: *Hystrichosphaeridium tubiferum* Ehrenberg; Emend. Davey y Williams  
1966

*Hystrichosphaeridium truswelliae* Wrenn y Hart 1988

Lámina/figura: 2.1/4-5; 2.4/6.

Dimensiones: Diámetro del cuerpo central 34 (37) 40  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos largos 14 (16) 18  $\mu\text{m}$ ; ancho de los procesos cortos 3 (4.2) 5  $\mu\text{m}$  (10 ejemplares medidos).

*Hystrichosphaeridium* sp. cf. *H. truswelliae* Wrenn y Hart 1988

Lámina/figura: 2.5/1.

Dimensiones: Diámetro del cuerpo central 33 (39.5) 51  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos largos 18 (22) 26  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos cortos 1.5 (5.7) 10  $\mu\text{m}$  (10 ejemplares medidos).

Observaciones: se diferencia de *H. truswelliae* debido a que el largo de los procesos es variable dentro de un mismo ejemplar, mostrando una disposición asimétrica. Sin embargo, no es posible determinar la orientación de la mayoría de los ejemplares observados para definir la posición de los procesos cortos. Respondiendo a la diagnosis del género los procesos son intratabulares (un proceso por placa), huecos y



se expanden distalmente. Levy y Harwood (2000) también describieron e ilustraron un *Hystrichosphaeridium* sp. (lámina 6, figuras h-j) con una disposición asimétrica de los procesos.

*Hystrichosphaeridium tubiferum* Ehrenberg 1838; Emend. Davey y Williams 1966

Lámina/figura: 2.3/3.

Dimensiones: Diámetro del cuerpo central 34 (37.8) 42  $\mu\text{m}$ ; diámetro basal de los procesos, 2 (3.3) 4.5  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 14 (17.6) 20  $\mu\text{m}$  (8 ejemplares medidos).

**Suborden: Gonyaulacineae (Autonym)**

**Familia: Areoligeraceae Evitt 1963**

**Género: *ADNATOSPHAERIDIUM* William y Downie, 1966; Emend. Stancliffe y Sarjeant 1990**

*Adnatosphaeridium vittatum* Williams y Downie 1966

*Adnatosphaeridium? huenickenii* Archangelsky 1969

Dimensiones: Largo del cuerpo 48-67  $\mu\text{m}$ ; ancho del cuerpo 35-64  $\mu\text{m}$ ; arqueopilo 17-31  $\mu\text{m}$ ; procesos: 11-14  $\mu\text{m}$  (24 ejemplares medidos). Las dimensiones fueron tomadas de Archangelsky (1969) debido a la pobre preservación de los ejemplares observados en esta Tesis Doctoral.

**Género: *ENNEADOCYSTA* Stover y Williams 1995**

Especie tipo: *Enneadocysta pectiniformis* (Gerlach) Stover y Williams 1995



*Enneadocysta brevistila* Fensome et al. 2006

Lámina/figura: 2.5/2.

Dimensiones: Diámetro del cuerpo central 42 (48) 58  $\mu\text{m}$ ; diámetro basal de los procesos, 3 (4) 4  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 6 (10) 13  $\mu\text{m}$  (10 ejemplares medidos).

*Enneadocysta dictyostila* (Menéndez) Fensome et al. 2006

Lámina/figura 2.1/1-2; 2.3/2; 2.7/1.

Dimensiones: Diámetro del cuerpo central 45 (52) 60  $\mu\text{m}$ ; diámetro basal de los procesos 3 (5) 9  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos no cingulares 8 (13.5) 24  $\mu\text{m}$ ; ancho de las terminaciones distales 14 (19) 23  $\mu\text{m}$  (15 ejemplares medidos).

**Género: *GLAPHYROCYSTA* Stover y Evitt 1978**

Especie tipo: *Glaphyrocysta retiintexta* (Cookson) Stover y Evitt 1978

*Glaphyrocysta retiintexta* (Cookson) Stover y Evitt 1978

Lámina/figura: 2.2/12; 2.4/5.

Dimensiones: ancho del cuerpo central 59-66  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerpo central (sin opérculo) 55-64  $\mu\text{m}$ ; ancho total 92-103  $\mu\text{m}$ ; largo total 81-131  $\mu\text{m}$  (2 ejemplares medidos).

**Familia: Gonyaulacaceae Lindemann 1928**

**Subfamilia: Cribroperidinioideae Fensome et al. 1993**

**Género: *CORDOSPHAERIDIUM* Eisenack 1963**

Especie tipo: *Cordosphaeridium inodes* (Klumpp) Eisenack 1963; Emend. Morgenroth 1968; Sarjeant, 1981



*Cordosphaeridium* sp.

Lámina/Figura: 2.5/11.

Especie de *Cordosphaeridium* con procesos fibrosos similares a los de *Turbiosphaera sagena* que carece de los típicos procesos cingulares de *Turbiosphaera*. Esta especie se describe de manera informal debido a que solo se registraron tres ejemplares en la muestra YCF 131.

Dimensiones: Diámetro mayor del cuerpo central 60 (63.3) 67  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 17 (18.6) 21  $\mu\text{m}$  (3 ejemplares medidos).

**Género: *LINGULODINIUM* Wall 1967**

Especie tipo: *Lingulodinium machaerophorum* (Deflandre y Cookson) Wall 1967

*Lingulodinium echinatum* (Menéndez) Guerstein et al. 2008

Dimensiones: Diámetro del cuerpo central 33 (42) 47  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 4 (7.4) 10  $\mu\text{m}$ , diámetro basal de los procesos 2 (2.5) 3  $\mu\text{m}$  (5 ejemplares medidos).

*Lingulodinium machaerophorum* (Deflandre y Cookson) Wall 1967

Lámina/figura: 2.5/6.

Dimensiones: Diámetro del cuerpo central 32 (41) 47  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 4 (6.2) 8  $\mu\text{m}$ , diámetro basal de los procesos 2 (2.5) 3  $\mu\text{m}$  (6 ejemplares medidos).

**Género: *OPERCULODINIUM* Wall 1967**

Especie tipo: *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre y Cookson) Wall 1967

*Operculodinium centrocarpum* (Deflandre y Cookson) Wall 1967 /*O. israelianum* (Rossignol) Wall 1967



Lámina/figura: 2.1/6; 2.3/6; 2/7.4.

Dimensiones: Diámetro del cuerpo central 34 (41.6) 49  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 6 (7.6) 10  $\mu\text{m}$ ; largo y ancho del único arqueopilo medido 14 x 25  $\mu\text{m}$ , respectivamente ( 8 ejemplares medidos).

Observaciones: el largo de los procesos varía dentro de una misma muestra. Se encuentran ejemplares con procesos con extremos distales expandidos y son asignables a *Operculodinium centrocarpum*. Los ejemplares con procesos relativamente más cortos y cuyos extremos pueden ser ocasionalmente acuminados se asignan a *Operculodinium israelianum*. Según Head (1998) estas dos especies tienen morfologías similares; *O. centrocarpum* tiene los procesos más largos aunque sus morfologías se superponen haciendo difícil su separación. Por este motivo, estas dos especies se agrupan en el complejo *Operculodinium centrocarpum/ O. israelianum*.

#### **Género: THALASSIPHORA Eisenack y Gocht 1960**

Especie tipo: *Thalassiphora pelagica* (Eisenack ) Eisenack y Gocht 1960

*Thalassiphora pelagica* (Eisenack) Eisenack y Gocht 1960

Lámina/figura: 2.1/3; 2.3/9.

Dimensiones: largo del cuerpo central 74 (90) 115  $\mu\text{m}$ ; ancho del cuerpo central 64 (80.4) 100  $\mu\text{m}$ ; diámetro mayor del perifragma 140 (148) 159  $\mu\text{m}$ ; largo del arqueopilo 29 (40) 51  $\mu\text{m}$ ; ancho del arqueopilo 37 (38.5) 40  $\mu\text{m}$  (15 ejemplares medidos).

#### **Género: TURBIOSPHERA Archangelsky 1969**

Especie tipo: *Turbiosphaera filosa* (Wilson) Archangelsky 1969



*Turbiosphaera filosa* (Wilson) Archangelsky 1969

Lámina/figura: 2.2/8-9; 2.3/10-11; 2.6/4; 2.4/10-12; 2.7/7-9.

Observaciones: esta especie, cuando es abundante, evidencia una marcada variación en la forma, estructura y grado de unión de los procesos. Archangelsky (1969) en la sección superior de la FRT (Testigo YCF/D-15) registró un polimorfismo en *Turbiosphaera filosa* y destacó distintos grados en el desarrollo morfológico de los quistes. Según este autor el estado más avanzado es el que presenta procesos claramente definidos. Asimismo, destaca que posiblemente, cada uno de estos quistes representa el estado final del individuo. El exquistamiento de la gran mayoría de los ejemplares observados permite confirmar lo que Archangelsky (1969) remarcó en su trabajo original, ya que de tratarse de distintas etapas evolutivas del quiste algunos morfotipos deberían presentar el opérculo *in situ*.

El morfotipo 1 (“estado primario avanzado” de Archangelsky, 1969), que representaría el estadio inicial de esta secuencia, muestra protuberancias irregulares del perifragma, las que en estados más avanzados van dando forma a procesos intratabulares (Lámina/figura 2.2/9; 2.4/12; 2.7/7; lámina 4 figuras 2, 8, 9 de Archangelsky (1969)). En algunos casos se distingue un proceso antapical más desarrollado (lámina 4, figura 7 de Archangelsky, 1969).

Los ejemplares del morfotipo 2, que parecen haber alcanzado un mayor desarrollo, presentan procesos intratabulares bien definidos, de características más regulares que el morfotipo 1 (Lámina/figura 2.2/8; 2.3/10; 2.4/11; 2.6/1; 2.7/8). Los procesos cingulares se identifican claramente por su menor tamaño y su forma elongada reflejando la forma de las placas. Los procesos precingulares y postcingulares son teniados, con una estructura conformada por complejos de procesos simples unidos por



un anillo trabecular distal. Este morfotipo es comparable a la especie *T. sagena*, aunque la variabilidad observada en los ejemplares hallados no permite una asignación taxativa. Finalmente, el morfotipo 3 sería el estado más avanzado que presenta los típicos procesos teniados, unidos irregularmente por trabéculas distales (Lámina/figura 2.3/11; 2.4/10; 2.7/9).

Dimensiones del morfotipo 1: largo del cuerpo central 40 (47.5) 58  $\mu\text{m}$ ; ancho del cuerpo central 45 (49.5) 54  $\mu\text{m}$ ; largo total 49 (59.5) 71  $\mu\text{m}$ ; ancho total 53 (61.5) 69  $\mu\text{m}$ ; largo del arqueopilo 4 (13) 25  $\mu\text{m}$ ; ancho del arqueopilo 15 (23.7) 30  $\mu\text{m}$  (12 ejemplares medidos).

Dimensiones del morfotipo 2: largo del cuerpo central 53 (51.5) 62  $\mu\text{m}$ ; ancho del cuerpo central 44 (49) 54  $\mu\text{m}$ ; largo total 68 (75) 91  $\mu\text{m}$ ; ancho total 58 (63.5) 80  $\mu\text{m}$ ; largo del arqueopilo 8 (18) 29  $\mu\text{m}$ ; ancho del arqueopilo 16 (25) 32  $\mu\text{m}$  (8 ejemplares medidos).

Dimensiones del morfotipo 3: largo del cuerpo central 56 (61) 66  $\mu\text{m}$ ; ancho del cuerpo central 44 (63) 78  $\mu\text{m}$ ; largo total 94 (114) 137  $\mu\text{m}$ ; ancho total 62 (86.3) 131  $\mu\text{m}$ ; largo del arqueopilo 14 (22.8) 33  $\mu\text{m}$ ; ancho del arqueopilo 19 (27) 41  $\mu\text{m}$  (10 ejemplares medidos).

**Subfamilia: Gonyaulacoideae (Autonym).**

**Género: ACHOMOSPHERA Evitt 1963**

Especie tipo: *Achomosphaera ramulifera* (Deflandre) Evitt 1963

*Achomosphaera crassipellis* (Deflandre y Cookson) Stover y Evitt 1978



Dimensiones: largo del cuerpo 28-65  $\mu\text{m}$ ; ancho del cuerpo 20-50  $\mu\text{m}$ ; procesos mayores 8-20  $\mu\text{m}$  (25 ejemplares medidos). Las medidas fueron tomadas de Archangelsky (1969) debido a la escasa preservación de los ejemplares estudiados en esta Tesis Doctoral.

*Achomosphaera* sp. A.

Lámina/figura: 2.1/7-8.

Descripción: especie de *Achomosphaera* caracterizada por procesos membranosos ramificados de manera irregular. Presenta procesos de distinto tamaño, siendo los que circundan a la placa antapical los más largos y anchos, con ramificaciones más desarrolladas.

Dimensiones: Diámetro del quiste 41 (46) 52  $\mu\text{m}$ ; largo del proceso mayor 15 (22) 27  $\mu\text{m}$ ; ancho de la terminación distal del proceso con mayores dimensiones 35 (41.5) 48  $\mu\text{m}$ ; largo del proceso menor 11.5 (14.5) 17  $\mu\text{m}$  (12 ejemplares medidos).

#### **Género: *IMPAGIDINIUM* Stover y Evitt 1978**

Especie tipo: *Impagidinium dispertitum* (Cookson y Eisenack) Stover y Evitt 1978

*Impagidinium dispertitum* (Cookson y Eisenack) Stover y Evitt 1978

Lámina/figura: 2.4/3.

Dimensiones: Diámetro máximo del cuerpo 4  $\mu\text{m}$ ; largo de los crestas 15  $\mu\text{m}$ ; ancho de la pared 4  $\mu\text{m}$  (1 ejemplar medido).

*Impagidinium parvireticulatum* Wilson (1988)

Lámina/figura: 2.1/10-11; 2.7/5.



Dimensiones: diámetro máximo del cuerpo 46 (75) 88  $\mu\text{m}$ ; largo de las crestas 2 (5) 8  $\mu\text{m}$  (15 ejemplares medidos).

*Impagidinium* sp.

Lámina/figura: 2.5/12.

Especie de *Impagidinium* con características similares a *Impagidinium dispertitum* pero con un cuerpo central que presenta una pared granulada a baculada. Dichos ejemplares son característicos de la muestra CC 14.

Dimensiones: diámetro máximo del cuerpo 70  $\mu\text{m}$ ; largo de las crestas 3  $\mu\text{m}$  (1 ejemplar medido).

**Género: NEMATOSPHAEROPSIS Deflandre y Cookson 1955**

Especie tipo: *Nematosphaeropsis balcombiana* Deflandre y Cookson 1955

*Nematosphaeropsis* cf. *rigida* Wrenn 1988

Lámina/figura: 2.5/7.

Observaciones: las trabéculas son similares a las de *Nematosphaeropsis rigida* aunque el tamaño de los ejemplares hallados es menor (no superan los 30  $\mu\text{m}$ ). Largo del cuerpo central 33 (38) 41  $\mu\text{m}$ ; ancho del cuerpo central 29 (32) 39  $\mu\text{m}$ ; largo del proceso 8-17  $\mu\text{m}$ .

*Nematosphaeropsis* sp. A

Lámina/figura: 2.3/5; 2.4/9.

Especie de *Nematosphaeropsis* con procesos anchos y membranosos de sección triangular. En los puntos triples de unión distal de los procesos se observan plataformas



membranosas de donde se desprenden los pares de trabéculas similares a las definidas para *N. rigida*.

Dimensiones: Largo del cuerpo central 26 (29) 32  $\mu\text{m}$ ; ancho del cuerpo central 21 (28) 32  $\mu\text{m}$ ; largo máximo del proceso 16 (17) 20  $\mu\text{m}$  (7 ejemplares medidos).

**Género: *SPINIFERITES* Mantell 1850; Emend. Sarjeant 1970**

Especie tipo: *Spiniferites ramosus* (Ehrenberg) Mantell 1854

*Spiniferites pseudofurcatus* (Klumpp) Sarjeant 1970; Emend. Sarjeant 1981.

Lámina/figura: 2.4/4.

Dimensiones: largo del cuerpo central 28 (35.6) 46  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 6 (8.5) 11  $\mu\text{m}$  (8 ejemplares medidos).

*Spiniferites ramosus* (Ehrenberg) Mantell 1854/ *S. membranaceus* (Rossignol) Sarjeant 1970

Lámina/figura: 2.1/12; 2.3/8.

Dimensiones: largo del cuerpo central 31 (34) 37  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 8 (11.75) 15  $\mu\text{m}$  (10 ejemplares medidos).

*Spiniferites scalenus* Guerstein et al. 2008

Lámina/figura: 2.1/9.

Dimensiones: Largo total (crestas, no procesos) 43.6 (49.5) 58  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerpo central 38 (46) 56  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 6 (8.5) 10  $\mu\text{m}$ ; ancho del arqueopilo 10 (11) 13  $\mu\text{m}$ ; largo del arqueopilo 10 (15) 19  $\mu\text{m}$  (10 ejemplares medidos).



**Subfamilia: Incierta**

**Género: ARACHNODINIUM Wilson y Clowes 1982**

Especie tipo: *Arachnodinium antarcticum* Wilson y Clowes 1982

*Arachnodinium antarcticum* Wilson y Clowes 1982

Lámina/figura: 2.2/10-11; 2.6/5.

Dimensiones: ancho del cuerpo central 34 (41) 48  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerpo central 41 (48.7) 54  $\mu\text{m}$ ; ancho total del quiste 60 (73) 89  $\mu\text{m}$ ; largo total del quiste sin incluir al cuerno antapical 68 (79) 91  $\mu\text{m}$ . En un solo ejemplar se pudo medir el largo (28  $\mu\text{m}$ ) del cuerno antapical (15 ejemplares medidos).

**Género: IMPLETOSPHAERIDIUM Morgenroth; Emend. Islam 1993**

Especie tipo: *Impletosphaeridium transfodum* Morgenroth 1966

*Impletosphaeridium clavus* (Wrenn y Hart) Bowman et al. 2013

Lámina/figura: 2.5/10; 2.6/6.

Observación: Bowman et al. (2013) enmendaron esta especie y modificaron la ubicación taxonómica del género porque interpretaron que el arqueopilo involucraba tres placas apicales. A diferencia de lo descrito por Bowman et al. (2013), Amenábar et al. (2014) consideraron que la naturaleza del arqueopilo en los ejemplares observados y aún en los ilustrados por Bowman et al. (2013) no era discernible. En dicho trabajo Amenabar et al. (2014) hicieron una comparación con ejemplares de sedimentos recientes del Canal de Beagle de los géneros que forman el grupo de los “*round brown spiny cys*” (RBSC), de la Familia Protoperidiniaceae. Pese a que no pudieron determinar una analogía inequívoca con las especies modernas, establecieron que



algunos RBSC podrían ser análogos modernos potenciales de las formas halladas en el Cretácico superior y Eoceno.

Dimensiones: diámetro del quiste 18-19  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 5-6  $\mu\text{m}$  (2 ejemplares medidos).

### Orden: Peridiniales Haeckel 1894

Tabla 2.1. Clasificación taxonómica de los quistes de dinoflagelados del orden Peridiniales identificados en esta Tesis Doctoral.

Suborden	Familia	Subfamilia	Género	Especie
Peridiniineae	Peridiniaceae	Deflandreoidae	<i>Alterbidinium</i>	<i>Alterbidinium asymmetricum</i> (Wilson) Sluijs et al. 2009
			<i>Deflandrea</i>	<i>Deflandrea antarctica</i> Wilson 1967
				<i>Deflandrea granulata</i> Menéndez 1965
				<i>Deflandrea heterophlycta</i> Deflandre y Cookson 1955
			<i>Senegalinium</i>	<i>Senegalinium ectorugosum</i> (Archangelsky) Stover y Evitt 1978
			<i>Spinidinium</i>	<i>Spinidinium macmurdoense</i> (Wilson) Lentin y Williams 1976
	<i>Vozzhennikovia</i>	<i>Vozzhennikovia apertura</i> (Wilson) Lentin y Williams 1976		
	Proto-peridiniaceae	Proto-peridinioidae	<i>Lejeunecysta</i>	<i>Lejeunecysta</i> spp.
			<i>Selenophenphix</i>	<i>Selenophenphix crenata</i> Matsuoka y Bujak 1988
<i>Selenophenphix nephroides</i> Benedek 1972				
			<i>Selenophenphix</i> spp.	

#### Suborden: Peridiniineae (Autonym)

#### Familia: Peridiniaceae Ehrenberg 1831

#### Subfamilia: Deflandreoidae Bujak y Davies (1983)

#### Género: *ALTERBIDINIUM* Lentin y Williams 1985

Especie tipo: *Alterbidinium recticornis* (Vozzhennikova) Lentin y Williams 1976

*Alterbidinium asymmetricum* (Wilson) Sluijs et al. 2009

Lámina/figura: 2.6/2.



Dimensiones: Largo del quiste: 79-107  $\mu\text{m}$ ; ancho total 51-81  $\mu\text{m}$  ; largo del endofragma 53-85  $\mu\text{m}$ ; ancho del endofragma 44-71  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerno apical, 10-18  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerno antiapical derecho 7-14  $\mu\text{m}$  (10 ejemplares medidos). Las dimensiones fueron tomadas de Archangelsky (1969) debido a la pobre preservación de los ejemplares observados en esta Tesis Doctoral.

**Género: *DEFLANDREA* Eisenack 1938. Emend. Williams y Downie 1966; Stover 1974; Lentin y Williams 1976**

Especie tipo: *Deflandrea phosphoritica* Eisenack 1938

*Deflandrea antarctica* Wilson 1967

Lámina/figura: 2.2/4-5; 2.3/1; 2.4/1.

Dimensiones: largo total del perifragma 106 (127) 149  $\mu\text{m}$ ; ancho total del perifragma 70 (88) 101  $\mu\text{m}$ ; largo del endofragma 60 (67) 78  $\mu\text{m}$ ; ancho del endofragma 66 (77) 86  $\mu\text{m}$ ; grosor de la pared del endofragma 1 (1,1) 3  $\mu\text{m}$ ; largo periarqueopilo 27 (42) 58  $\mu\text{m}$ ; ancho del periarqueopilo 35 (47) 65  $\mu\text{m}$ ; largo de cuernos apicales 30 (46) 66  $\mu\text{m}$  (14 ejemplares medidos).

*Deflandrea granulata* Menéndez 1965

Lámina/figura: 2.5/3.

Dimensiones: largo total del quiste (perifragma) 115 (118) 120  $\mu\text{m}$ ; largo del endofragma 60 (61) 62  $\mu\text{m}$ ; ancho del endofragma 74 (75) 76  $\mu\text{m}$ ; grosor de la pared del endofragma 2 (2.6) 3  $\mu\text{m}$ ; ancho del periarqueopilo 34 (35) 37  $\mu\text{m}$  (5 ejemplares medidos).



*Deflandrea heterophlycta* Deflandre y Cookson 1955

Lámina/figura: 2.2/6; 2.6/1.

Dimensiones: largo del endofragma 69 (70.5) 72  $\mu\text{m}$ ; ancho del endofragma 64 (66) 68  $\mu\text{m}$ ; largo de cuernos antapicales 12 (18.5) 25  $\mu\text{m}$ ; ancho del endoarqueopilo 42 (42.5) 43  $\mu\text{m}$ ; largo del endoarqueopilo 14 (17) 20  $\mu\text{m}$  (5 ejemplares medidos).

**Género: *SENEGALINIUM* Jain y Millepied; Emend. Stover y Evitt 1978**

Especie tipo: *Senegalinium bicavatum* Jain y Millepied 1973

*Senegalinium ectorugosum* (Archangelsky) Stover y Evitt 1978

Dimensiones: largo total 61-87  $\mu\text{m}$ ; ancho total 40-60  $\mu\text{m}$ ; largo del endofragma, 40-57  $\mu\text{m}$ ; ancho del endofragma 41-53  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerno apical 8-16  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerno antiapical derecho 3-11  $\mu\text{m}$  (14 ejemplares medidos). Las dimensiones fueron tomadas de Archangelsky (1969) debido a la pobre preservación de los ejemplares observados en esta Tesis Doctoral.

**Género: *SPINIDIINIUM* (Cookson y Eisenack) emend. Sluijs et al., 2009**

Especie tipo: *Spinidinium styloniferum* Cookson y Eisenack 1962

*Spinidinium macmurdoense* (Wilson) Lentin y Williams 1976

Lámina/figura: 2.6/3; 2.4/2; 2.7/6.

Dimensiones: ancho del cuerpo central 40 (48.6) 62  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerpo central 43 (52.6) 64  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerno apical 7 (10.6) 15  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerno antapical más sobresaliente 5 (9) 12  $\mu\text{m}$ ; largo de las espinas 1 (2.7) 4  $\mu\text{m}$  (10 ejemplares medidos).

**Género: *VOZZHENNIKOVIA* Lentin y Williams (1976)**

Especie tipo: *Vozzhennikovia apertura* Wilson 1967



*Vozzhennikovia apertura* (Wilson) Lentin y Williams 1976

Lámina/figura: 2.2/7; 2.3/12; 2.7/2.

Observaciones: en todos los casos en que pudo observarse el arqueopilo se observó que estaba formado exclusivamente por la placa 2a, lo que confirma la restricción que realizaron para esta especie Sluijs et al. (2009).

Dimensiones: largo total 35 (41) 48  $\mu\text{m}$ ; ancho total 38 (41) 45  $\mu\text{m}$ ; largo del arqueopilo 5 (9) 12  $\mu\text{m}$ ; largo del cuerno apical 2 (4) 5  $\mu\text{m}$ ; ancho del cuerno apical 2 (2) 2  $\mu\text{m}$ ; largo de las espinas 2 (3) 3  $\mu\text{m}$  (12 ejemplares medidos. Las dimensiones de los arqueopilos se basan en 6 ejemplares).

**Familia: Protoperidiniaceae Bujak y Davies 1983 en Fensome et al. 1998**

**Subfamilia: Protoperidinioideae (Autonym).**

**Género: LEJEUNECYSTA Artzner y Dörhöfer 1978**

Especie tipo: *Lejeunia hyalina* Gerlach 1961

*Lejeunecysta* spp.

Lámina/figura: 2.2/1; 2.3/4; 2.4/8.

Se identificaron numerosos ejemplares pertenecientes al género *Lejeunecysta* con una notable variabilidad en cuanto a la forma general del quiste y características de los cuernos, así como en la forma de la placa 2a que da lugar al arqueopilo. Esta notable variación es típica en la mayoría de las asociaciones con altas proporciones de Protoperidiniaceae e impide la asignación a nivel específico. Por otra parte, salvo en casos muy particulares, las especies de *Lejeunecysta* reconocidas en el Eoceno carecen de significado bioestratigráfico y paleoambiental. Sin embargo, todas las especies de



este género junto con las de *Selenopemphix*, *Brigantedinium* y otros quistes de una única pared fuertemente pigmentada, conocidos como “*round brown cysts*” se agrupan para las interpretaciones paleoambientales como Protoperidiniaceae y son muy importantes indicadores de aguas superficiales ricas en nutrientes disueltos.

**Género: SELENOPEMPHIX (Benedek) Emend. Bujak en Bujak et al., 1980; Head, 1993**

Especie tipo: *Selenopemphix nephroides* Benedek 1972

*Selenopemphix crenata* Matsuoka y Bujak 1988

Lámina/figura: 2.2/3.

Dimensiones: máximo diámetro del endoquiste 64 (64.5) 69  $\mu\text{m}$ ; largo de los procesos 1-2  $\mu\text{m}$  (6 ejemplares medidos)

*Selenopemphix nephroides* Benedek, 1972

Lámina/figura: 2.2/2; 2.3/7; 2.4/7.

Dimensiones: máximo diámetro del endoquiste 62 (64) 78  $\mu\text{m}$ , largo del arqueopilo 11 (13.5) 16  $\mu\text{m}$ ; ancho del arqueopilo 17 (18) 19  $\mu\text{m}$  (5 ejemplares medidos, 2 ejemplares medidos para los arquepilos).



Tabla 2.3. Lista de quistes de dinoflagelados citados en el texto. Se indica el orden al cual pertenece cada especie; la distribución latitudinal en base a Bijl et al. (2011, 2013b) y Houben et al. (2013); la localidad donde la especie se encuentra presente (\*) y la lámina y la figura donde se ilustra cada ejemplar. Abreviaturas: Or: orden; G: Gonyaulacales; P: Peridinales; DL: distribución latitudinal; C: especie con distribución cosmopolita; E: especie endémica-Antártica; RN: localidad Ruta Nacional 40; CC: localidad Cancha Carrera; YCF: localidad Testigos YCF.

<b>Especies de quistes de dinoflagelados</b>	<b>Or</b>	<b>DL</b>	<b>RN</b>	<b>CC</b>	<b>YCF</b>	<b>Lámina/figura</b>
<i>Achomosphaera crassipellis</i> (Deflandre y Cookson) Stover y Evitt 1978	G	C			*	
<i>Achomosphaera</i> sp. A	G	?	*	*	*	2.1/7-8
<i>Adnatospheridium?</i> <i>hunickenii</i> Archangelsky 1969	G	?			*	
<i>Alterbidinium asymmetricum</i> (Wilson) Sluijs et al. 2009					*	2.6/2
<i>Arachnodinium antarcticum</i> Wilson y Clowes 1982	G	E	*		*	2.2/10-11; 2.6/5
<i>Cordosphaeridium</i> sp.	G	?			*	2.5/10
<i>Deflandrea antarctica</i> Wilson 1967a	P	E	*	*	*	2.2/4-5; 2.3/1; 2.4/1
<i>Deflandrea granulata</i> Menéndez 1965	P	E	*	*		2.5/3
<i>Deflandrea heterophlycta</i> Deflandre y Cookson 1955	P	C	*		*	2.2/6; 2.6/1
<i>Enneadocysta brevistila</i> Fensome et al. 2006	G	E	*	*	*	2.5/2
<i>Enneadocysta dictyostila</i> (Menéndez) Fensome et al. 2006	G	E	*	*	*	2.1/1-2; 2.3/2; 2.7/1
<i>Glaphyrocysta retiintexta</i> (Cookson) Stover y Evitt 1978	G	C?	*		*	2.2/12; 2.4/5
<i>Hystrichosphaeridium truswelliae</i> Wrenn y Hart 1988	G	C	*	*	*	2.1/4-5; 2.4/6
<i>Hystrichosphaeridium</i> sp. cf. <i>H. truswelliae</i> Wrenn y Hart 1988	G	C?	*	*	*	2.5/1
<i>Hystrichosphaeridium tubiferum</i> (Ehrenberg) Emend. Davey y Williams 1966	G	C	*	*	*	2.3/3
<i>Impagidinium dispertitum</i> (Cookson y Eisenack) Stover y Evitt 1978	G	C	?	*	?	2.4/3
<i>Impagidinium parvireticulatum</i> Wilson 1988	G	C	*		*	2.1/10-11; 2.7/5
<i>Impagidinium</i> sp.	G	C?		*	*	2.5/12
<i>Impletosphaeridium clavus</i> Wrenn y Hart 1988	G	E	*	*	*	2.5/10; 2.6/6
<i>Lejeunecysta</i> spp.	P	C	*	*	*	2.2/1; 2.3/4; 2.4/8
<i>Lingulodinium</i> spp.	G	C		*	?	2.5/6
<i>Nematosphaeropsis</i> cf. <i>rigida</i> Wrenn 1988	G	C?		*		2.5/7
<i>Nematosphaeropsis</i> sp. A	G	C?	?	*	*	2.3/5; 2.4/9
<i>Operculodinium centrocarpum/ israelianum</i>	G	C	*	*	*	2.1/6; 2.3/6; 2.7/4
<i>Phthanoperidinium echinatum</i> Eaton 1976	P	?		*	*	2.5/4
? <i>Rhombodinium</i> sp.	P	C		*		2.5/5
<i>Selenopemphix crenata</i> Matsuoka y Bujak 1988	P	C	*	*		2.2/3
<i>Selenopemphix nephroides</i> Benedek 1972	P	C	*	*	*	2.2/2; 2.3/7; 2.4/7



<i>Selenopemphix</i> spp.	P	C?	*	*	*	2.5/8-9.....
<i>Spinidinium macmurdoense</i> (Wilson) Lentin y Williams 1976	P	E	*	*	*	2.4/2; 2.6/3; 2.7/6
<i>Spiniferites pseudofurcatum</i> (Klumpp) Sarjeant 1981	G	C		*	*	2.4/4
<i>Spiniferites ramosus/ membranaceus</i>	G	C	*	*	*	2.1/12;2.3/8
<i>Spiniferites scalenus</i> Guerstein et al. 2008	G	E?	*	*	*	2.1/9
<i>Thalassiphora pelagica</i> (Eisenack ) Eisenack y Gocht 1960	G	C	*			2.1/3; 2.3/9
<i>Turbiosphaera filosa</i> (Wilson) Archangelsky 1969	G	C	*	*	*	2.2/8-9; 2.3/10-11; 2.4/10-12; 2.6/4; 2.7/7-9
<i>Vozzhennikovia apertura</i> (Wilson) Lentin y Williams 1976	P	E	*	*	*	2.2/7; 2.3/12



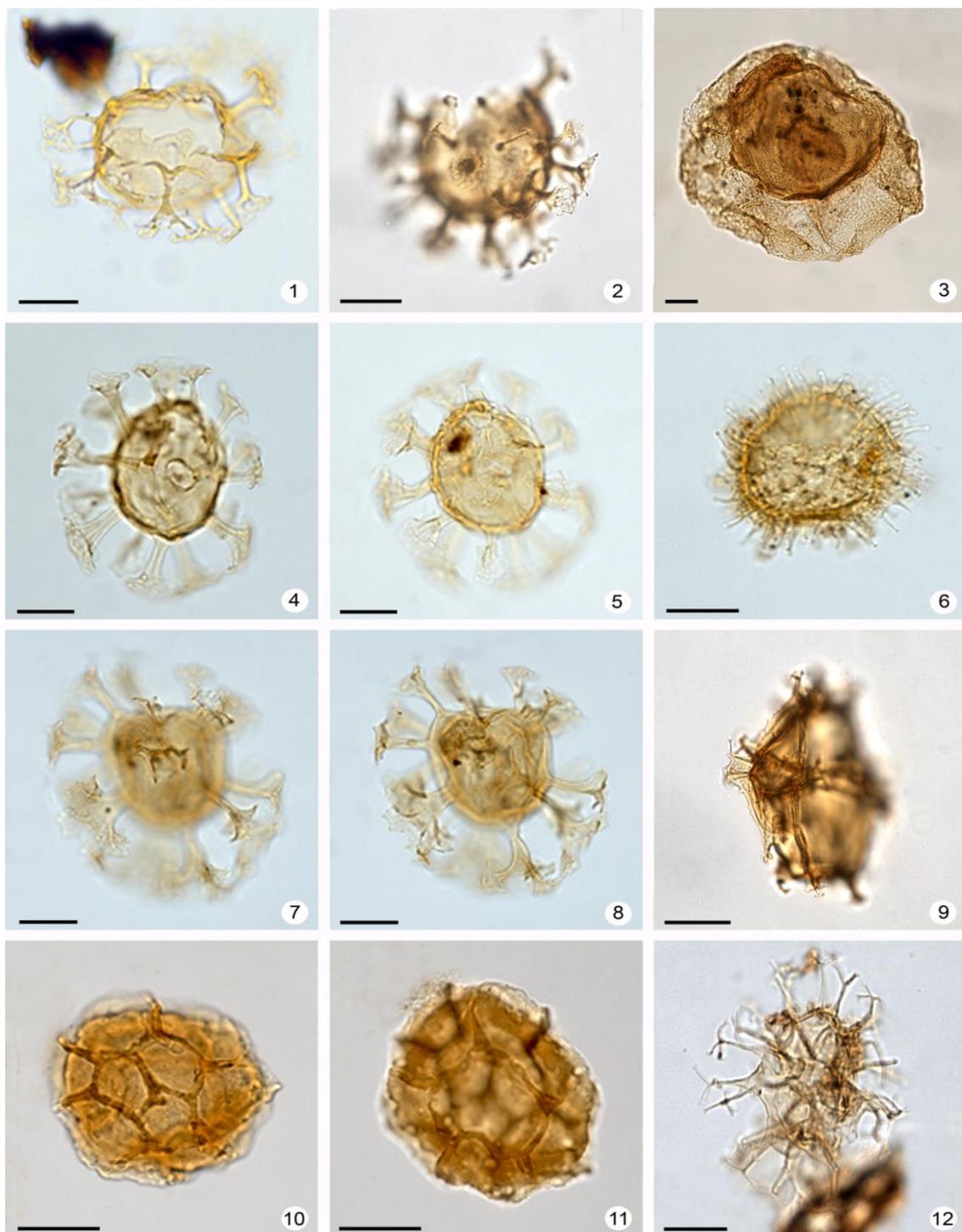


Lámina 2.1. Quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio en secciones aflorantes en la Ruta Nacional 40. Los ejemplares se identifican mediante el número de muestra y referencias England Finder. 1-2, *Enneadocysta dictyostila* (Menéndez) Fensome et al. 2006. Fig. 1. RT 12/1-6/K52-0, Fig. 2. RT 13/1-1/ Q59-1; 3, *Thalassiphora pelagica* (Eisenack) Eisenack y Gocht 1960, RT 12/1-9/T53-0; 4-5, *Hystrichosphaeridium truswelliae* Wrenn y Hart 1988, RT 13/1-3/S43-3; 6, *Operculodinium israelianum* (Rossignol) Wall 1967, RT 13/1-3/G55-4; 7-8, *Achomosphaera* sp A., RT 13/1-3/P48-0; 9, *Spiniferites scalenus* Guerstein et al. 2008, RT 13/1-1/N51-3; 10-11, *Impagidinium parvireticulatum* Wilson 1988, RT 15/1-6/M50-0; 12, *Spiniferites ramosus* (Ehrenberg) Mantell 1854, RT 13/1-1/V54-1. Escala = 20  $\mu$ m.



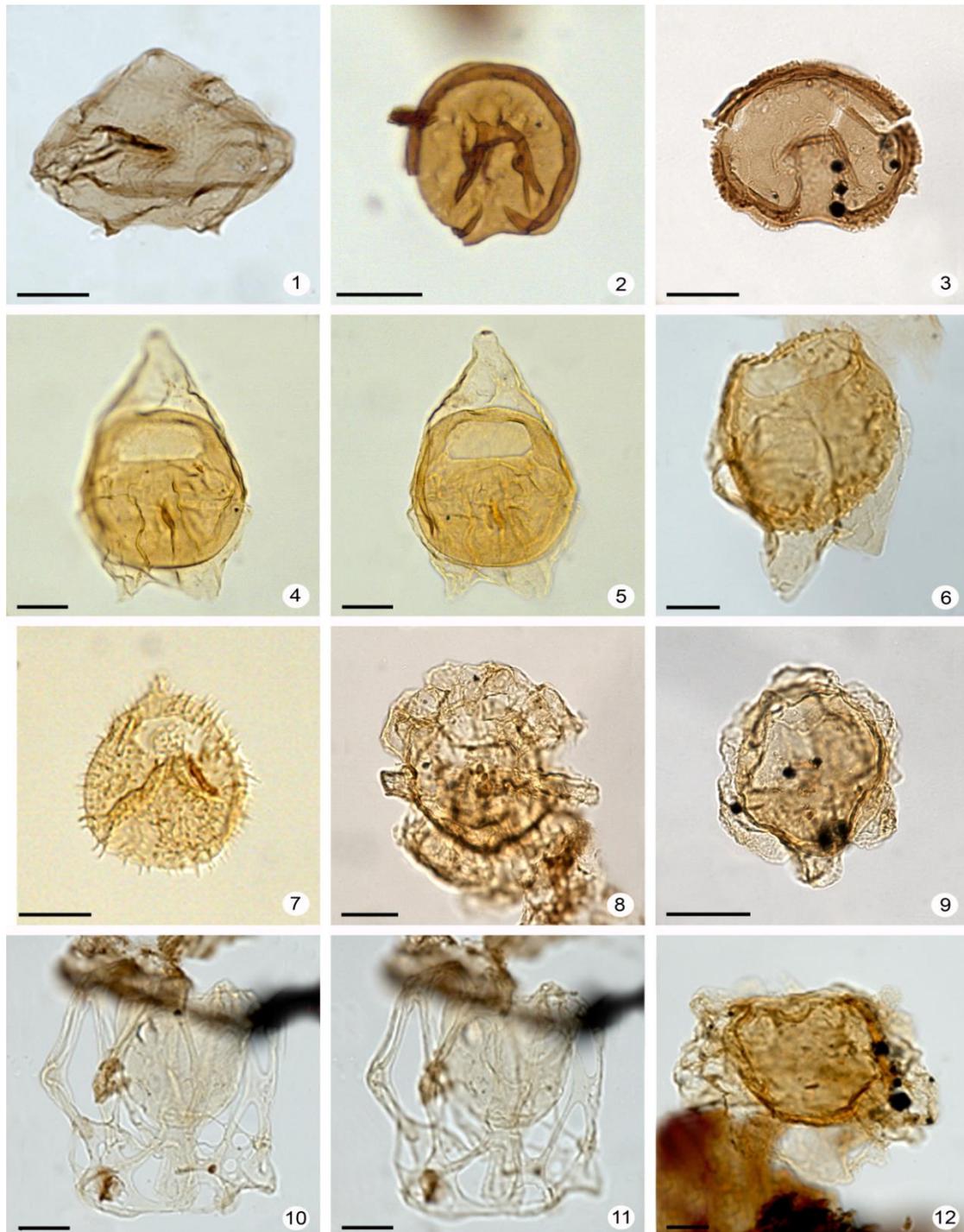


Lámina 2.2. Quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio en secciones aflorantes en la Ruta Nacional 40. Los ejemplares se identifican mediante el número de muestra y referencias England Finder. 1, *Lejeunecysta* sp., RT 12/1-4/T32-4; 2, *Selenopemphix nephroides* Benedek 1972, RT 13/1-2/W44-4; 3, *Selenopemphix crenata* Matsuoka y Bujak 1988, RT 13/1-1/T33-3; 4-5, *Deflandrea antártica* Wilson 1967, RT 12/1-9/K48-3; 6, *Deflandrea heterophlycta* Deflandre y Cookson 1955, RT 12/1-6/B37-0; 7, *Vozzhennikovia apertura* (Wilson, 1967a) Lentin y Williams 1976, RT 14/1-4/C43-0; 8-9, *Turbiosphaera filosa* (Wilson) Archangelsky, 1969a. 8, morfotipo 1. RT 12/1-9/J42-2; 9, morfotipo 2. RT 12/1-4/K32-3; 10-11, *Archnodinium antarcticum* Wilson y Clowes 1982, RT 12/1-4/K32-3; 12, *Glaphyrocysta* sp. RT 12/1-9/ P46-0. Escala = 20  $\mu$ m.

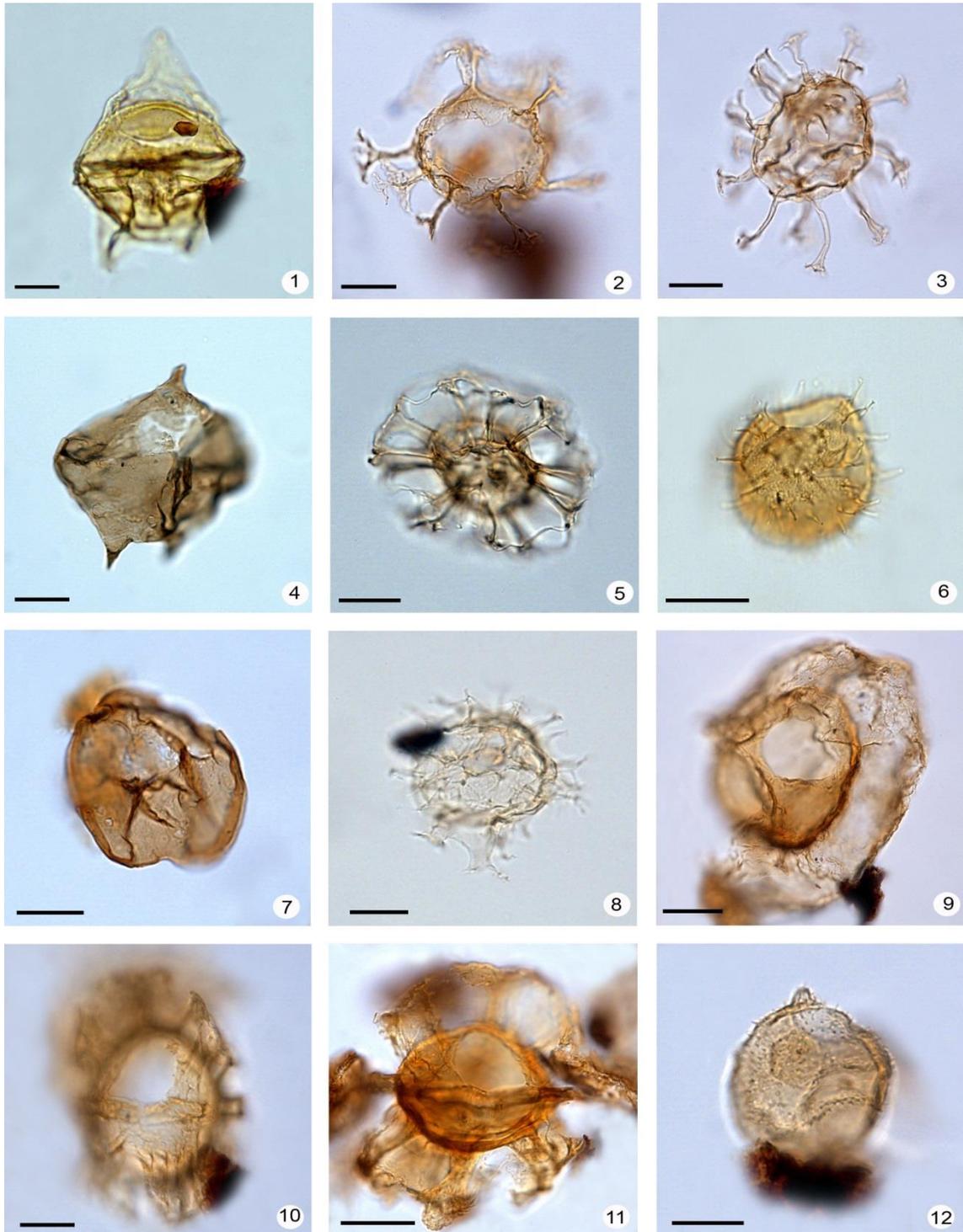


Lámina 2.3. Quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio en secciones aflorantes en Ea. Cancha Carrera. Los ejemplares se identifican mediante el número de muestra y referencias England Finder. Escala = 20  $\mu\text{m}$ . 1, *Deflandrea antarctica* Wilson 1967<sup>a</sup>, CC 2/V35; 2, *Enneadocysta dictyostila* (Menéndez) Fensome et al. 2006, CC 6/Q45-2; 3, *Hystriosphæridium tubiferum* (Ehrenberg) Deflandre 1937b, CC 2/K44-2; 4, *Lejeuncysta* sp., CC 13/L 18-1; 5, *Nematosphaeropsis* sp., CC 13/U22-2; 6, *Operculodinium israelianum* (Rossignol) Wall 1967, CC 14/H32; 7, *Selenopemphix nephroides* Benedek 1972, CC 11/Y26-2; 8, *Spiniferites membranaceus* (Rossignol) Sarjeant 1970, CC 13/S38; 9, *Thalassiphora pelagica* (Eisenack) Eisenack y Gocht 1960, CC 1/W40; 10 – 11, *Turbiosphaera filosa* (Wilson) Archangelsky 1969; 10, procesos con un desarrollo incipiente, CC 11/T44-3; 11, procesos con un desarrollo completo, CC 11/U30; 12, *Vozzhennikovia apertura* (Wilson) Lentin y Williams 1976, CC 10/V43-4.



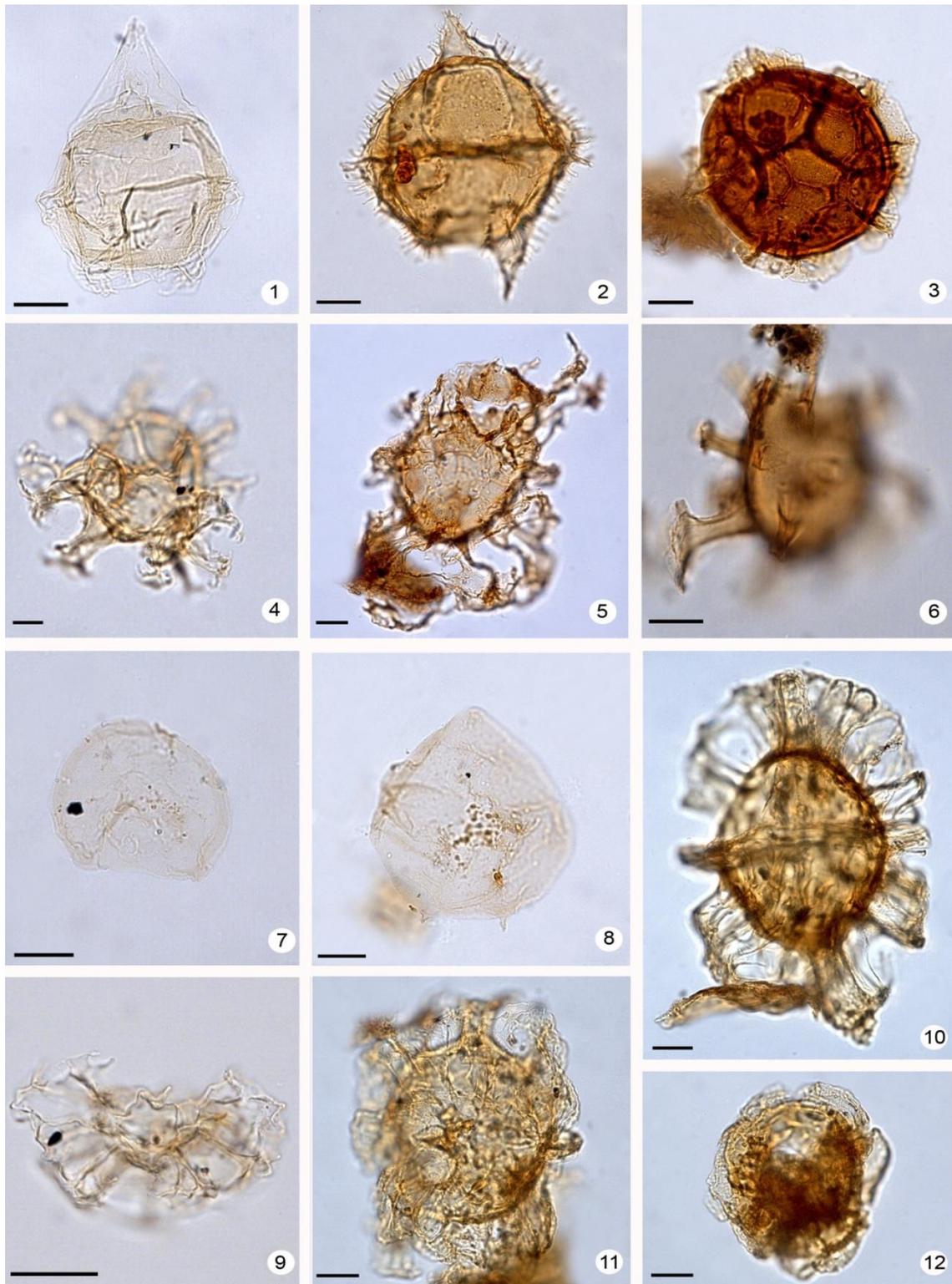


Lámina 2.4. Quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio en testigos YCF a partir de muestras recientemente estudiadas. Los ejemplares se identifican mediante el número de muestra y referencias England Finder. 1, *Deflandrea antarctica* Wilson 1967, 312/N21-3; 2, *Spinidinium macmurdoense* (Wilson) Lentin y Williams 1976, 48/P37-4; 3, *Impagidinium dispertitum* (Cookson y Eisenack) Stover y Evitt 1978, 130/O52; 4, *Spiniferites pseudofurcatum* (Klumpp) Sarjeant 1981, 131/U29-0; 5, *Glaphyrocysta retiintexta* (Cookson) Stover y Evitt 1978, 48/N48-2, 6, *Hystrichosphaeridium truswelliae* Wrenn y Hart 1988, 325/T39-3; 7, *Selenopemphix nephroides* Benedek 1972, 130/T-38; 8, *Lejeunecysta* sp. 130/X34-2; 9, *Nematosphaeropsis* sp. 87/Q-47; 10, 11 y 12, *Turbiosphaera filosa* (Wilson) Archangelsky 1969; 10, morfotipo 3 12/Y21-1; 11, morfotipo 2 12/X33/4; 12, morfotipo 1 12/X40-2. Escala = 20  $\mu$ m.



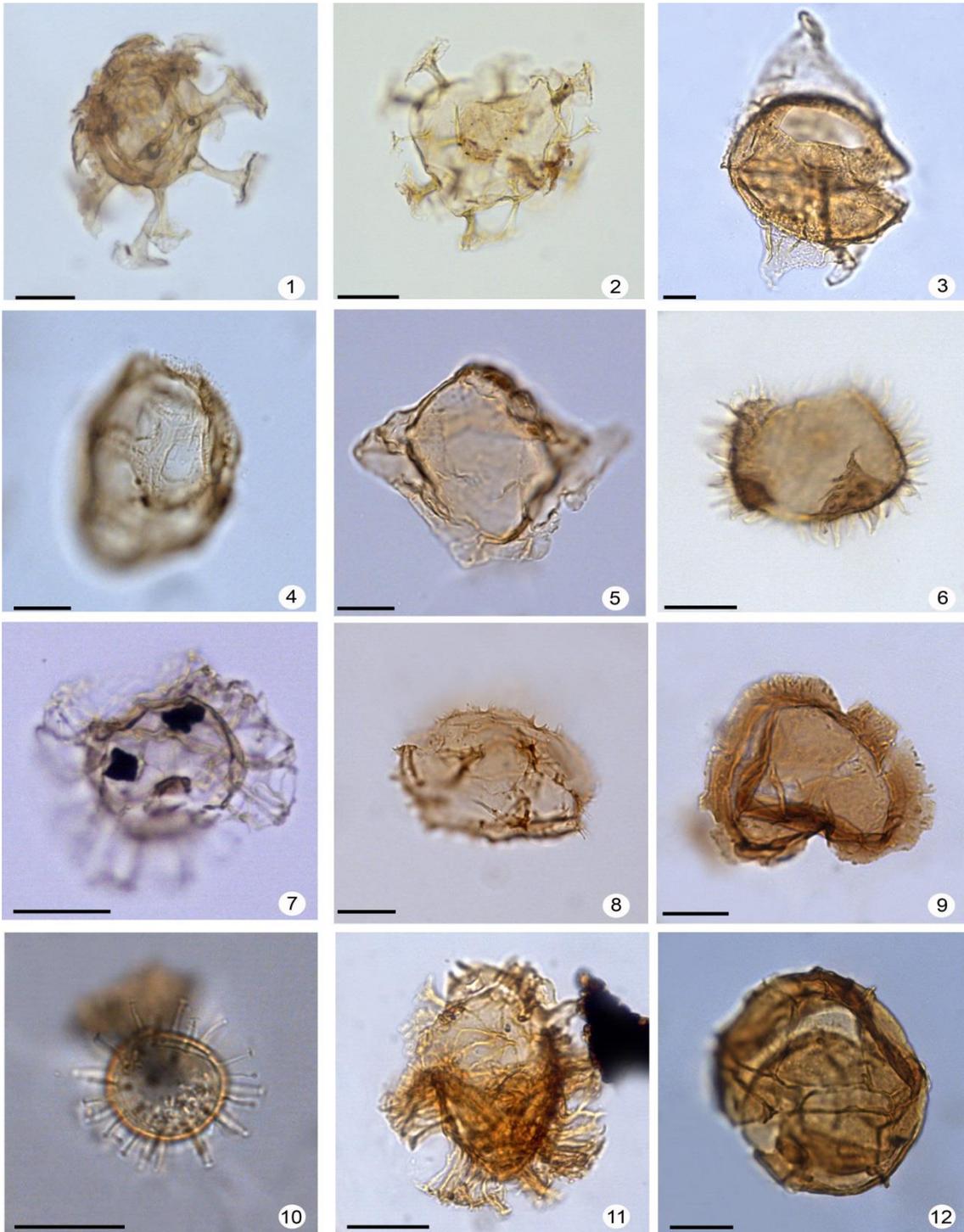


Lámina 2.5. Quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio. Los ejemplares se identifican mediante el número de muestra y referencias England Finder 1, *Hystrichosphaeridium* sp. cf. *H. truswelliae* Wrenn y Hart 1988, CC 13/039-3; 2, *Enneadocysta brevistila* Fensome et al. 2006, RT 12/1-1/U39-1; 3, *Deflandrea granulata* Menéndez 1965, CC 2/R28-2; 4, *Phthanoperidinium echinatum* Eaton 1976, CC 10/W26; 5, *Rhombodinium* sp., CC6/N19-2; 6, *Lingulodinium machaerophorum* (Deflandre y Cookson) Wall 1967, CC 13/P30-1; 7, *Nematosphaeropsis* cf. *rigida* Wrenn 1988, CC 4/P24; 8, *Selenopemphix* sp. 9, CC 14/J39-1; *Selenopemphix* sp., CC 14/F40-1; 10 *Impletosphaeridium clavus* Wrenn y Hart 1988, CC 9/V22; 11, *Cordosphaeridium* sp. CC 13/S31; 12, *Impagidinium* sp., CC 14/N38.



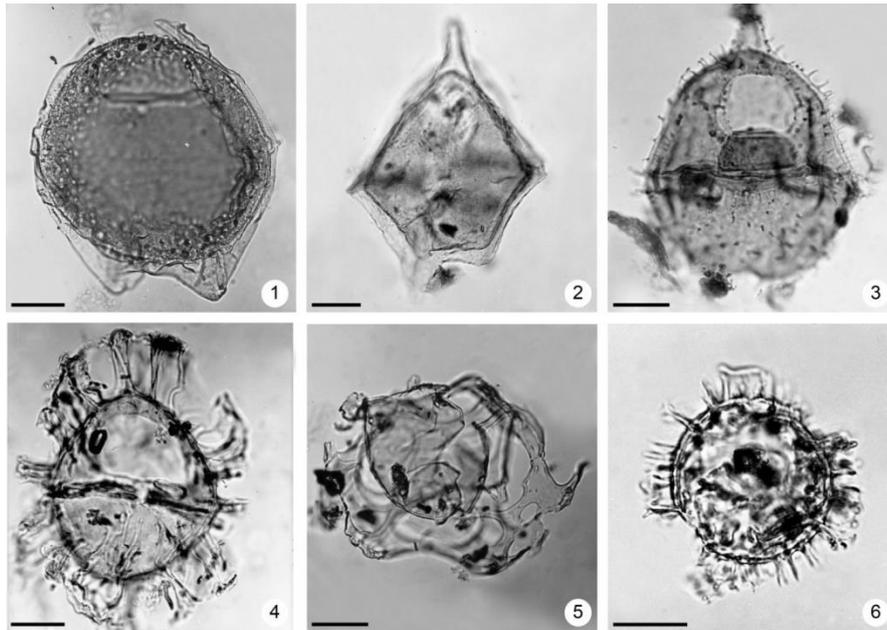


Lámina 2.6. Quistes de dinoflagelados de la Fm. Río Turbio en muestras de testigos de YCF. Las fotomicrografías fueron tomadas de Archangelsky (1968, 1969) y recientemente escaneadas. 1, *Deflandrea heterophlycta* Deflandre y Cookson 1955; 2, *Alterbidinium asymmetricum* (Wilson) Sluijs et al. 2009; 3, *Spinidinium macmurdoense* (Wilson) Lentin y Williams 1976; 4, *Turbiosphaera filosa* (Wilson) Archangelsky 1969; 5, *Arachnodinium antarcticum* Wilson y Clowes, 1982; 6, *?Impletosphaeridium* sp. Escala = 20  $\mu$ m.

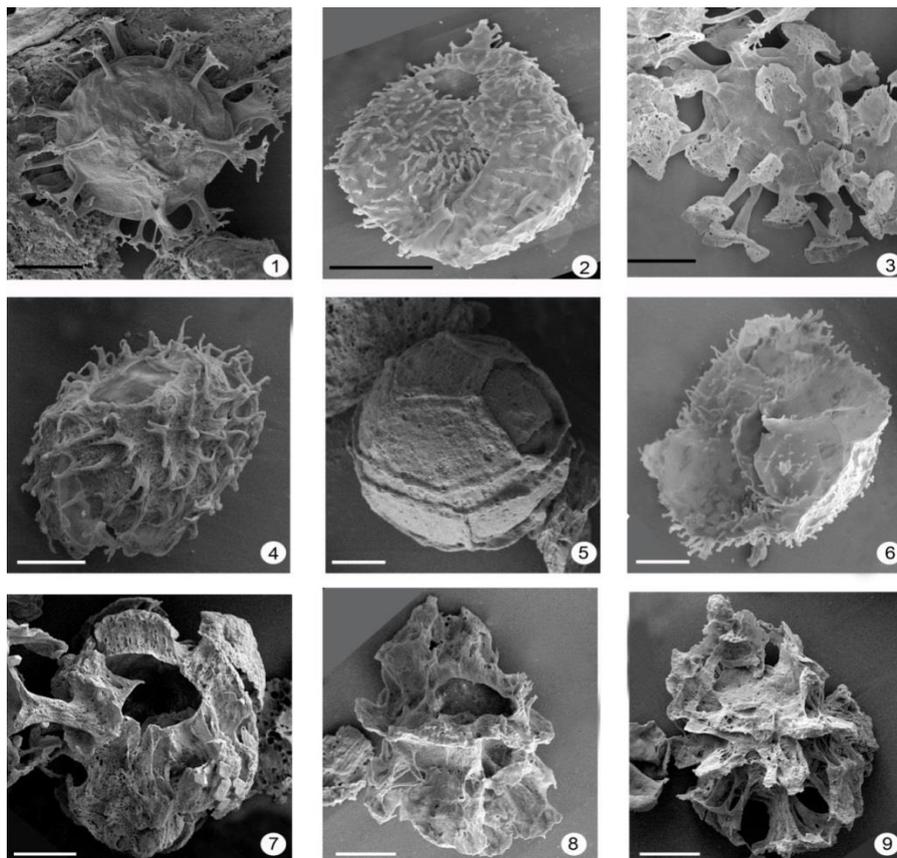


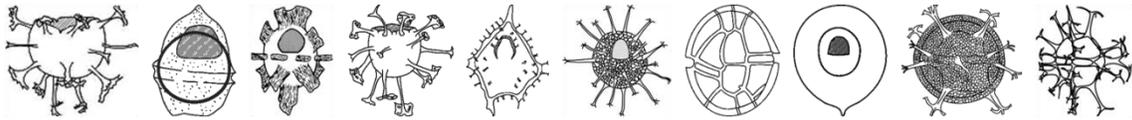
Lámina 2.7. Quistes de dinoflagelados de la Fm. Río Turbio. Las fotos fueron tomadas utilizando microscopio electrónico de barrido. 1, *Enneadocysta dictyostila* (Menéndez) Fensome et al. 2006; 2, *Vozzhennikovia apertura* Wilson 1967; 3, *Achomosphaera* sp.; 4, *Operculodinium centropum/israelianum*; 5, *Impagidinium parvireticulatum* Wilson 1988; 6, *Spinidinium macmurdoense* (Wilson) Lentin y Williams 1976; 7-9, *Turbiosphaera filosa* (Wilson, 1967a) Archangelsky, 1969; 7, “morfortipo 1”; 8, “morfortipo 2”; 9, “morfortipo 3”. Escala = 20  $\mu$ m.



---

## Capítulo 3

### *Localidad Ruta Nacional 40*



---

Parte de este capítulo ha sido publicado en: González Estebenet, M.S, Guerstein, G.R., Rodriguez Raising, M.E. 2014. Middle Eocene Dinoflagellate cysts from Santa Cruz Province, Argentina: Biostratigraphy and Paleoenvironment. Review of Palaeobotany and Palynology 211, 55–65.



En este capítulo se estudiaron las asociaciones de quistes de dinoflagelados del Eoceno medio del miembro superior de la Fm. Río Turbio en dos secciones que afloran sobre la Ruta Nacional 40 al sudoeste de la provincia de Santa Cruz, ubicadas al noroeste de la localidad minera de Río Turbio ( $51^{\circ}31'13''\text{S}$ ,  $72^{\circ}15'11''\text{O}$ , Figura 1.12 y 3.1). Las dos secciones pertenecen a las Secuencias VI, VII y VIII de Rodríguez Raising (2010) y poseen 255 m de espesor total (con 38 m de superposición). Rodríguez Raising (2010) definió tres asociaciones de facies (AF) en base al análisis de la litología, las texturas, las estructuras sedimentarias, la geometría de las capas y la delimitación de superficies (Figura 3.1 y 3.2). La Secuencia VI incluye a las AF 1 y AF 2; la Secuencia VII está conformada por la AF 1 y la Secuencia VIII incluye a la AF 3. La AF 1 representa depósitos distales de los sistemas de descargas fluviales; la AF 2 se interpreta como sedimentos acumulados en llanuras de mareas, canales inter-a submareales y sistemas de canales abandonados, mientras que la AF 3 se interpreta como depósitos aluviales intermareales.

Se procesó un total de 23 muestras para el análisis palinológico siguiendo el protocolo descrito en el Capítulo 1 (Materiales y método de estudio; Tabla 1.1). La ubicación estratigráfica de las muestras se observa en la Figura 3.1. Para cada muestra, se contó un mínimo de 200 quistes de dinoflagelados, los cuales se identificaron a nivel de especie, excepto para las muestras RT 12/1-5, RT 12/1-9, RT 13/1-1 y RT 15/1-7, en las cuales se identificaron ~150 ejemplares debido a que estas asociaciones contienen una menor abundancia de palinomorfos marinos.



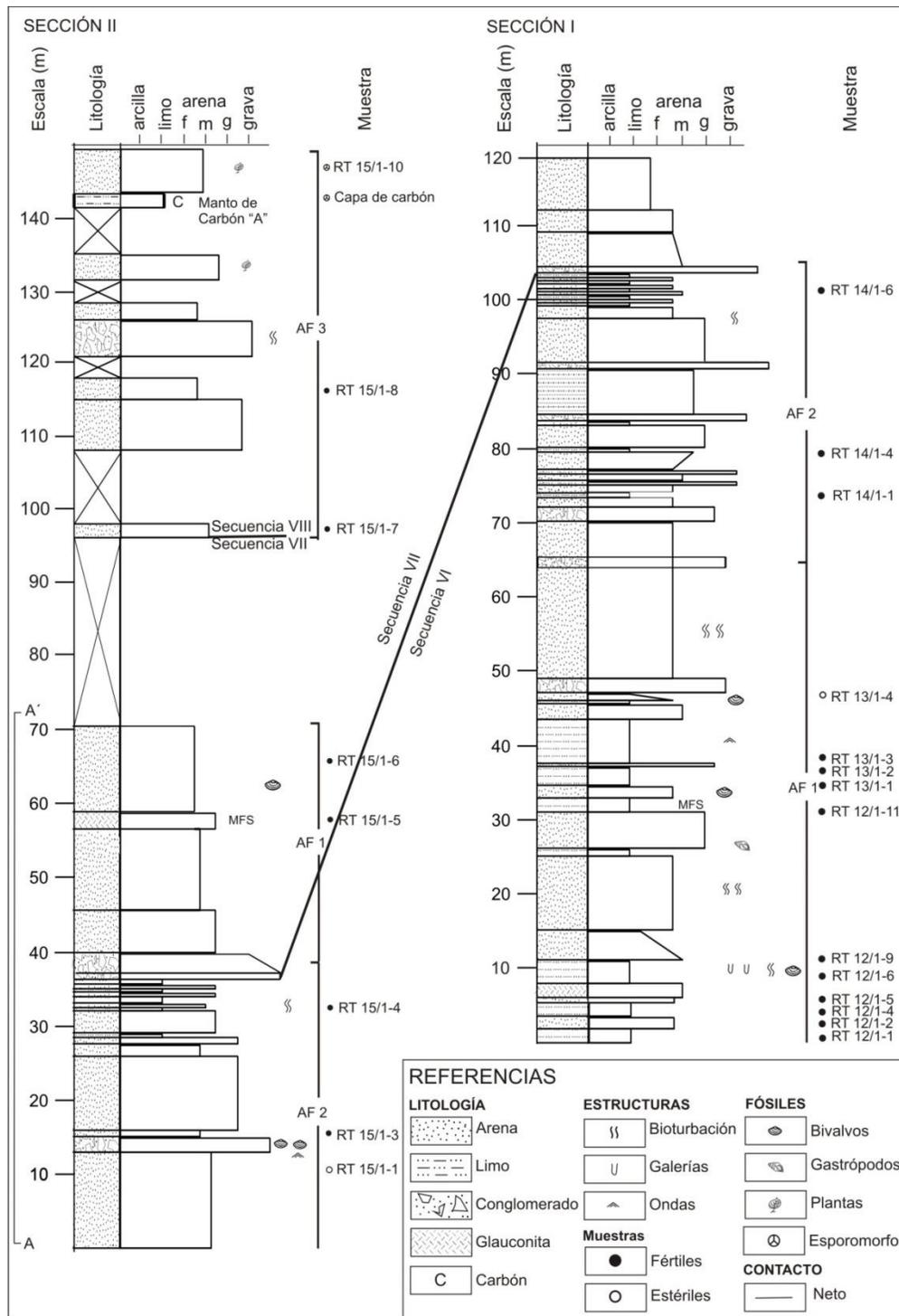


Figura 3.1. Secciones estratigráficas de la Fm. Río Turbio indicando la posición estratigráfica de las muestras palinológicas, las secuencias y las asociaciones de facies (AF). AF 1, depósitos de zonas distales dentro de los sistemas de descargas fluviales; AF 2, depósitos de planicies de mareas, canales inter- a submareales y sistemas de canales abandonados; FA 3, depósitos aluviales intermareales. MFS, máximo de inundación. A–A', parte de la Sección II que se muestra en la Figura 3.2.



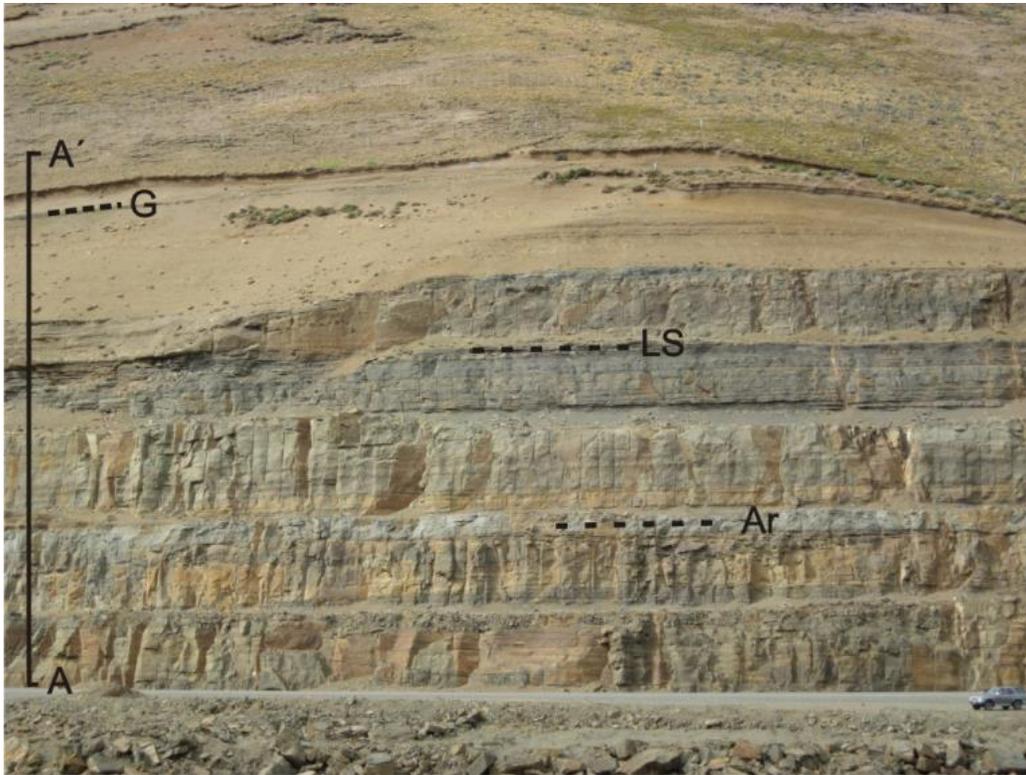


Figura 3.2. Detalle de la Sección II (A – A'). Ar, arrecife de *Crassostrea* sp. LS, límite de secuencia VI – VII. G, capa de glauconita. Foto tomada por Rodríguez Raising.

### 3.1. RESULTADOS

Diecinueve de las 23 muestras analizadas en el miembro superior de la Fm. Río Turbio resultaron palinológicamente fértiles y contienen abundantes quistes de dinoflagelados; 2 muestras sólo contienen palinomorfos no marinos (principalmente polen, esporas y zygósporas de algas verdes de agua dulce), y 2 muestras fueron palinológicamente estériles (Tabla 1.1). En la Tabla 2.1 se lista un total de 26 especies registradas, el orden al cual pertenecen y la distribución biogeográfica (endémica o cosmopolita) de acuerdo a Bijl et al. (2013b) y Houben et al. (2013). La mayoría de los ejemplares se ilustran en las láminas 2.1 y 2.2. La composición cuantitativa de las asociaciones de quistes de dinoflagelados en los distintos niveles estudiados permitió



definir las siguientes cuatro zonas (RNI-IV) de quistes de dinoflagelados de carácter local (Figura 3.3).

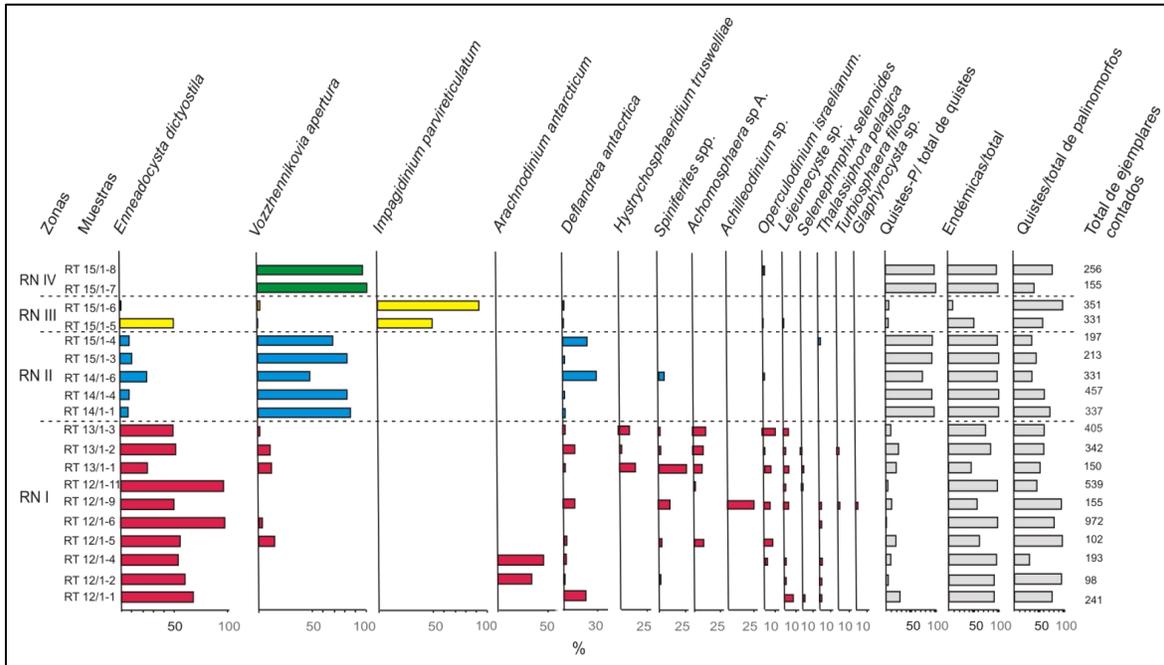


Figura 3.3. Distribución cuantitativa de quistes de dinoflagelados y zonas determinadas para el miembro superior de la Fm. Río Turbio en la Ruta Nacional 40.

### 3.1.1. Zona RN I

Comprende los primeros 40 m de la Sección I e incluye 10 muestras (RT 12/1-1, RT 12/1-2, RT 12/1-4, RT 12/1-5, RT 12/1-6, RT 12/1-9, RT 12/1-11, RT 13/1-1, RT 13/1-2 and RT 13/1-3). Las asociaciones están dominadas por *Enneadocysta*, principalmente *E. dictyostila* (48-97%) y algunos pocos ejemplares de *E. brevistila*. De esta manera, la presencia de quistes-P es relativamente baja (0,3-28,5%), y el porcentaje de formas endémicas es alto (58-98%). Solamente la muestra RT 13/1-1 presenta bajas proporciones de *Enneadocysta dictyostila* (25%) y especies endémicas (42,6%). El espectro de quistes de dinoflagelados se complementa con porcentajes menores de *Vozzhennikovia apertura*,



*Deflandrea antarctica*, *Hystrichosphaeridium truswelliae*, *Spiniferites scalenus*, *Spiniferites ramosus*, *Operculodinium israelianum*, *Lejeunecysta* spp., *Selenophemphix selenoides*, *Thalassiphora pelagica* y *Turbiosphaera filosa*. Las muestras RT 12/1-2 y RT 12/1-4 poseen una alta abundancia de *Arachnodinium antarcticum* y la muestra RT 12/1-9 contiene *Turbiosphaera filosa* y unos pocos ejemplares de *Glaphyrocysta* sp. A pesar de que esta zona está ampliamente dominada por *Enneadocysta dictyostila*, las muestras aquí encontradas presentan el mayor número de taxones de toda la sección. Los porcentajes de quistes de dinoflagelados sobre el total de palinomorfos varían entre 30 y 96%.

### 3.1.2. Zona RN II

Contiene 5 muestras (RT 14/1-1, RT 14/1-4, RT 14/1-6, RT 15/1-3 y RT 15/1-4), ubicadas entre los 65 y 105 m de la base de la Sección I y los primeros 38 m de la Sección II. Todas las muestras están dominadas por *Vozzhennikovia apertura* (46-94%) y, por lo tanto, presentan un alto porcentaje de quistes-P (73.7-94.9%) y de especies endémicas (95-100%). *Enneadocysta dictyostila* se encuentra presente en todas las muestras, pero es menos abundante que en la Zona I. *Deflandrea antarctica* (aunque con bajos porcentajes) es más abundante que en la Zona I. Las asociaciones de esta zona muestran un bajo número de especies, excepto la muestra RT 14/1-6, que contiene además especies de *Spiniferites* y *Operculodinium*. La muestra RT 15/1-4 contiene bajos porcentajes de *Thalassiphora pelagica* (2%). El porcentaje de quistes de dinoflagelados/total de palinomorfos varía entre 34 y 67 %.



### 3.1.3. Zona RN III

Se compone de dos muestras (RT 15/1-5 y RT 15/1-6), ubicadas entre los 38-70 m medidos desde la base de la Sección II. La muestra RT 15/1-5 está compuesta por *Enneadocysta dictyostila* (48,6%) e *Impagidinium parvireticulatum* (48,9%) y contiene a algunas especies pertenecientes a los géneros *Operculodinium*, *Lejeunecysta*, *Spinidinium* y *Selenopemphix*. Por lo tanto, el porcentaje de quistes-P es de 1,2% y de taxones endémicos es de 48,6%. La muestra RT 15/1-6 está dominada casi exclusivamente por *Impagidinium parvireticulatum* (92%) y tiene sólo unos pocos ejemplares de *Vozzhennikovia apertura*, *Enneadocysta dictyostila* y *Deflandrea antarctica*. Como resultado, los porcentajes de quistes-P (7%) y taxones endémicos (7%) son bajos. El porcentaje de quistes de dinoflagelados/total de palinomorfos varía entre 56 y 95%.

### 3.1.4. Zona RN IV

Comprende la porción superior de la Sección II (entre 97 y 150 m desde la base de la sección) e incluye dos muestras (RT 15/1-7 y RT 15/1-8) dominadas por quistes de dinoflagelados y dos muestras (Manto de carbón A y RT 15/1-10) que contienen exclusivamente palinomorfos no marinos. Las muestras inferiores están ampliamente dominadas por *Vozzhennikovia apertura* (98-100%), sólo la muestra RT 15/1-8 contiene ejemplares de *Operculodinium* (1,6%) y *Enneadocysta dictyostila* (0,4%). Por lo tanto, ambas muestras exhiben un alto porcentaje de quistes-P (98-100%) y taxones endémicos (98,6-100%). Las muestras dominadas por palinomorfos no marinos (principalmente polen, esporas y zygósporas de algas verdes de agua dulce) se encuentran en la parte superior de la



Sección II. Los porcentajes de quistes de dinoflagelados/total palinomorfos oscilan entre 37 y 70%.

## **3.2. DISCUSIÓN**

### **3.2.1 Bioestratigrafía**

Como se describió en el Capítulo 1 (ítems 1.2.2 y 1.4) la distribución de quistes de dinoflagelados en las secciones analizadas se compara con los rangos bioestratigráficos registrados en los sitios del ODP Leg 189, en el área de Tasmania (Brinkhuis et al., 2003a), con las Asociaciones de Dinoquistes (DA) de Sluijs et al. (2003) y con las zonas de dinoflagelados de alta resolución del Pacífico Sur (SPDZ) propuestas por Bijl, et al. (2013a) para el Paleógeno. Los registros utilizados para definir dicha zonación están calibrados sobre la base de estudios magnetoestratigráficos que permiten datar ciertos eventos de especies diagnósticas tales como la primera ocurrencia: PO; la primera ocurrencia común: POC (>25%); la última ocurrencia: UO y la última ocurrencia común: UOC (>25%) (Figura 3.4).

#### **3.2.1.1. Zona RN I**

Está dominada por *Enneadocysta dictyostila*, cuya POC se registra en Sitio 1172 (magnetocron C20r) a los 45,2 Ma (Brinkhuis et al., 2003a). Este evento limita la edad de la sección al Luteciano medio o más joven. Esta especie determina la base de la Zona SPDZ11 (45.2-44Ma) propuesta por Bijl et al. (2013a). En la zona RN I también se observan las UOs de *Arachnodinium antarcticum* y de *Hystrichosphaeridium truswelliae*. Según Brinkhuis et al. (2003a) en el Sitio 1172, ambas especies tienen sus UOs a los 38.8



Ma (magnetochron C18n1n), sugiriendo una edad no menor que Bartoniano tardío para esta zona. Por lo tanto, se le asigna una edad desde el Luteciano medio al Bartoniano medio y se la puede correlacionar con las zonas SPDZ11, SPDZ12 y la base de la SPDZ13.

### **3.2.1.2. Zona RN II**

Esta zona se encuentra dominada por *Vozzhennikovia apertura* y su base está dada por las UOs de *Arachnodinium antarcticum* y de *Hystrichosphaeridium truswelliae* a los 38.8 Ma (Brinkhuis et al., 2003a). En los registros al sur del Océano Pacífico se reconocieron máximos de frecuencias de *Vozzhennikovia apertura* como parte de un complejo de *Vozzhennikovia* spp. entre los 50 Ma y 33.5 Ma (Bijl et al., 2013b). Según estos autores, su abundancia parece responder a factores ambientales, por lo que no serían importantes indicadores bioestratigráficos. A su vez, los rangos de las especies que se encuentran en esta zona (e.g. *Enneadocysta dictyostila*, *Deflandrea antarctica*, *Spiniferites scalenus*, y *Operculodinium israelianum*) no nos permiten determinar una edad mínima para este intervalo estratigráfico. Sin embargo, cabe destacar que los biocrones de estas especies son compatibles con las edades propuestas para la parte inferior (Zona RN I) y superior (Zona RN III y RN IV) de la sección.

### **3.2.1.3. Zona RN III**

Se caracteriza por la abundancia de *Impagidinium parvireticulatum* y, en menor medida, de *Enneadocysta dictyostila*. La base de esta zona puede definirse por la presencia abundante de *Impagidinium parvireticulatum* cuya PO se registra a los 43,7 Ma (Luteciano medio), y marca la base de la Zona SPDZ12 de Bijl et al. (2013b). Sin embargo, de acuerdo



al techo sugerido para la Zona RN I, se propone que la base de esta zona estaría acotada al Bartoniano tardío o más joven y podría relacionarse con la base de la Zona SPDZ13.

#### **3.2.1.4. Zona RN IV**

Esta zona se encuentra dominada casi exclusivamente por *Vozzhennikovia apertura*. La UOC de Zona RN IV se registra en el Océano Pacífico Sur a los 33.5 Ma (Brinkhuis et al., 2003a). Sin embargo, *Vozzhennikovia apertura* es característica de la Zona SPDZ13 (40 Ma–35 Ma) de Bijl et al. (2013b) y de la DA 1 de Sluijs et al. (2003), con techo aproximadamente a los 35.5 Ma. Sluijs et al. (2003) propusieron que durante el intervalo de tiempo comprendido por la AD 1, son típicas las especies endémicas-Antárticas donde se observan cambios cíclicos entre asociaciones dominadas por *Enneadocysta dictyostila* vs. *Vozzhennikovia* spp. y/o *Defladrea* spp., mientras que en la AD 2 se observa un recambio de especies endémicas por taxa cosmopolitas. En la Zona RN IV no se reconoce dicho recambio taxonómico y de esta manera, el marcado predominio de *Vozzhennikovia apertura* en la Zona RN IV podría correlacionarse con la AD 1 (Sluijs et al., 2003) y con la Zona SPDZ13 (Bijl et al., 2013b).

En resumen, la distribución de los quistes de dinoflagelados en las secciones estudiadas se puede correlacionar con las zonas SPDZ11 a SPDZ13 de Bijl et al. (2013b) y con la DA 1 de Sluijs et al. (2003), estableciendo un rango de edad desde los 45 Ma (Luteciano medio) hasta los 35.5 Ma (Priaboniano) para el miembro superior de la Fm. Río Turbio que aflora en la localidad Ruta Nacional 40.



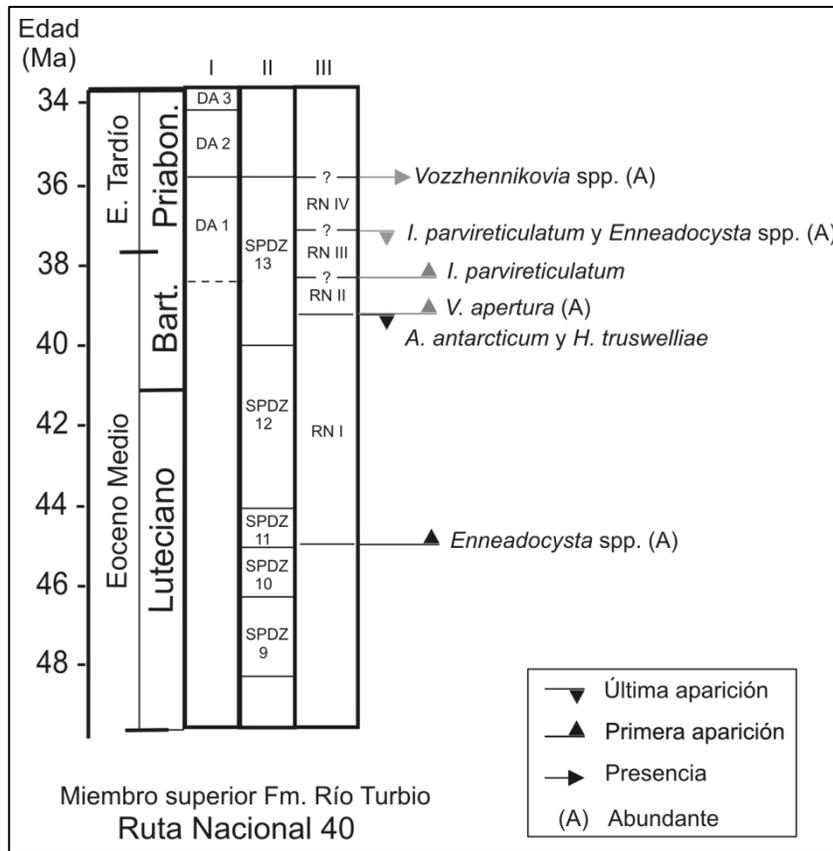


Figura 3.4. Eventos de quistes de dinoflagelados registrados en el miembro superior de la Fm. Río Turbio en la Ruta Nacional 40. Los rangos bioestratigráficos de las especies de dinoflagelados que se muestran con flechas negras se basan en Brinkhuis et al. (2003a), Sluijs et al. (2003) y Bijl et al. (2013b) mientras las especies de dinoflagelados que cuya disposición estratigráfica se basa en los resultados de este trabajo, se muestran con flechas grises. I, asociaciones de quistes de dinoflagelados (*Dinocyst association*, DA) propuestas por Sluijs et al. (2003). II, zonas de dinoflagelados de alta resolución del Pacífico Sur (*South Pacific Dinocyst Zones*, SPDZ) determinadas por Bijl, et al. (2013b). III, zonas de quistes de dinoflagelados de la localidad Ruta Nacional 40 (RN).

### 3.2.2. Paleoambiente

Los quistes de dinoflagelados paleógenos han demostrado ser de utilidad en la reconstrucción de paleoambientes marinos debido a que la mayoría de los dinoflagelados productores de quistes responden a las variaciones de la temperatura superficial del mar, a fluctuaciones de salinidad, a cambios en la entrada de aguas profundas y a la disponibilidad de nutrientes (Sluijs et al., 2005 y referencias allí citadas). De esta manera, el registro cuantitativo de los quistes de dinoflagelados junto con el análisis sedimentológico del



miembro superior de la Fm. Río Turbio, permite la caracterización de las condiciones de aguas superficiales durante el Eoceno medio en el área de estudio.

### **3.2.2.1. Zona RN I**

Las muestras palinológicas exhiben una alta abundancia de *Enneadocysta dictyostila*. Esta especie pertenece a la familia extinta Areoligeraceae (Evitt, 1963) del orden Gonyaulacales y, por lo tanto, es considerado un quiste-G correspondiente a un dinoflagelado con hábitos alimenticios autotróficos, relacionados a aguas con baja productividad primaria. Röhl et al. (2004) relacionaron las máximas frecuencias de *Enneadocysta* spp. con sedimentos neríticos ricos en CaCO<sub>3</sub> (mayores concentraciones de nanoplancton calcáreo), sugiriendo aguas cálidas y en regiones neríticas externas. Los resultados sedimentológicos, junto con el estudio de diatomeas, muestran que este intervalo estratigráfico representa la porción más distal de un sistema dominado por flujos de densidad (AF 1; Rodríguez Raising, 2010; González Estebenet et al., 2012). Por esta razón, el predominio de *Enneadocysta dictyostila* es consistente con la porción más distal en un sistema de plataforma interna.

### **3.2.2.2. Zona RN II**

Comprende una asociación de quistes de dinoflagelados dominada por *Vozzhennikovia apertura*, y porcentajes más bajos de la *Deflandrea antarctica*. Ambas especies están relacionadas con aguas marinas someras frías circum-Antárticas (Wilson, 1967; Hannah, 1997; Mohr, 1990; MacPhail y Truswell, 2004; Röhl et al., 2004 y Warnaar et al., 2009), generados posiblemente por dinoflagelados heterótrofos (quistes-P), por lo que esta asociación sugiere altos niveles tróficos en el agua (Brinkhuis et al., 2003a,b;



Sluijs et al., 2003; Warnaar et al., 2009). Este intervalo estratigráfico comprende una asociación de facies interpretada como un ambiente estuárico (FA 2; Rodríguez Raising, 2014), caracterizado por un arrecife monoespecífico de *Crassostrea* sp. con rasgos tafonómicos que reflejan fluctuaciones en la tasa de salinidad. Tales variaciones, originadas probablemente por descargas fluviales hacia el área de depositación, habrían constituido un factor de estrés ambiental de gran importancia (Pearson et al., 2012; Rodríguez Raising, 2014). Es posible que la descarga de agua dulce haya favorecido la llegada de nutrientes, promoviendo así el predominio de especies heterotróficas (quistes-P). Es importante señalar que el creciente número de palinomorfos no marinos (Figura 2.3) refuerza la interpretación de un ambiente próximo a la línea de costa, a su vez que la presencia de diatomeas altamente fragmentadas, es consistente con un ambiente costero de alta energía (González Estebenet et al., 2012). Goodman (1979) indicó que un típico carácter en especies oportunistas es la baja diversidad en la asociación de quistes de dinoflagelados, las cuales han sido relacionadas con condiciones de estrés ambiental. *Vozzhennikovia apertura* ha sido registrada en asociaciones de la Fm. La Meseta en la Isla Seymour, donde reflejan ambientes marinos someros sujetos a condiciones de estrés (Cocozza y Clarke, 1992). Los altos porcentajes de *V. apertura* y la baja diversidad de quistes en la Zona II permiten suponer que este quiste habría sido desarrollado por una especie de dinoflagelado extinta tolerante a condiciones de estrés ambiental.

### **3.2.2.3. Zona RN III**

Las asociaciones de quistes de dinoflagelados de esta zona están dominadas por *Enneadocysta dictyostila* e *Impagidinium parvireticulatum*, ambas especies de ambientes más profundos. En la actualidad, la mayoría de las especies de *Impagidinium* se encuentran



en aguas neríticas a oceánicas (Marret y Zonneveld, 2003; Dale et al., 2006). Suponiendo que las preferencias ecológicas de estas especies han sido las mismas desde el Eoceno y teniendo en cuenta el enfoque actuo-paleontológico, el predominio de *Impagidinium* podría indicar una profundización de la zona de depositación y una creciente influencia de aguas oceánicas. Esta interpretación es congruente con los resultados del análisis de estratigrafía secuencial, los que proponen una superficie de máxima inundación en esta facies, con escasa influencia de mareas y un incremento de las conexiones marinas dentro de la AF 1 (Figura 2.1).

#### **3.2.2.4. Zona RN IV**

En las asociaciones de la parte inferior de esta zona, *Vozzhennikovia apertura* es extremadamente abundante, mientras que hacia el techo de la sección los quistes de dinoflagelados disminuyen y las asociaciones palinológicas están casi exclusivamente dominadas por palinomorfos no marinos. Esta zona corresponde a la asociación de facies (FA 3) depositada en un estuario con macrorestos vegetales (ej. hojas), que reflejan zonas costeras relativamente cercanas a las zonas con aportes fluviales. Además, las trazas fósiles indican condiciones de estrés ambiental (Pearson et al., 2012), lo cual es consistente con el predominio casi exclusivo de *Vozzhennikovia apertura* (véase Zona RN II). En la porción superior de la sección, la presencia de capas de carbón coincide con la abundancia de palinomorfos no marinos, lo que indicaría la transición de un ambiente costero a uno continental.

En todas las zonas estudiadas dominan las especies que forman parte de la asociación endémica-Antártica, a excepción de la muestra RT 15/1-6, donde es abundante



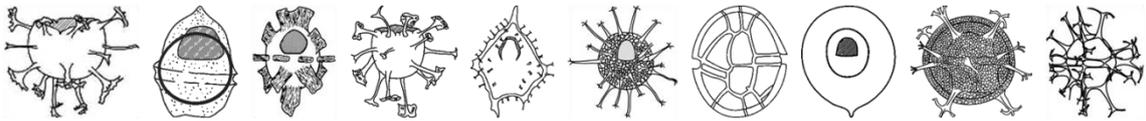
*Impagidinium parvireticulatum*. De esta manera, las diferencias taxonómicas reconocidas entre las zonas de la localidad Ruta Nacional 40 parecen estar reflejando las variaciones paleoambientales regionales (dos episodios de profundización) que ocurrieron antes de la profundización del Pasaje de Drake, en lugar de las modificaciones en los patrones de circulación oceánica relacionadas con cambios a escala tectónica.



---

## Capítulo 4

*Localidad Ea. Cancha Carrera*





Los materiales estudiados en este capítulo provienen de cuatro secciones que afloran al sudoeste de la provincia de Santa Cruz, integradas en un perfil de 410 metros de espesor, en las inmediaciones de la estancia Cancha Carrera (51°14'34''S, 72°15'26''O; Figuras 1.12 y 4.1). De acuerdo al esquema estratigráfico secuencial propuesto por Rodríguez Raising (2010), las muestras palinológicas analizadas provienen de las secuencias III-IX y corresponden al miembro superior de la Fm. Río Turbio. Se analizaron 17 muestras cuya ubicación estratigráfica se ilustra en la Figura 4.1. El tratamiento de extracción fisicoquímica y el estudio taxonómico se realizó según la metodología descrita en el Capítulo 1. Para cada muestra se contó un mínimo de 200 quistes de dinoflagelados identificados a nivel de especie, a excepción de las muestras de CC 2 y CC 13, para las cuales se contaron sólo 150 ejemplares debido a la baja abundancia de quistes de dinoflagelados.

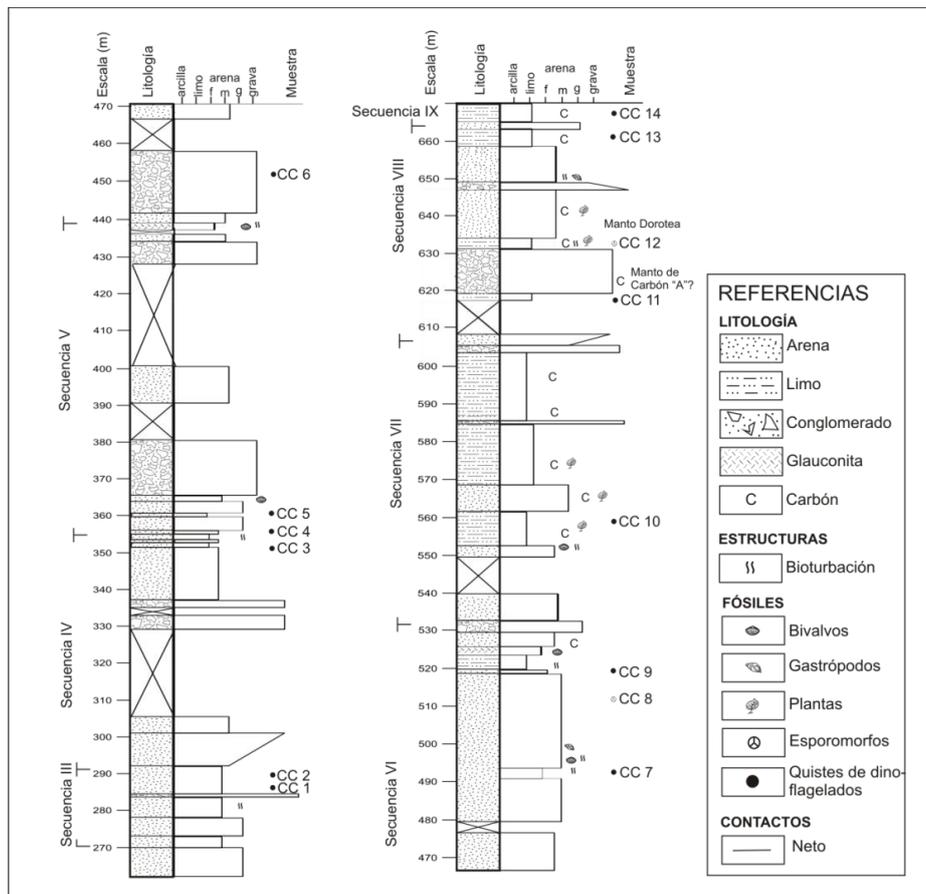


Figura 4.1. Perfil estratigráfico del miembro superior de la Fm. Río Turbio aflorante en la Ea. Cancha Carrera con la ubicación de las muestras analizadas.



## 4.1. RESULTADOS

Del total de 20 muestras analizadas en el miembro superior de la Fm. Río Turbio, 12 muestras contienen altas concentraciones de quistes de dinoflagelados marinos (CC 1 a CC 7, CC 9 a CC 11, CC 13 y CC 14), 2 muestras poseen sólo palinomorfos no marinos, principalmente polen, esporas y zigósporas de algas verdes características de agua dulce (CC 8 y CC 12), y 6 muestras ubicadas en la porción superior del perfil resultaron estériles (CC 15 a CC 20) (Tabla 1.1 y Figura 4.1). En la Tabla 2.1 se muestra un total de 27 especies registradas, el orden al cual pertenecen y la distribución biogeográfica (endémica o cosmopolita), de acuerdo a Bijl et al. (2011, 2013b) y Houben et al. (2013). La mayoría de los ejemplares se ilustran en las láminas 2.3 y 2.5. La composición cuantitativa de las asociaciones de dinoflagelados en los distintos niveles estudiados (Figura 4.2) permitió diferenciar cuatro biozonas (CC I – CC IV).

### 4.1.1. Zona CC I

Comprende las muestras CC 1 y CC 2, entre los 286 a 290 m medidos desde la base del perfil (Figura 4.1). Esta zona muestra el predominio de quistes de dinoflagelados típicos de la asociación endémica, con abundancia de *Deflandrea*, principalmente *D. antarctica* (33% y 38% respectivamente), seguida por *Enneadocysta dictyostila* (24 % y 25% ) y *Vozzhennikovia apertura* (10% y 13%). *Thalassiphora pelagica* se encuentra presente solamente en la muestra CC 1, alcanzando el 21% del total de quistes de dinoflagelados. Otras especies presentes son *Hystriosphæridium truswelliae*, *Turbiosphaera filosa* y *Spiniferites ramosus*.



#### **4.1.2. Zona CC II**

Comprende las muestras CC 3 a CC 6, entre los 290 a 450 m medidos desde la base del perfil. Esta zona presenta una alternancia en el predominio de quistes de dinoflagelados típicos de la asociación endémica. Las muestras CC 3, CC 4 y CC 5 se ubican entre los 350–360 m, mientras que la CC 6 se encuentra a los 452 m. Las muestras CC 3 y CC 6 registran las máximas frecuencias de *Enneadocysta dictyostila* (89% y 69%), con una baja representación de *Vozzhennikovia apertura* (1% en ambos casos). La muestra CC 4 se encuentra dominada por *V. apertura* (59%) con un menor porcentaje de *Enneadocysta dictyostila* (14%). La muestra CC 5 tiene un alta frecuencia de *Deflandrea antarctica* (43%), complementadas por *Enneadocysta dictyostila* (9%) y *Vozzhennikovia apertura* (19%).

#### **4.1.3. Zona CC III**

Abarca el intervalo entre los 492 y 560 m desde la base del perfil, y se encuentra representada por las muestras CC 7, CC 9 y CC 10, las que registran los máximos porcentajes de *Vozzhennikovia apertura* (87%, 97% y 85% respectivamente).

#### **4.1.4. Zona CC IV**

Comprende a las muestras CC 11, CC 12 y CC 14 entre ~617 y 670 metros desde la base de la sección. Se caracteriza por altos porcentajes de especies cosmopolitas, entre ellas, *Turbiosphaera filosa* (85%, 31% y 46%), protoperidináceas pertenecientes a los géneros *Selenopemphix* y *Lejeunecysta* (3, 38 y 13%), *Operculodinium* spp. (<20%) e *Impagidinium dispertitum* (<18%).



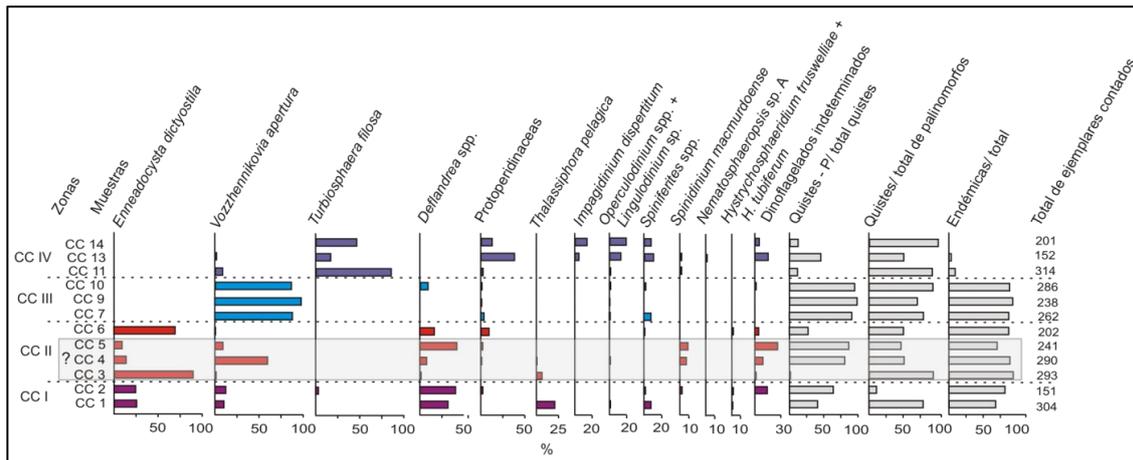


Figura 4.2. Distribución cuantitativa de quistes de dinoflagelados y zonas determinadas para el miembro superior de la Fm. Río Turbio.

## 4.2. DISCUSIÓN

### 4.2.1. Bioestratigrafía

En este trabajo se compara la distribución de quistes de dinoflagelados en las secciones analizadas con los rangos bioestratigráficos de las especies de dinoflagelados diagnósticos propuestas por Brinkhuis et al. (2003a), Sluijs et al. (2003), Stickley et al. (2004b) y Bijl et al. (2013b); con las zonas de dinoflagelados para el límite Eoceno tardío – Oligoceno (DA, Sluijs et al., 2003), y con las zonas de dinoflagelados de alta resolución del Pacífico Sur (SPDZ) para el Paleógeno de Bijl et al. (2013b) (Figura 4.3).

#### 4.2.1.1. Zona CC I

Se caracteriza por el predominio de *Deflandrea antarctica* complementadas por *Enneadocysta dictyostila*, *Vozzhennikovia apertura* y *Thalassiphora pelagica*. Las investigaciones realizadas en el Pacífico Sur, Brinkhuis et al. (2003a) y Bijl et al. (2013b) establecieron la PO de *Enneadocysta dictyostila* a los 45.5 Ma registrada en la porción media a superior de la Zona SPDZ10 (Luteciano medio, 46.2 Ma–45.2 Ma). En la Zona CC I se observa la PO de *Enneadocysta dictyostila*, la cual no fue registrada en



las muestras de las secuencias inferiores, equivalentes al miembro inferior de la Fm. Río Turbio (Guerstein et al., 2010c). Este evento permite acotar la edad máxima de esta zona a los 45,5Ma (Luteciano medio).

#### **4.2.1.2. Zona CC II**

En esta zona se encuentra la POC de *Enneadocysta dictyostila* registrada a los 45,2 Ma (Luteciano medio) en la Plataforma de Tasmania, evento que define la base de la Zona SPDZ11 (45.2 Ma-44 Ma, Bijl et al., 2013b). A su vez, *Enneadocysta dictyostila* es una de las especies características de la Zona SPDZ12 (Luteciano medio a Bartoniano temprano, 44.0 Ma–40.0 Ma) junto con *Thalassiphora pelagica*, *Arachnodinium antarcticum* y *Deflandrea antarctica* (Bijl et al., 2013a). La UO de *Hystrichosphaeridium truswelliae* a los 38.8 Ma (Brinkhuis et al., 2003a), sugiere una edad no menor al Bartoniano tardío. Por lo tanto, el rango de esta zona comprendería desde el Luteciano medio al Bartoniano tardío y puede correlacionarse con las zonas SPDZ11, SPDZ12 y la base de la SPDZ13 (Bijl et al., 2013b).

#### **4.2.1.3. Zona CC III**

La base de esta zona puede definirse a los 38.8 Ma por la UO de *Hystrichosphaeridium truswelliae* (Brinkhuis et al., 2003a). Las asociaciones de quistes de dinoflagelados que conforman la Zona CC III están integradas casi totalmente por *Vozzhennikovia apertura*. Como se mencionó en la Capítulo 3, los pulsos de máximas abundancias de *Vozzhennikovia* spp. se registran en el Océano Pacífico Sur entre los 50 Ma y los 33.5 Ma (Bijl et al., 2013b), sugiriéndose que los mismos reflejan cambios en los parámetros ambientales. Sin embargo, cabe mencionar que *Vozzhennikovia apertura* es una especie característica que la Zona SPDZ13 (Bijl et al., 2013b) cuyo techo se registra a los 35.95 Ma. En base a las asociaciones de quistes de dinoflagelados del



límite Eoceno tardío – Oligoceno del Océano Pacífico Sur, Sluijs et al. (2003) propusieron que la DA 1 está compuesta por máximos de *Vozzhennikovia apertura*, *Spinidinium macmurdoense*, *Deflandrea antarctica* y *Phthanoperidinium* spp., y que se extiende desde el Bartoniano tardío hasta el Priaboniano. El techo de la DA1 es sincrónico con el de la Zona SPDZ13 de Bijl et al. (2013b). De esta manera, la Zona CC III se puede correlacionar con la Zona SPDZ13 y con la DA 1, comprendiendo un rango de edad desde el Bartoniano tardío (~38.8 Ma) hasta la mitad del Priaboniano (35.95 Ma).

#### 4.2.1.4. Zona CC IV

En esta zona se observa un cambio significativo en las asociaciones de quistes de dinoflagelados; la asociación endémica-antártica se ve reemplazada por una asociación de taxa con distribución cosmopolita tales como *Turbiosphaera filosa*, Protoperidinaceae, *Impagidinium dispersitum*, *Operculodinium* spp., *Spiniferites* spp. (principalmente *S. pseudofurcatus*) y *Nematosphaeropsis* sp. A. Sluijs et al. (2003), Stickley et al. (2004a) y Houben et al. (2013) observaron un recambio similar durante el Eoceno tardío (~35.5 Ma) en el Océano Pacífico Sur, y lo relacionaron con el comienzo de la profundización del Conducto de Tasmania. Sluijs et al. (2003) definió una DA 2 con abundantes protoperidinaceas cosmopolitas, que se encuentran por encima de la DA 1 dominada mayoritariamente por especies endémicas. Este límite corresponde al techo de la Zona SPDZ 13 (ver Zona CC III). La DA 2 comprende un rango de edad entre los ~35.5–34 Ma, cuya base está determinada, entre otros eventos, por la POC de *Turbiosphaera filosa* a los 35.5 Ma (Sluijs et al., 2003, figure 2), y puede considerarse equivalente a la Zona CC IV.

Las UOs de *Turbiosphaera filosa*, *Vozzhennikovia apertura* y *Spinidinium macmurdoense* se reconocen a los 33.5 Ma (Brinkhuis et al., 2003a) y permiten



determinar una edad no más joven que Priaboniano tardío para la sección analizada. De esta forma, la edad propuesta para la Zona CC IV se extiende entre ~35.5 y 33.5 Ma. En resumen, las zonas CC I, CCII y CC III muestran asociaciones de quistes de dinoflagelados con predominio de taxa endémico-antárticas que entre los 45.5 Ma y los 35 Ma. Estas zonas pueden ser correlacionadas con las zonas SPDZ10-13 de Bijl et al. (2013b) y con la DA 1 de Sluij et al. (2003). La Zona CC IV, asignada el Priaboniano tardío (~35.5-33.5 Ma) contiene especies que presentan una distribución cosmopolita lo que permite correlacionarla con la DA 2. Así, el miembro superior de la Fm. Río Turbio en la localidad Ea. Cancha Carrera tendría una edad que varía entre 45,5 Ma (Luteciano medio) y 33,5 Ma (Priaboniano tardío). Es importante destacar que no se han registrado las especies diagnósticas del Oligoceno temprano que caracterizan a la DA 3 de Sluijs et al. (2003).

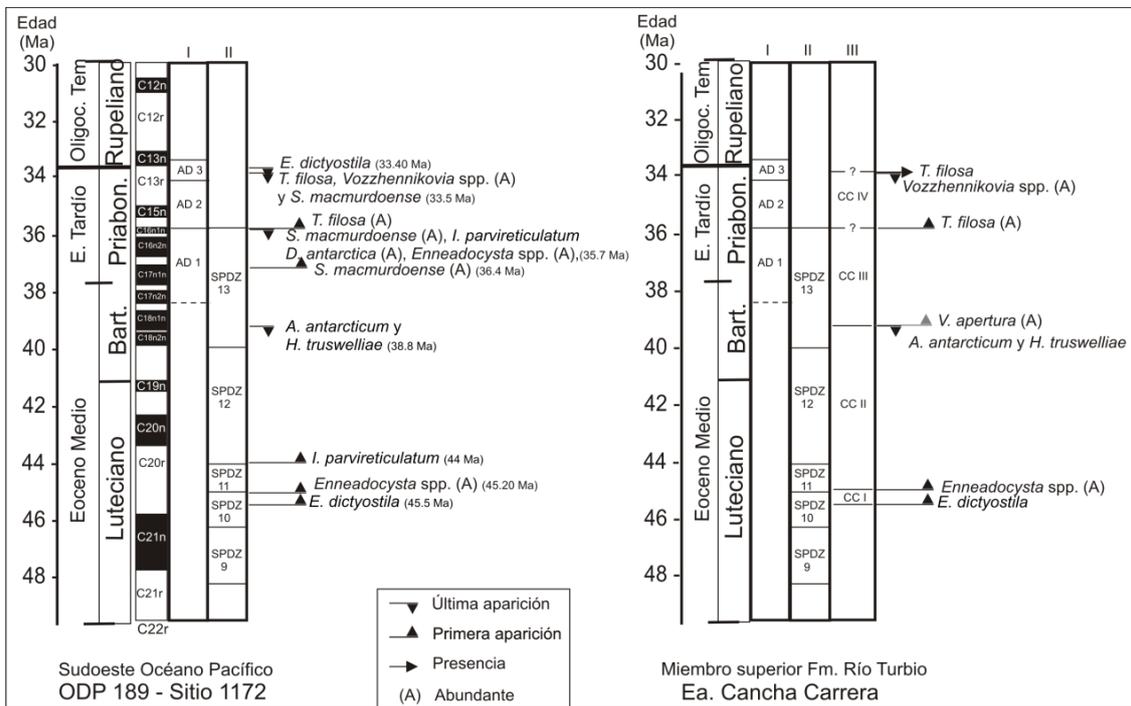


Figura 4.3. Eventos y zonas de quistes de dinoflagelados registrados en el miembro superior de la Fm. Río Turbio en la localidad Ea. Cancha Carrera, comparados con los eventos y zonas de quistes de dinoflagelados del Océano Pacífico Sur (Brinkhuis et al., 2003a; Sluijs et al., 2003; Bijl et al., 2013b). En gris claro se indican las especies cuya distribución estratigráfica difiere levemente de los patrones propuestos para el Océano Pacífico Sur. I, asociaciones de quistes de dinoflagelados (Dinocyst association, DA) propuestas por Sluijs et al. (2003). II, zonas de dinoflagelados de alta resolución del Pacífico Sur (South Pacific Dinocyst Zones, SPDZ) determinadas por Bijl, et al. (2013b). III, zonas de quistes de dinoflagelados de la localidad Ea. Cancha Carrera (CC).



## 4.2.2. Paleoambiente

### 4.2.2.1. Zona CC I

La zona inferior se define por el predominio de *Deflandrea antarctica* seguida en abundancia por *Enneadocysta dictyostila*, *Vozzhennikovia apertura* y *Thalassiphora pelagica*. Sluij et al. (2003, 2005) y Röhl et al. (2004) registraron predominancias alternantes de *Deflandrea* spp. y *Enneadocysta* spp. en el Eoceno medio de la plataforma de Tasmania. Dichos autores correlacionaron la alta abundancia de *Deflandrea* spp. (quistes–P) con los intervalos pobres en carbonato de calcio y ricos en nutrientes, mientras que los máximos de *Enneadocysta* spp. (quistes–G) coinciden con importantes concentraciones de carbonato de calcio. Basándose en esta información, Sluij et al. (2003, 2005) y Röhl et al. (2004) propusieron que los máximos porcentajes de *Deflandrea* indicarían aguas frías y condiciones eutróficas en ambientes someros, mientras que los máximos de *Enneadocysta* podrían reflejar aguas relativamente más cálidas, oligotróficas, en áreas de plataforma. *Thalassiphora pelagica* también se desarrollaría bajo condiciones ambientales neríticas externas (Pross y Brinkhuis, 2005). A su vez, en numerosos trabajos se relaciona a *Deflandrea antarctica* con *Vozzhennikovia apertura* (quistes–P), y se considera a ambas especies típicas de aguas circum-Antárticas frías, poco profundas y con altos niveles tróficos (Hannah, 1997; Mohr, 1990; Brinkhuis et al., 2003a, Sluijs et al., 2003, 2005; MacPhail y Truswell, 2004; Röhl et al., 2004; Warnaar et al., 2009; Bijl et al., 2011). Por lo tanto, de acuerdo a la composición taxonómica de la asociación de quistes de dinoflagelados es posible inferir un ambiente nerítico interno–externo. El análisis de estratigrafía secuencial sugiere que esta secuencia corresponde a la incisión de un pequeño valle que posteriormente fue colmatado durante un evento transgresivo (Rodríguez Raising, 2010). Las muestras aquí analizadas se localizan por encima de una capa guía con



colonias de briozoos bien preservadas, en depósitos mayormente en forma de lóbulos, generados por zonas costeras distales, coincidiendo de este modo, con el ambiente sugerido a partir del estudio de quistes de dinoflagelados.

#### **4.2.2.2. Zona CC II**

Esta zona se caracteriza por la alternancia de las máximas frecuencias de *Enneadocysta dictyostila*, *Deflandrea antarctica* y *Vozzhennikovia apertura*. Como se mencionó recientemente, en base a evidencias empíricas (por ejemplo Brinkhuis, 1994; Stover et al., 1996, Sluij et al., 2003, 2005; Pross y Brinhkuis 2005), se propone que *Enneadocysta dictyostila* representa a dinoflagelados de ambientes neríticos externos con aguas relativamente más cálidas y oligotróficas (quistes-G), mientras que *Deflandrea antarctica* y *Vozzhennikovia apertura* se correlacionan con ambientes marinos marginales fríos cercanos a la costa y condiciones eutróficas (quistes-P). De esta manera, los episodios de profundización y de baja disponibilidad de nutrientes se pueden relacionar con altas frecuencias de *Enneadocysta dictyostila*, mientras que los episodios de somerización y con alta productividad primaria se pueden asociar al predominio de *Deflandrea* spp. (Sluijs et al., 2005, Pross y Brinkhuis, 2005). Considerando la alternancia en el predominio de *Enneadocysta dictyostila* versus *Deflandrea* spp. y/o *Vozzhennikovia apertura*, se reconocen en esta zona dos ascensos relativos del nivel del mar.

#### **4.2.2.3. Zona CC III**

Las asociaciones de esta zona muestran una alta abundancia de *Vozzhennikovia apertura*, especie característica de aguas frías y someras con alta disponibilidad de nutrientes (Sluijs et al., 2003, 2005; Röhl et al., 2004; Warnaar et al., 2009; Bijl et al., 2011). Como se mencionó para las secciones de la localidad Ruta Nacional 40 (Capítulo



3), los intervalos donde predomina *Vozzhennikovia apertura* se pueden relacionar con ambientes estuáricos con importantes aportes continentales, lo que habría generado posiblemente cambios marcados en las concentraciones de salinidad. *Vozzhennikovia apertura* sería entonces, el quiste de un dinoflagelado tolerante a condiciones de estrés ambiental. El predominio casi exclusivo de *Vozzhennikovia apertura* en la Zona CC III del perfil expuesto en Ea. Cancha Carrera permite inferir un ambiente vinculado con áreas costeras sujeto a descargas fluviales.

Resulta importante mencionar que esta zona (CC III), y posiblemente las zonas CC I y II, se pueden correlacionar con la “Asociación de Dinoquistes 1” (DA 1) de Sluijs et al. (2003), reconocida en el Océano Pacífico Sur. Estos autores propusieron que los cambios entre asociaciones dominadas por *Vozzhennikovia* y/o *Deflandrea* (quistes-P) y asociaciones con predominio de *Enneadocysta* (quiste-G) son cíclicos a lo largo del Eoceno medio a tardío. Dichos cambios reflejarían condiciones cercanas a la costa con alta disponibilidad de nutrientes en el primer caso, y aguas profundas y oligotróficas en el segundo. Sluijs et al. (2003) también propusieron que las especies de dinoflagelados que producen quistes de resistencia se podrían haber adaptado a las condiciones de altas latitudes, mientras que la circulación oceánica posiblemente haya impedido una mezcla significativa de las poblaciones, a pesar de que quistes de dinoflagelados típicamente cosmopolitas como *Spiniferites* spp. y *Thalassiphora pelagica* co-ocurren, en cierta medida, con las comunidades endémicas.

#### **4.2.2.4. Zona CC IV**

En esta zona se observa un recambio de especies endémicas, dominantes en las zonas CC I-III, por taxa cosmopolitas. La base de esta zona (muestra CC 11) se encuentra dominada casi exclusivamente por *Turbiosphaera filosa*, donde se evidencia



una marcada variación en la forma, estructura y grado de unión de los procesos. Archangelsky (1969) en la sección superior de la FRT (testigo YCF/D-15) registró el polimorfismo en *Turbiosphaera filosa* y destacó distintos grados en el desarrollo morfológico de los quistes, siendo el morfotipo más avanzado el que presenta procesos claramente definidos (ver Capítulo 2 y 5). Pross (2001) y Pross y Schmiedl (2002) reconocieron una situación similar para *Thalassiphora pelagica*, una especie perteneciente a la misma subfamilia (Cribroperidinioidea), en estudios realizados en el Oligoceno del sudoeste de Alemania. Dichos autores propusieron que *Thalassiphora pelagica* habría tenido un ciclo de vida holoplanctónico con diferentes grados de desarrollo morfológico, siendo la fase más evolucionada la que presenta un quiste con perifragma bien expandido. Según dichos autores, el predominio de quistes con un desarrollo temprano o incompleto se correlaciona con episodios de máximos aportes fluviales, lo que provocaría un aumento en la productividad y una reducción en la salinidad de las aguas superficiales, como así también, una menor disponibilidad de oxígeno en la columna de agua más profunda. Para la parte superior de la Fm. Río Turbio, Rodríguez Raising (2010) sugirió un ambiente de depositación influenciado por descargas fluviales y procesos de retrogradación. Si bien se desconocen las causas de los distintos grados de desarrollo de *Turbiosphaera filosa*, es probable que la variabilidad de los procesos responda a factores ambientales semejantes a los que Pross (2001) y Pross y Schmiedl (2002) propusieron para *Thalassiphora pelagica*. Asimismo, la muestra CC 12, que se encuentra inmediatamente por encima, presenta palinomorfos no marinos, coincidiendo con el ambiente sugerido a partir del análisis sedimentológico y de estratigrafía secuencial (Rodríguez Raising, 2010).

Hacia el techo de la sección (muestras CC 13 y CC 14), se registra nuevamente una asociación con abundantes quistes de dinoflagelados donde se observa la



disminución de las especies endémicas y un aumento en la diversidad y abundancia de especies cosmopolitas. Entre ellas, se destacan las mayores proporciones de Protoperidinaceae, las cuales se asocian a aguas superficiales ricas en nutrientes (Pross y Brinkhuis, 2005; Zonneveld et al, 2010), mientras que los peridinioideos endémicos se encuentran considerablemente reducidos. Entre los gonyaulacoideos, se reconocen especies típicas de ambientes neríticos externos a oceánicos de los géneros *Nematosphaeropsis* e *Impagidinium* (Dale, 1996; Marret y Zonneveld, 2003), junto con *Operculodinium* spp. y *Lingulodinium* sp., taxa con distribución actual en ambientes neríticos internos a externos (Pross y Brinkhuis, 2005). Los ejemplares de *Turbiosphaera filosa* de estos niveles, en contraposición a lo observado en la muestra CC 11, se caracterizan por procesos bien desarrollados y son muy pocos los ejemplares que presentan un desarrollo incipiente de los mismos. Retomando la analogía con *Thalassiphora pelagica* y considerando que *Turbiosphaera filosa* pudo haber respondido de manera similar, en condiciones marinas normales (ausencia de descargas fluviales y aguas ricas en nutrientes), estas especies habrían formado parte de asociaciones diversas y solo se reconoce el morfotipo de mayor desarrollo. De esta manera, la parte cuspidal de la sección podría haberse depositado en áreas de plataforma externa sujeta a procesos de surgencia (*upwelling*) responsables de altas concentraciones de nutrientes en las aguas superficiales. De manera análoga, sobre la Plataforma Continental Argentina se reconocen actualmente procesos de afloramiento de aguas profundas a través de un mecanismo de surgencia acompañado del ingreso hacia el interior de la plataforma de aguas subsuperficiales de la Corriente de Malvinas. Este mecanismo ha sido corroborado utilizando modelos numéricos de circulación oceánica del Atlántico Sudoccidental (Palma et al., 2008; Combes y Matano, 2014) y es



consistente con los análisis de observaciones hidrográficas realizadas sobre la Plataforma Patagónica por Piola et al. (2010).

En resumen, en el perfil de la localidad Ea. Cancha Carrera se observan tres episodios de profundización, dos de ellos representados por altos porcentajes de *Enneadocysta dictyostila* y el último caracterizado por abundantes protopteridiniáceas, junto con *Impagidinium*, *Nematosphaeropsis* y otros indicadores oceánicos.

Las zonas CC I-III se encuentran dominadas por taxa endémicas, mientras que entre la Zona CC III y la Zona CC IV se observa un reemplazo de especies endémicas-antárticas (*Vozzhennikovia apertura* y *Deflandrea antarctica*) por taxa con distribución cosmopolita (*Turbiosphaera filosa*, *Operculodinium* spp. y protopteridiniáceas). El reemplazo de las especies endémicas por taxa cosmopolitas podría responder al inicio de los cambios en los patrones de circulación oceánica globales reconocidos a partir del Eoceno tardío - Oligoceno.

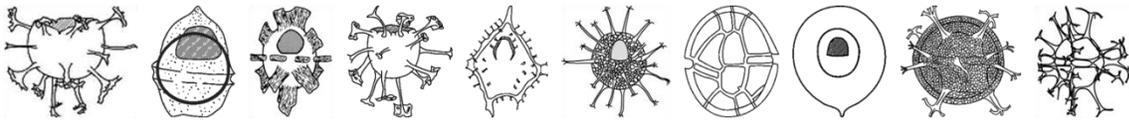




---

## Capítulo 5

### *Localidad Testigos YCF*





En este capítulo se presentan los resultados del estudio de las asociaciones de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio provenientes de testigos perforados por la empresa Yacimientos Carboníferos Fiscales (YCF) en el área tipo de la formación. Las muestras palinológicas de testigos YCF fueron previamente estudiadas por Archangelsky (1968, 1969) quién no sólo describió nuevos géneros y especies de quistes de dinoflagelados sino que también publicó la distribución de frecuencias relativas en una matriz de datos. De esta forma, fue posible acceder a la información original, la que una vez actualizada taxonómicamente, pudo ser comparada con los resultados obtenidos en las otras localidades analizadas.

Tomando como base los trabajos previos se plantearon los siguientes objetivos: 1) realizar una revisión y actualización taxonómica de las asignaciones realizadas por Archangelsky (1968, 1969); 2) estudiar varias muestras a partir de residuos recientemente mejorados con el fin de corroborar las asignaciones taxonómicas y la matriz de datos publicada en Archangelsky (1969); 3) establecer un marco bioestratigráfico para el miembro superior de la Fm. Río Turbio, y 4) reconstruir las condiciones paleoambientales en el área donde fueron tomados los testigos analizados.

Las asociaciones de quistes de dinoflagelados analizados en este capítulo fueron tomadas de una sección compuesta de 500 m de espesor sobre la base de tres testigos (D-15, D-16 y T-134). La muestra inferior proviene de los 346 m de profundidad y la superior de los 12 m. Nueve muestras (12, 33, 51, 130, 305, 308, 312, 318 y 346) corresponden al testigo D-15 ( $50^{\circ}45'14''\text{S}$ – $72^{\circ}01'39''\text{O}$ ); siete muestras (20, 30, 48, 87, 270 y 325) al testigo D-16 ( $50^{\circ}56'21''\text{S}$ – $72^{\circ}02'08''\text{O}$ ); cinco muestras (280, 306, 329, 334 y 337) al testigo T-



134 (50°35'59"S–72°13'40"O); y la muestra MS1 es una muestra de superficie (Figura 1.12 y 5.1; Tabla 1.1).

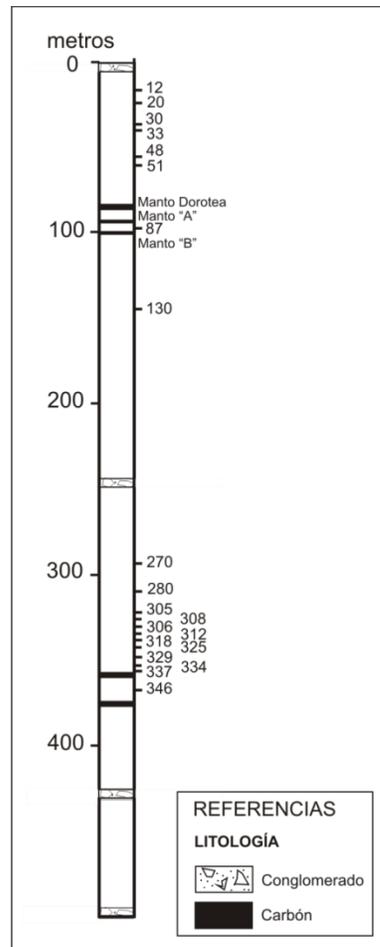


Figura 5.1. Secciones estratigráficas indicando el número de muestras. Modificado de Archangelsky 1969.

Las muestras estudiadas por Archangelsky fueron oxidadas con reactivo Shultze durante un lapso inferior a dos horas, procesamiento que pudo haber degradado a los quistes de protoperidinaceos. El medio de montaje utilizado fue glicerina-gelatina y las fotomicrografías realizadas por Archangelsky fueron tomadas con una cámara automática Orthomat (ver Capítulo 1, Materiales y método de estudio). Algunas de estas fotomicrografías fueron escaneadas para poder revisar las características morfológicas y actualizar las asignaciones taxonómicas. Los preparados microscópicos estudiados por



Archangelsky (1968, 1969) se encuentran almacenadas en el Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN). Los residuos correspondientes las muestras 12, 33, 48, 51, 87, 130, 305, 312 y 325 fueron concentrados y montados en glicerina-gelatina. Estos preparados están archivados en el LPUNS.

## 5.1. RESULTADOS

A partir del estudio de las muestras provenientes de los testigos YCF fue posible registrar un total de 31 especies de quistes de dinoflagelados las cuales se listan en la Tabla 2.1 junto con el orden al cual pertenecen y la distribución biogeográfica (endémica o cosmopolita) de acuerdo a Bijl et al. (2013b) y Houben et al. (2013). Vale destacar que en los nuevos recuentos se reconocieron especies previamente no registradas en la matriz de datos de Archangelsky (1969), como por ejemplo *Selenopemphix nephroides* y *Lejeunecysta* sp. (ambas especies pertenecientes a la familia Protoperidiniacea), *Nematosphaeropsis* sp. A e *Impagidinium dispersitum*. En la Lámina 2.4 se muestran los ejemplares tomados recientemente a partir de los nuevos preparados palinológicos. En la Lámina 2.6 se registran los ejemplares fotografiados por Archangelsky (1969). La composición cuantitativa de las asociaciones de quistes de dinoflagelados en los distintos niveles estudiados permitió definir tres zonas de quistes de dinoflagelados de carácter local (YCF I, YCF II e YCF II) (Figura 5.2).



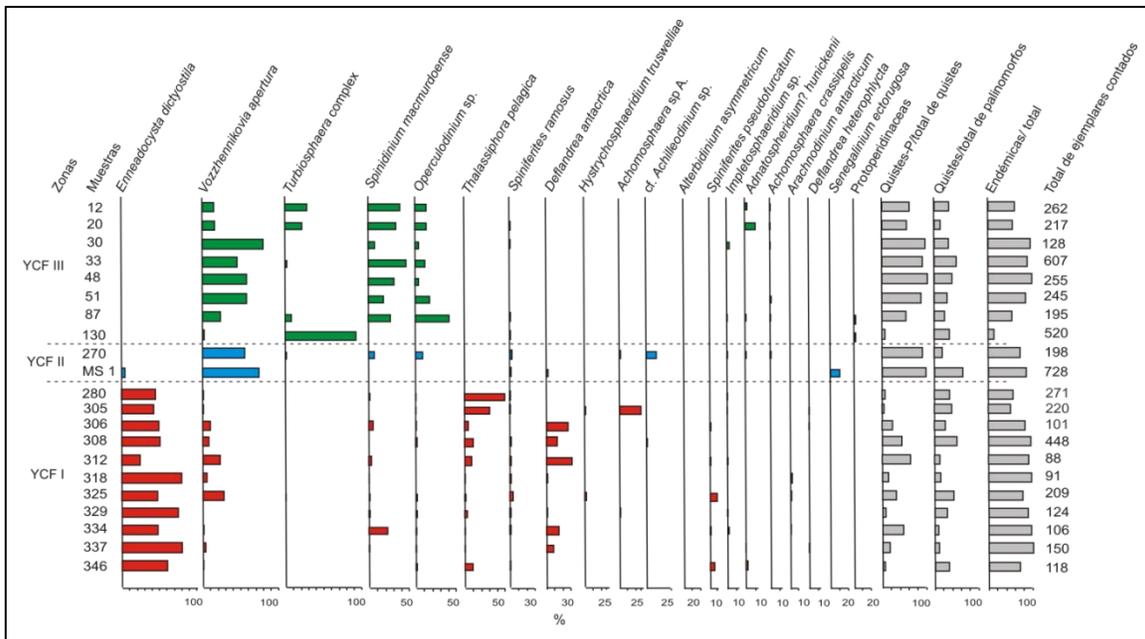


Figura 5.2. Distribución cuantitativa de quistes de dinoflagelados y zonas determinadas para el miembro superior de la Fm. Río Turbio en base al estudio de testigos de YCF.

### 5.1.1. Zona YCF I

Esta zona comprende la porción inferior a media del testigo integrado desde los 346 a los 280 m de profundidad, e incluye 11 muestras (346, 337, 334, 329, 325, 318, 312, 308, 306, 305 y 280). En esta zona *Enneadocysta dictyostila* es la especie dominante, con bajos porcentajes de quistes-P (2-63%), y altas representatividad de formas endémicas (47-100%). Los porcentajes de quistes de dinoflagelados/total de palinomorfos varían entre 3% y 49%, con un promedio de 26.3%.

Las muestras localizadas en la base del testigo (muestras 346 a 318), contienen las mayores frecuencias relativas de *Enneadocysta dictyostila* (46-87%). El espectro de quistes de dinoflagelados se complementa con bajos porcentajes de *Vozzhennikovia apertura* (<28%), *Spinidinium macmurdoense* (<27%), *Thalassiphora pelagica* (<10%), *Deflandrea*



*antarctica* (<16%), *Spiniferites* spp. (<16%), *Operculodinium* spp. (<3%) y *Arachnodinium antarcticum* (<1%). A pesar de que esta zona se encuentra ampliamente dominada por *E. dictyostila*, las muestras aquí encontradas presentan el mayor número de taxones de toda la sección.

La porción superior de la zona comprende las muestras 312 a 280 donde *Enneadocysta dictyostila* es la especie dominante (28-58%), seguida por *Thalassiphora pelagica* (4-51%), *Deflandrea antarctica* (<33%), *Achomosphaera* sp. A (<25%), *Vozzhennikovia apertura* (1-25%), *Spinidinium macmurdoense* (<7%), *Operculodinium* spp. (<3%) y *Spiniferites* spp. (<3%), entre otros.

#### **5.1.2. Zona YCF II.**

Comprende la porción media del testigo e incluye las muestras MS1 y 270. En esta zona se observa un significativo reemplazo de quistes de dinoflagelados donde se reconoce un bajo porcentaje o ausencia de *Enneadocysta dictyostila*, *Deflandrea antarctica* y *Thalassiphora pelagica*, y el predominio de *Vozzhennikovia apertura*, con altas frecuencias de quistes-P (92% y 87% para la muestra MS1 y 270, respectivamente), y de especies endémicas (85% para la muestra MS 1 y 75% para la muestra 270). La muestra MS1 presenta un marcado predominio de *Vozzhennikovia apertura* (75%) y algunos pocos representantes de *Senegalinium octorugosum* (14%), *Enneadocysta dictyostila* (6%), *Deflandrea antarctica* (4%) y *Spiniferites ramosus* (1%). La muestra 270 contiene *Vozzhennikovia apertura* (67%), *Spinidinium macmurdoense* (8%), *Operculodinium* spp. (8%) y *Spiniferites ramosus* (1%). El porcentaje de quistes de dinoflagelados/total de palinomorfos es de 62% y 17% para las muestras MS1 y 270, respectivamente.



### 5.1.3. Zona YCF III

Esta zona representa la parte alta del perfil desde los 130 a 12 metros de profundidad y comprende 8 muestras (130, 87, 51, 48, 33, 30, 20 y 12). La muestra 130 presenta casi exclusivamente *Turbiosphaera filosa* (93%), y unos pocos ejemplares de *Vozzhennikovia apertura* (5%), por lo que es bajo el porcentaje de quistes-P (5%). En las siete muestras restantes (12-87), predomina *Vozzhennikovia apertura* (17-89%) y, en menor medida, *Spinidinium macmurdoense* (9-48%) y *Operculodinium* spp. (4-40%). Hacia el techo de la sección (muestras 20 y 12) se observa *Turbiosphaera filosa* (22-27%) y algunos ejemplares de *Adnatosphaeridium? hunickenii* (3-12%). El porcentaje de quistes de dinoflagelados/total de palinomorfos varía entre 17% y 62%, con un promedio de 32%.

## 5.2. DISCUSIÓN

### 5.2.1. Bioestratigrafía

El rango de edad asignado a cada zona fue determinado teniendo en cuenta la distribución de las especies de quistes de dinoflagelados diagnósticos en las zonas paleógenas del Océano Pacífico Sur (Brinkhuis et al., 2003a; Sluijs et al., 2003; Bijl et al., 2013b, ver Capítulo 1). Aunque la mayoría de las especies de quistes de dinoflagelados tienen rangos estratigráficos extensos, algunos de los taxones reconocidos son buenos marcadores bioestratigráficos que contribuyen a establecer edades máximas y mínimas para las zonas definidas en estos testigos (Figura 5.3).



### 5.2.1.1. Zona YCF I

Se encuentra dominada por *Enneadocysta dictyostila* cuya POC en el Océano Pacífico Sur se registra a los 45.2 Ma (Luteciano tardío), marcando la base de la Zona SPDZ11 de Bijl et al. (2013b), y determinando la edad máxima para las muestras de la Zona I. Solamente en esta zona se encuentra presente *Arachnodinium antarcticum* e *Hystrichosphaeridium truswelliae*, importantes marcadores bioestratigráficos que presentan sus UOs en la base de la Zona SPDZ13, a los 38.8 Ma (Bartoniano medio, Bijl et al. 2013b). De esta manera, estos eventos de quistes de dinoflagelados permiten determinar una edad comprendida entre los 45.5 Ma y los 38.8 Ma (Luteciano medio a Bartoniano medio) para la Zona YCF I, haciendo posible su correlación con las zonas SPDZ11, SPDZ12 y la base de la SPDZ13 de Bijl et al. (2013b).

### 5.2.1.2. Zona YCF II

La base de esta zona puede establecerse a los 38.8 Ma debido a las UOs de *Arachnodinium antarcticum* y de *Hystrichosphaeridium truswelliae* en el techo de la zona infrayacente. La composición taxonómica de esta zona, con un alto predominio de *Vozzhennikovia apertura*, no nos permite establecer la edad mínima de la misma debido a que esta especie tiene un rango estratigráfico extenso, que va desde los 50 Ma a los 33.5 Ma (Brinkhuis et al., 2003a; Bijl et al., 2013b). Sin embargo, resulta importante mencionar que la presencia abundante *Vozzhennikovia apertura* es reconocida como un bioevento significativo de la Zona SPDZ13 (Bijl et al., 2013b). A su vez, los biocrones de las especies que se encuentran en este intervalo estratigráfico (*Senegalinium octorugosum*, *Spinidinium macmurdoense*, *Operculodinium* spp., *Enneadocysta dictyostila*, *Deflandrea antarctica* y



*Spiniferites ramosus*) tampoco permiten acotar la edad mínima de esta zona. Sin embargo, los biocrones de estas especies son compatibles con las edades propuestas para la parte inferior (Zona YCF I) y superior (Zona YCF III) de los testigos analizados.

### **5.2.1.3. Zona YCF III**

La POC de *Spinidinium macmurdoense* a los ~37 Ma, es un evento significativo en la Zona SPDZ13 (Bijl et al., 2013b) y sugiere una edad no mayor que Priaboniano temprano para esta zona. La UOC de *Spinidinium macmurdoense* a los 33.5 Ma (Brinkhuis et al., 2003a) permite determinar una edad no más joven que Priaboniano para toda la sección analizada. Además de la afinidad con la Zona SPDZ13 de Bijl et al. (2013b), la Zona YCF III se puede correlacionar con la Asociación de Dinoquistes 1 (Sluij et al., 2003), donde son características *Vozzhennikovia apertura* y *Spinidinium macmurdoense*.

De manera, consistente con lo registrado en los perfiles que afloran en la Ruta 40 (Capítulo 2), los rangos de las especies halladas en los testigos YCF permiten establecer una correlación con las zonas SPDZ11 a SPDZ13 de Bijl et al. (2013a) y con la Asociación de Dinoquistes 1 de Sluij et al. (2003), y proponer una edad para el miembro superior de la Fm. Río Turbio entre los 45.2 Ma (Luteciano medio) y los 33.5 Ma (Priaboniano tardío).



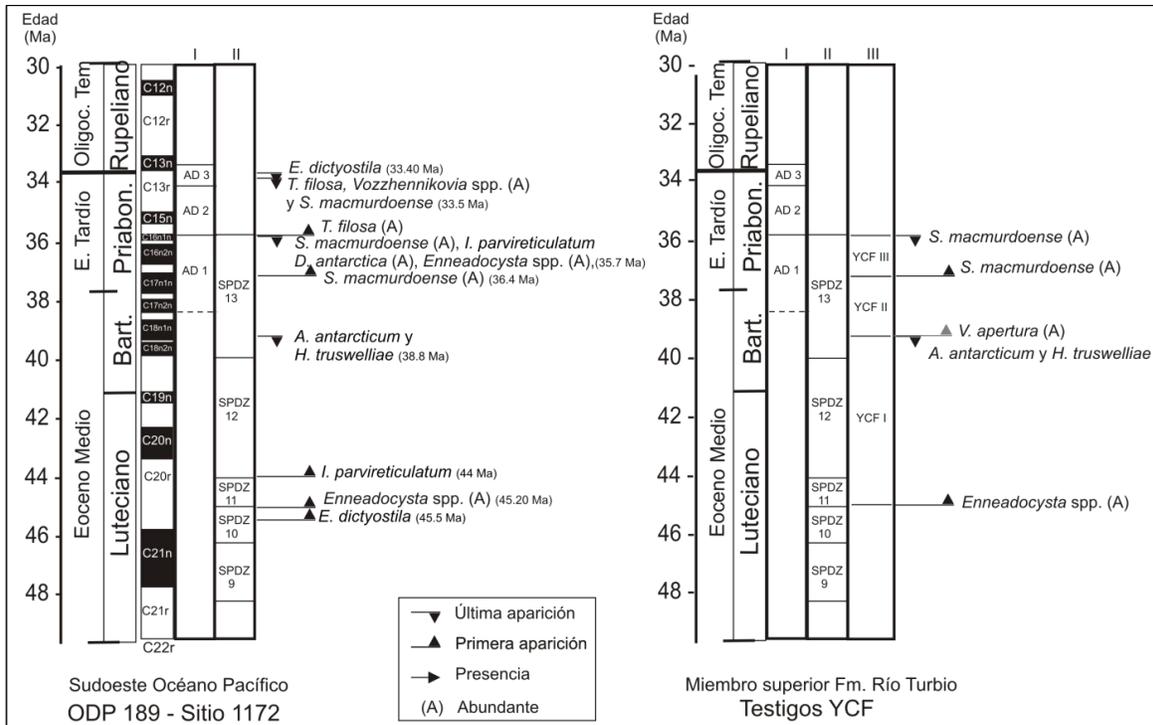


Figura 5.3. Eventos y zonas de quistes de dinoflagelados registrados en el miembro superior de la Fm. Río Turbio en testigos de YCF, comparados con los eventos y zonas de quistes de dinoflagelados del Océano Pacífico Sur (Brinkhuis et al., 2003a; Sluijs et al., 2003; Bijl et al., 2013a).

## 5.2.2. Paleoambiente

### 5.2.2.1. Zona YCF I

Comprende una asociación de quistes de dinoflagelados dominadas por *Enneadocysta dictyostila*. En estudios realizados por el ODP Sitio 1172D, los altos porcentajes de *Enneadocysta* spp. se encuentran relacionados con sedimentos neríticos ricos en  $\text{CaCO}_3$  sugiriendo la presencia de aguas cálidas y condiciones alejadas de la costa (Röhl et al., 2004). Por lo tanto, *Enneadocysta dictyostila* es considerado un miembro de la asociación endémica-Antártica tolerante a temperaturas del agua de mar superficial relativamente cálidas (Guerstein et al., 2010a). Esta clasificación es consistente con la



presencia de esta especie en sitios con latitudes medias y bajas del Océano Atlántico Sudoccidental (Guerstein y Daners, 2010; Guerstein et al., 2010c). A su vez, en los afloramientos de la Ruta Nacional 40 (Capítulo 3), se ha relacionado a *Enneadocysta* spp. con un ambiente distal de plataforma interna. De esta manera, el predominio de *Enneadocysta dictyostila* en la Zona I indicaría un ambiente nerítico interno.

Hacia la parte superior de la Zona YCF I se observa una mayor abundancia de *Deflandrea antarctica*, especie heterotrófica característica de ambientes neríticos internos, y posteriormente un incremento de *Thalassiphora pelagica*, especie comúnmente encontrada en ambientes neríticos externos (al igual que *Enneadocysta dictyostila*) (Pross y Schmiedl, 2002; Sluijs et al., 2005; Pross y Brinkhuis, 2005). De esta manera, la presencia de *Deflandrea antarctica* podría responder a pequeñas fluctuaciones del nivel del mar dentro de un ambiente distal de plataforma interna.

#### **5.2.2.2. Zonas YCF II y YCF III**

Se observa un importante reemplazo de especies tales como *Enneadocysta dictyostila*, *Deflandrea antarctica* y *Thalassiphora pelagica* por *Vozzhennikovia apertura* y *Spinidinium macmurdoense*, junto con ejemplares de *Operculodinium* spp. y *Turbiosphaera filosa* (Figura 5.2). Como ya se ha mencionado en los capítulos 3 y 4, los altos porcentajes de *Vozzhennikovia apertura* se encuentran inversamente relacionados con las concentraciones de CaCO<sub>3</sub>, lo que sugiere la afinidad de esta especie con aguas relativamente frías. *Vozzhennikovia* y *Spinidinium* (quistes-P), son frecuentes en depósitos eocenos marinos marginales de la plataforma de Tasmania (Sluijs et al., 2009), y su abundancia se relaciona con altos niveles tróficos (Brinkhuis et al., 2003a,b; Sluijs et al., 2003; Warnaar et al., 2009). De acuerdo al análisis sedimentológico realizado en el área de



estudio por Rodríguez Raising (2010) y Pearson et al. (2012), la Fm. Río Turbio se habría depositado en un ambiente sujeto a importantes descargas fluviales, sugiriendo que estas podrían haber causado el aumento en la disponibilidad de nutrientes en las aguas cercanas a la costa, y que *Vozzhennikovia apertura*, muy abundante en depósitos marinos marginales, habría sido una especie tolerante a condiciones de estrés ambiental (ver Capítulo 3). Esta interpretación es consistente con la abundancia de *Operculodinium* spp. en la porción superior del miembro superior de la Fm Río Turbio, que constituye un complejo de especies dominante en depósitos neríticos internos (Pross y Brinkhuis, 2005).

El nivel correspondiente a los 130 metros de profundidad contiene altos porcentajes de *Turbiosphaera filosa*, especie que muestra una marcada variación en la forma, estructura y grado de unión de los procesos. Archangelsky (1969) registró el polimorfismo de *Turbiosphaera filosa* y destacó distintos grados en el desarrollo morfológico de los quistes, siendo el estado más evolucionado el que presenta procesos claramente definidos (lámina 4 figuras 2, 8, 9). En las muestras recientemente estudiadas se pudo apreciar dicha variación morfológica (Lámina 2.4/10-12) la cual, de acuerdo a lo explicado en el Capítulo 4 y teniendo en cuenta lo propuesto por Pross (2001) y Pross y Schmiedl (2002) para un polimorfismo similar observado en *Thalassiphora pelagica*, podría relacionarse con condiciones parcialmente anóxicas de la columna de agua vinculadas posiblemente con flujos de densidad o importantes descargas fluviales. Sin embargo, vale mencionar que están bien registrados los períodos anóxicos en ambientes actuales de aguas profundas, mientras que su reconocimiento en las sucesiones fósiles se encuentra dificultado debido al corto período de tiempo involucrado (Carmona y Ponce, 2011).

Aunque la asociación de quistes de dinoflagelados muestra un recambio de especies significativo (*Enneadocysta dictyostila*, *Deflandrea antarctica* y *Thalassiphora pelagica* por



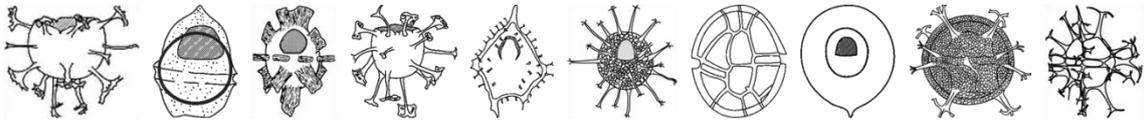
*Vozzhennikovia apertura*, *Spinidinium macmurdoense*, *Turbiosphaera filosa* y *Operculodinium* spp.) entre las zonas YCF I - III, siempre son abundantes las especies que forman parte de la asociación endémica-Antártica a excepción de la muestra 130, donde domina *Turbiosphaera filosa*. Por lo tanto, las diferencias entre las zonas podrían reflejar cambios paleoambientales regionales ocurridos antes de la profundización del Pasaje de Drake, en lugar de un cambio en los patrones de circulación oceánica global.



---

## Capítulo 6

*Correlación entre las localidades Ruta Nacional 40,  
Ea. Cancha Carrera y Testigos YCF*





## **6.1. ZONACIÓN DE QUISTES DE DINOFLAGELADOS PARA EOCENO MEDIO A TARDÍO EN LA CUENCA AUSTRAL**

En este capítulo se correlacionan las zonas de las distintas localidades estudiadas con el objetivo de integrar el registro estratigráfico de los quistes de dinoflagelados hallados en la Fm. Río Turbio, definir una zonación para el Eoceno medio a tardío y proponer una evolución paleoambiental del sector sudoccidental de la Cuenca Austral, considerando las asociaciones analizadas en el miembro superior de la Fm. Río Turbio. En base a la correlación de las zonas determinadas en las distintas localidades (Figura 6.1, 6.2), se establecieron 6 zonas bioestratigráficas para el miembro superior de la Fm. Río Turbio (FRT 1-6) cuyas características se resumen en la Tabla 6.1.

### **6.1.1. Zona FRT 1: reconocida en la localidad Ea. Cancha Carrera como Zona CC I.**

La Zona FTR 1 no puede ser más antigua que el Luteciano medio debido a la PO de *Enneadocysta dictyostila*, cuya primera aparición se registra a los 45.5 Ma (Bijl et al., 2013b). Su techo está definido por la POC de *Enneadocysta dictyostila* (45.2 Ma). Esta zona se puede correlacionar con la porción media a superior de la Zona SPDZ10 (Luteciano medio, 46.2 Ma–45.2 Ma) de Bijl et al. (2013b).

Edad: Luteciano medio.

Observaciones: La Zona FRT 1 no aflora en las secciones de la Ruta Nacional 40 ni se ha reconocido en los testigos YCF. En la Cuenca Austral, esta zona puede relacionarse con la base de la Fm. Leticia aflorante en el Río de la Turba, en el norte de la provincia de Tierra del Fuego (Guerstein et al., 2008) y con la Fm. Leña Dura en Chile (Cookson y Cranwell 1967).



### **6.1.2. Zona FRT 2: reconocida en las tres localidades como zonas RN I, CC II y YCF I, y en la parte superior de la Fm. Man Aike.**

La base de esta zona está definida por la POC de *Enneadocysta dictyostila* que, en los testigos de la Plataforma de Tasmania, se registra a los 45.2 Ma. El techo está acotado por las UOs de *Hystriosphæridium truswelliae* y *Arachnodinium antarcticum*, las cuales están datadas a los 38.8 Ma en los testigos del Océano Pacífico Sur mencionados anteriormente (Brinkhuis et al., 2003a,b). El intervalo estratigráfico sugerido se corresponde con las zonas SPDZ11, SPDZ 12 y base de la SPDZ13. La parte inferior de la FRT 2 reconocida en CC II (señalada en gris en la Figura 6.1 y 6.3), donde se determinó la POC de *Enneadocysta dictyostila*, no aflora en las secciones de la Ruta Nacional 40 ni se ha registrado en los testigos YCF. La parte superior de la Zona FRT 2 (reconocida en RN I, parte superior de CC II y YCF I) muestra una alta correlación con los niveles superiores de la Fm. Man Aike que aflora al sur del Lago Argentino (Guerstein et al., 2014). En base a edades isotópicas de  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  (Casadio et al., 2009) y a resultados del análisis de foraminíferos (Malumián, 1990), nanofósiles calcáreos (Concheyro, 1991) y quistes de dinoflagelados (Guerstein et al., 2014) se propuso que la Fm. Man Aike se habría depositado entre los 42 y 39 Ma. Esta correlación sugiere una edad eocena media (Luteciano tardío a Bartoniano temprano) para la parte superior de la Zona FRT 2, lo cual permitiría compararla con la zona de quistes de dinoflagelados SPDZ12 designada por Bijl et al. (2013b). Cabe destacar que aproximadamente a los 40 Ma se registra el Óptimo Climático del Eoceno Medio (*Middle Eocene Climatic Optimum*, MECO), un episodio de calentamiento global de ~500.000 años de duración, definido por Bohaty y Zachos (2003), que interrumpe la tendencia de enfriamiento que caracteriza a gran parte del Eoceno. Se estima que



durante este evento la temperatura del agua superficial del mar ascendió entre 3 y 6°C alcanzando temperaturas de hasta 28°C (Bijl et al., 2010).

Edad: parte inferior: Luteciano medio – Luteciano tardío. Parte superior: Luteciano tardío – Bartoniano medio.

Observaciones: En la Cuenca Austral esta zona puede correlacionarse con la parte superior de la Fm. Man Aike (Guerstein et al., 2014) y con la parte alta de la Fm. Leticia en la sección Río de la Turba, en el noreste de Tierra del Fuego (Guerstein et al., 2008).

### **6.1.3. Zona FRT 3: reconocida en las tres localidades como zonas RN II, CC III y YCF II.**

La base de esta zona se define por la UO de *Hystrichosphaeridium truswelliae* y *Arachnodinium antarcticum*, datados por Brinkhuis et al. (2003) a los 38.8 Ma, y por la POC de *Vozzhennikovia apertura*. Esta especie registra máximos de abundancia desde los ~50 Ma en la Plataforma de Tasmania y no resulta ser un buen indicador bioestratigráfico a gran escala ya que parece responder a factores ambientales (Bijl et al., 2013). El techo de la Zona FRT 3 está delimitado por la POC de *Impagidinium parvireticulatum*.

Edad: Bartoniano tardío.

Observaciones: A pesar de que *Vozzhennikovia apertura* no es un buen indicador estratigráfico, sus máximas abundancias son útiles en correlaciones locales y permiten vincular tentativamente a la Zona FRT 3 con la Fm. Loreto en Chile (Archangelsky y Fasola 1971).



#### **6.1.4. Zona FRT 4: reconocida en la localidad Ruta Nacional 40 como Zona RN III.**

La base de esta zona puede definirse por la presencia abundante de *Impagidinium parvireticulatum*. La PO de esta especie es registrada desde los 44 Ma en la Plataforma de Tasmania. Sin embargo, en la Fm. Río Turbio este evento parece responder a condiciones ambientales relacionadas al episodio de máxima inundación reconocida en el sector sudoccidental de la Cuenca Austral (Capítulo 3). Si bien en el Océano Pacífico Sur la UOC de *Enneadocysta dictyostila* y la UO de *Impagidinium parvireticulatum* se reconocen a los 35.7 Ma y 35.5 Ma, respectivamente, el techo de esta zona está determinado por la POC de *Spinidinium macmurdoense*, registrado a los 36.4 Ma por Brinkhuis et al. (2003a). Podría tratarse de una zona análoga a la zona de quistes de dinoflagelados SPDZ13 definida por Bijl et al. (2013b).

Edad: Priaboniano temprano.

Observaciones: Esta zona no se registra en la localidad Ea. Cancha Carrera ni en los testigos YCF. En la localidad Ea. Cancha Carrera los niveles pelíticos son escasos, impidiendo un registro palinológico continuo. La ausencia de esta especie oceánica en la localidad YCF puede deberse a que los testigos tienen una posición más marginal dentro de la cuenca, o también es posible que las muestras de los niveles equivalentes, ubicados en la porción media de los testigos no hayan resultado palinológicamente fértiles.

#### **6.1.5. Zona FRT 5: reconocida en la localidad YCF como YCF III y tentativamente en la localidad Ruta Nacional 40 como RN IV.**

Teniendo en cuenta la POC y la UOC de *Spinidinium macmurdoense* determinadas por Brinkhuis et al. (2003a), la base de esta zona puede definirse a los ~36.4 Ma y el techo a los 35.7 Ma. La presencia de *Vozzhennikovia apertura* y la POC



de *Spinidinium macmurdoense* son bioeventos significativos de la Zona SPDZ13 de Bijl et al. (2013b) y de la DA 1 de Sluijs et al. (2003), cuyos techos son sincrónicos y corresponden aproximadamente a los 35.5 Ma en Sluijs (2003) y a los 35.95 Ma en Bijl et al. (2013b).

Edad: Priaboniano medio.

Observaciones: Las muestras de la localidad Ruta Nacional 40 contienen casi exclusivamente *Vozzhennikovia apertura*, elemento que permite la correlación con la Zona YCF III, donde esta especie es altamente dominante. En la localidad Ea. Cancha Carrera esta zona no fue registrada. En esta zona se registra la presencia del manto de Carbón A (Archangelsky 1969; Rodriguez Raising, 2010).

#### **6.1.6. Zona FRT 6: reconocida en la localidad Ea. Cancha Carrera como Zona CC IV.**

Su base coincide con la UOC de *Spinidinium macmurdoense* y la POC de *Turbiosphaera filosa*, eventos datados aproximadamente a los 35.7 Ma y 35.5 Ma, respectivamente (Brinhkuis et al., 2003a; Sluijs et al., 2005). La POC de *Turbiosphaera filosa*, es uno de los eventos que marcan la base de la DA 2 (~35.5–34 Ma) en el Océano Pacífico Sur (Sluijs et al., 2003), asociación donde comienzan a predominar las especies con distribución cosmopolita. Esta zona no puede ser más joven que el Priaboniano tardío por la presencia de *Vozzhennikovia apertura*, *Spinidinium macmurdoense* y *Turbiosphaera filosa*, cuyas UO están datadas a los 33.5 Ma en los testigos del ODP 189, Plataforma de Tasmania (Bijl et al., 2013).

Edad: Priaboniano tardío.

Observaciones: Sluijs et al. (2003), Stickley et al. (2004b) y Houben et al. (2013) relacionan el reemplazo de especies endémicas por taxa cosmopolitas con el comienzo



de la profundización del conducto de Tasmania, datado por magnetoestratigrafía aproximadamente a los ~35.5 Ma (Priaboniano).

En resumen, la distribución de los quistes de dinoflagelados en las secciones estudiadas se correlacionan con las DA 1 y 2 de Sluijs et al. (2003) y con las zonas de quistes de dinoflagelados SPDZ10 a SPDZ13 de Bijl et al. (2013b). Estas comparaciones permiten establecer un rango de edad desde los 45.5 Ma (Luteciano medio) hasta los 33.5 Ma (Priaboniano tardío) para el miembro superior de la Fm. Río Turbio.



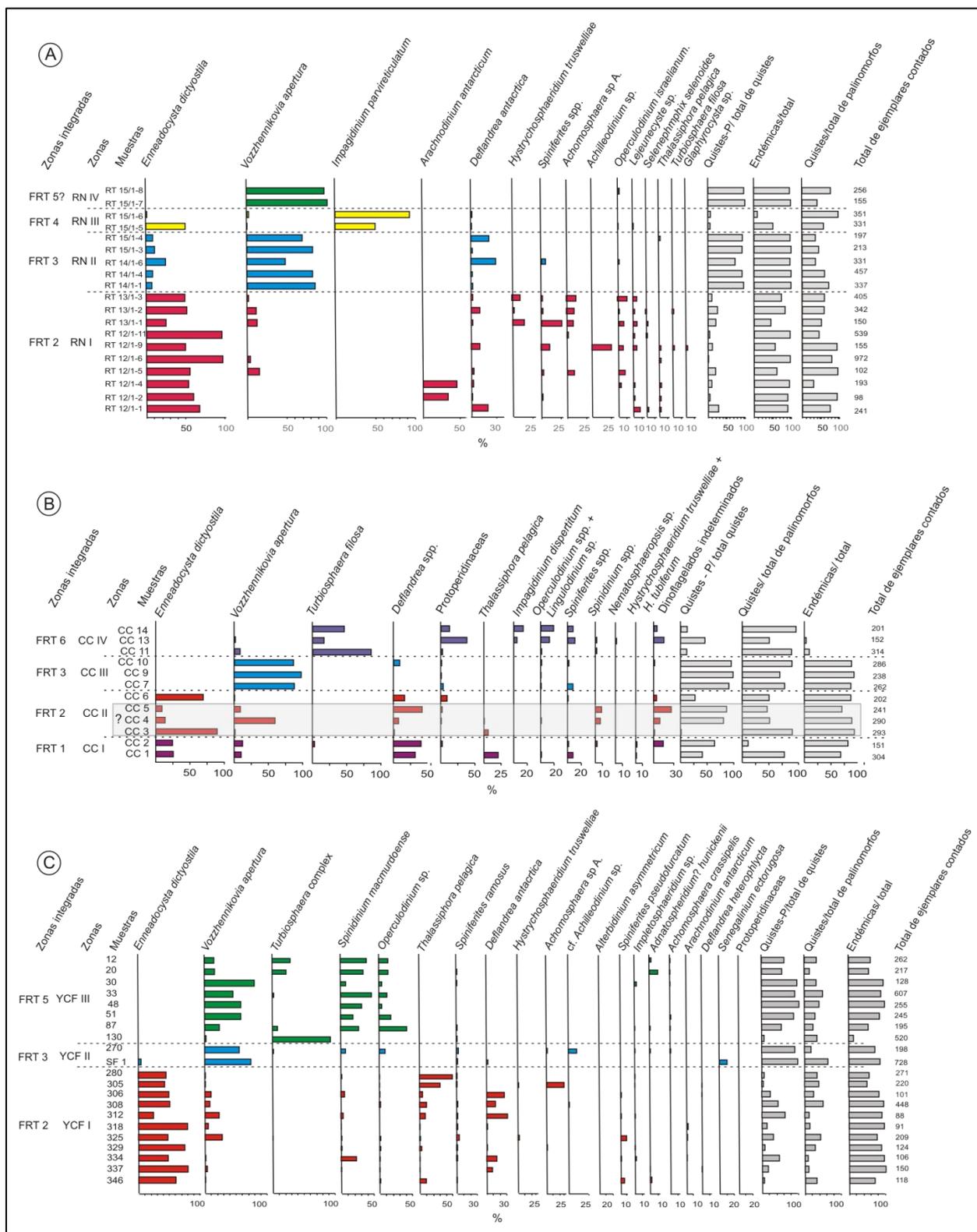


Figura 6.1. Diagrama de frecuencias de las asociaciones de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio correspondientes a las localidades: A. Ruta Nacional 40 (RN); B. Ea. Cancha Carrera (CC) y C. Testigos YCF (YCF).



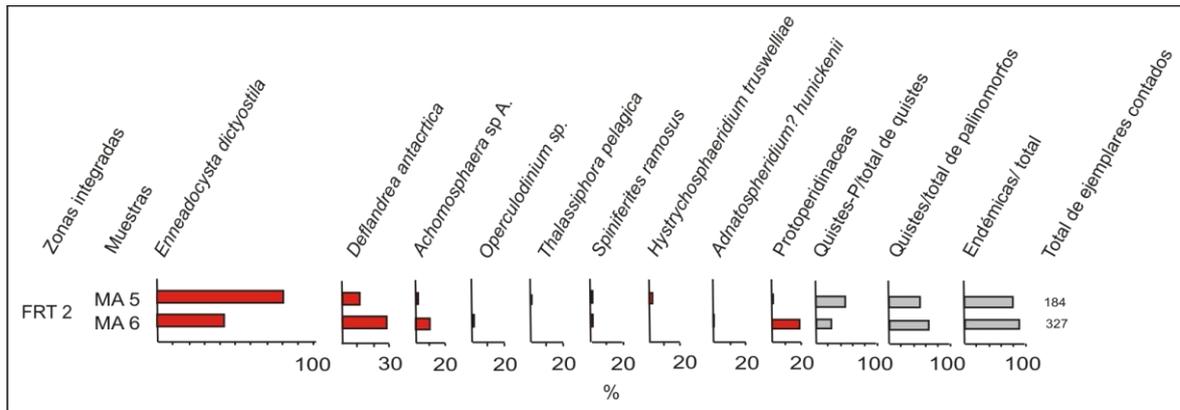


Figura 6.2. Diagrama de frecuencias de las asociaciones de quistes de dinoflagelados de la Fm. Man Aike. Modificado de Guerstein et al. (2014).

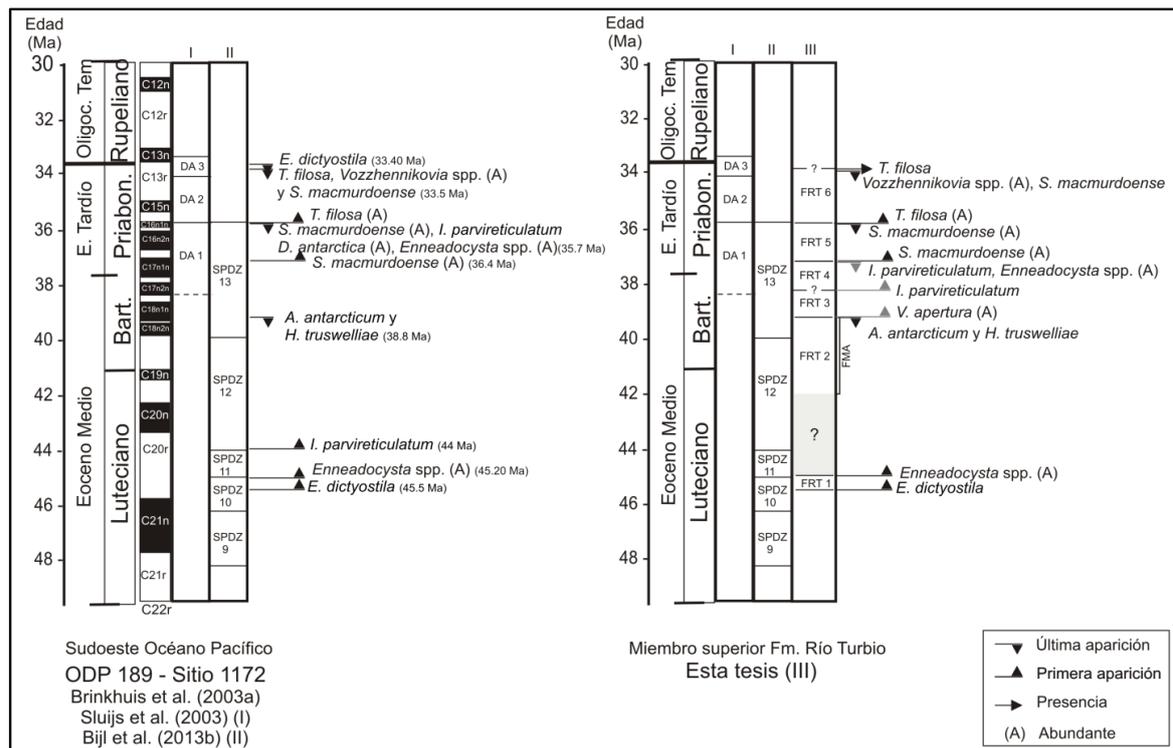


Figura 6.3. Eventos de quistes de dinoflagelados y biozonas registrados en el miembro superior de la Fm. Río Turbio, comparados con los datos y zonas de quistes de dinoflagelados del Océano Pacífico Sur (Brinkhuis et al., 2003a; Sluijs et al., 2003; Bijl et al., 2013b). En gris claro se indican las especies cuya distribución estratigráfica difiere levemente de los patrones propuestos para el Océano Pacífico Sur. Abreviaturas: DA, asociación de dinoflagelados de Sluijs et al. (2003); SPDZ: Zonas de dinoflagelados del Pacífico Sur determinadas por Bijl et al. (2013b); FMA: rango de edad de la Fm. Man Aike (Guerstein et al., 2014); FRT: zonas de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio.



## 6.2. PALEOAMBIENTE DEL MIEMBRO SUPERIOR DE LA FM. RÍO TURBIO

Dentro del esquema bioestratigráfico definido para el miembro superior de la Fm. Río Turbio pueden reconocerse cambios paleoambientales teniendo en cuenta las preferencias paleoecológicas de las especies de quistes de dinoflagelados (Tabla 6.1).

En las zonas FRT 1 a FRT 5 se observa el predominio de especies pertenecientes a la asociación endémica-Antártica. La variación en la abundancia de *Enneadocysta dictyostila* - *Impagidinium parvireticulatum* versus *Vozzhennikovia apertura* - *Spinidinium macmurdoense*- *Deflandrea antártica* permite inferir dos ascensos relativos del nivel del mar con diferentes características fisicoquímicas del agua. Los episodios de profundización y menor disponibilidad de nutrientes se pueden relacionar con altas proporciones de *Enneadocysta dictyostila* (FRT 2) e *Impagidinium parvireticulatum* (única especie abundante con distribución cosmopolita, FRT 4), mientras que los episodios de somerización con altos niveles tróficos se pueden asociar al predominio de *Deflandrea antarctica* (FRT 1), *Vozzhennikovia apertura* (FRT 3 y 5) y *Spinidinium macmurdoense* (FRT 5) (Hannah, 1997; Mohr, 1990; MacPhail y Truswell, 2004; Röhl et al., 2004; Sluij et al., 2005; Pross y Brinkhuis, 2005; Warnaar et al., 2009). En la Figura 6.4.A se propone un modelo de distribución de quistes de dinoflagelados a lo largo de una transecta *onshore-offshore* que podría aplicarse para las zonas FRT 1 a FRT 5.

De acuerdo a la edad propuesta para la Zona FRT 2 (~42 y 39 Ma) es probable que en este intervalo estratigráfico se registre el episodio hipertermal denominado MECO. De todas las especies que componen la asociación endémica-Antártida, *Enneadocysta dictyostila* es la única asociada a aguas relativamente más cálidas de ambientes neríticos externos. Por lo tanto, la abundancia de esta especie en la Zona FRT



2 podría relacionarse con este óptimo climático. Sin embargo, para poder precisar la ubicación estratigráfica del MECO en los depósitos del miembro superior de la Fm. Río Turbio es necesario contar con estudios de mayor resolución, lo que se plantea como una proyección para los estudios postdoctorales.

Una nueva profundización se observa en la Zona FRT 6. Esta zona se diferencia de las zonas infrayacentes (FRT 1-5) por presentar una alta abundancia de especies cosmopolitas (*Turbiosphaera filosa*, protoperidinaceas, *Operculodinium* spp., *Impagidinium dispertitum*, *Nematosphaeropsis* sp. A, entre otros), características de ambientes neríticos externos a oceánicos. En la Figura 6.4.B se sugiere un modelo de distribución de quistes de dinoflagelados para la zona FRT 6. Es posible que estos cambios en las asociaciones de quistes de dinoflagelados respondan a la profundización del Pasaje de Drake y a un enfriamiento de carácter global que se registra hacia el final del Eoceno (ver Capítulo 7).



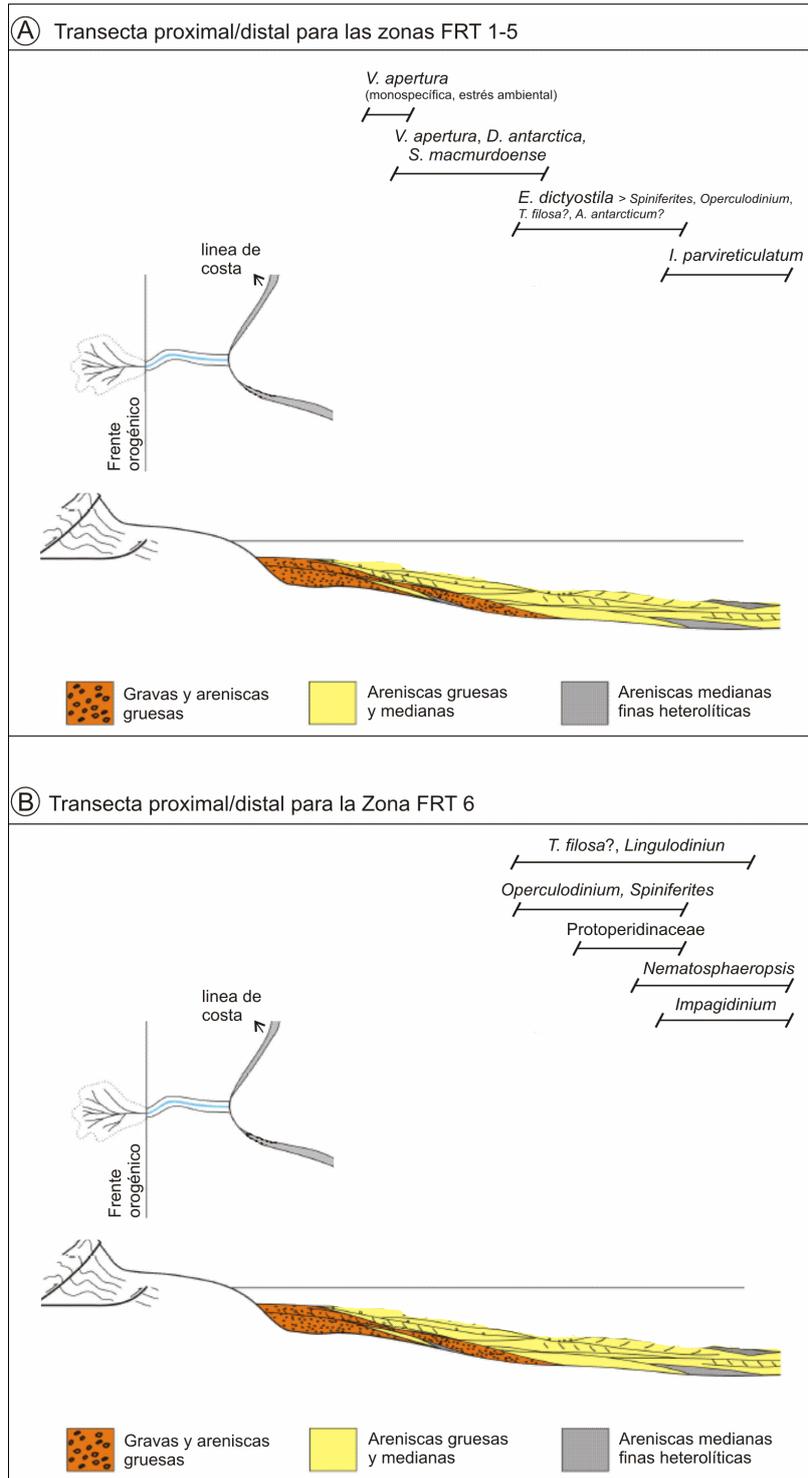


Figura 6.4. Modelo esquemático de la distribución de las asociaciones de quistes de dinoflagelados a lo largo de una transecta *onshore-offshore* para el miembro superior de la Fm. Río Turbio. A, Modelo propuesto en base a las asociaciones de quistes de dinoflagelados de las zonas FRT 1 a FRT 5. B, Modelo en base a las asociaciones de quistes de dinoflagelados de la Zonas FRT 6. El esquema geológico sugerido fue modificado de Rodríguez Raising (2010); los modelos de distribución de quistes de dinoflagelados se basan en Brinkhuis (1994), Pross y Brinkhuis (2005) y Sluij et al. (2005).



Tabla 6.1. Lista de especies distintivas del miembro superior de la Fm. Río Turbio y su significado como indicadores paleoambientales. M: monoespecífica, A: abundante, P: presencia

Especies distintivas	Significado paleoambiental
<i>Vozzhennikovia apertura</i> (M)	Ambiente nerítico interno (Sluijs et al., 2005, 2009) sujeto a descargas fluviales que generan situaciones de estrés ambiental (Capítulo 3, 4 y 5).
<i>Vozzhennikovia apertura</i> , <i>Spinidinium macmurdoense</i> y/o <i>Deflandrea antártica</i> (A)	Ambiente nerítico interno rico en nutrientes (Röhl et al., 2004; Sluijs et al., 2005, 2009), influenciado por descargas fluviales que generan un aumento en la disponibilidad de nutrientes (Capítulo 3, 4 y 5).
<i>Enneadocysta dictyostila</i> (A)	Ambiente nerítico externo con aguas relativamente cálidas, posiblemente oligotróficas (Röhl et al., 2004; Sluijs et al., 2005; Guerstein et al., 2010a). Se relaciona a porciones distales (Capítulo 3).
<i>Spiniferites</i> , <i>Operculodinium</i> y <i>Lingulodinium</i> (P)	Ambientes neríticos internos a externos (Brinkhuis, 1994; Pross y Brinkhuis, 2005; Sluij et al 2005); cuando predominan son de ambientes costeros marginales.
<i>Thalassiphora pelagica</i> con desarrollo temprano de perifragma (M). <i>Turbiosphaera filosa</i> con escaso desarrollo temprano de procesos (M)	<i>T. pelagica</i> se relaciona a episodios de máximos aportes fluviales que generan condiciones de estrés ambiental (Pross y Schmiedl, 2002; Pross, 2011). Se propone que <i>Turbiosphaera filosa</i> responde a las mismas condiciones ambientales y fisicoquímicas del agua que <i>T. pelagica</i> .
<i>Thalassiphora pelagica</i> con perifragma expandido (P). <i>Turbiosphaera filosa</i> con procesos desarrollados (P).	Condiciones ambientales normales, en un ambiente nerítico externo–oceánico (Pross, 2011; Pross y Schmiedl, 2002; Pross y Brinkhuis, 2005).
<i>Arachnodinium antarcticum</i> (P)	Ambiente nerítico externo a oceánico (McGowran et al., 1997).
<i>Impaginium</i> y <i>Nematosphaeropsis</i> (P)	Son indicadoras de ambientes oceánicos (Dale, 1996; Brinkhuis, 1994; Pross y Brinkhuis, 2005; Sluij et al., 2005). En las muestras de la Ruta Nacional 40 la abundancia de <i>Impaginium parvireticulatum</i> se relaciona con un episodio de máxima inundación.
Protoperidinaceae (A)	Ambientes costeros con aportes de nutrientes por descargas fluviales o ambientes neríticos sometidos a procesos de <i>upwelling</i> (Brinkhuis, 1994; Pross y Brinkhuis, 2005; Sluij et al., 2005).



Tabla 6.2. Zonación de quistes de dinoflagelados para Eoceno medio en la Fm. Rfo Turbio. Los eventos de quistes de dinoflagelados se basan en Brinkhuis et al. (2003a); Slujs et al. (2003); Bijl et al. (2013b) y en las asociaciones de quistes de dinoflagelados definidas en esta Tesis Doctoral.

Zonas integra das	Zonas en las localidades	Especies predominantes (*) especies endémicas	Indicadores bioestratigráficos y edades	Paleoambiente
FRT 6	CC IV	<i>T. filosa</i> <i>Operculodinium</i> spp. <i>Lingulodinium</i> sp. <i>I. dispertitum</i> ?	Base: UOC de <i>S. macmurdoense</i> : 35.7 Ma. Techo: UO de <i>S. macmurdoense</i> y <i>T. filosa</i> , y UOC de <i>Vozzhennikovia</i> spp., eventos registrados a los 33.5 Ma. Edad: Priaboniano tardío. El reemplazo de una asociación endémica por una asociación cosmopolita fue descrito por varios autores para el final del Eoceno en distintas localidades circumpolares.	Especies cosmopolitas características de ambientes neríticos externos a oceánicos. En la muestra inferior el predominio del complejo de <i>T. filosa</i> se puede relacionar a episodios de máximos aportes fluviales, mientras que en las muestras cuspidales la diversidad de especies sugiere ambientes sujetos a procesos de <i>upwelling</i> . Principio del cambio en la circulación oceánica?
FRT 5	RN IV YCFIII	<i>V. apertura</i> * <i>S. macmurdoense</i> * <i>T. filosa</i> <i>Operculodinium</i> spp.	Base: POC de <i>S. macmurdoense</i> : 36.4 Ma. Techo: UOC de <i>S. macmurdoense</i> : 35.7 Ma. Edad: Priaboniano temprano-tardío. Se correlaciona con la Zona SPDZ13 donde <i>V. apertura</i> es una especie característica y la POC de <i>S. macmurdoense</i> es un evento significativo.	<i>V. apertura</i> y <i>S. macmurdoense</i> indican ambientes marinos marginales con altos niveles tróficos, posiblemente como resultado de descargas fluviales. La abundancia del complejo de <i>T. filosa</i> indicaría episodios de máximos aportes fluviales.
FRT 4	RN III	<i>I. parvireticulatum</i> <i>E. dictyostila</i> *	Base: PO de <i>I. parvireticulatum</i> . Techo: UO de <i>I. parvireticulatum</i> y <i>E. dictyostila</i> para el área. POC de <i>S. macmurdoense</i> : 36.4 Ma. Edad: Priaboniano temprano. Se correlaciona con la Zona SPDZ 13.	<i>I. parvireticulatum</i> y <i>E. dictyostila</i> reflejan ambientes neríticos externos a oceánicos. La abundancia exclusiva de <i>I. parvireticulatum</i> se relaciona con un máximo de inundación (Rodríguez Raising, 2010).
FRT 3	RN II CC III YCF II	<i>V. apertura</i> *	Base: UO de <i>A. antarcticum</i> y <i>H. truswelliae</i> : 38.8 Ma y aparición de <i>V. apertura</i> dominante. Techo: PO de <i>I. parvireticulatum</i> en el miembro superior de la FRT. Edad: Bartoniano tardío. Se correlaciona con la base de la Zona SPDZ13.	<i>V. apertura</i> indica zonas próximas a la línea de costa con altos niveles tróficos, posiblemente como resultado de descargas fluviales. <i>V. apertura</i> sería una especie tolerante a condiciones de estrés ambiental.
FRT 2	RN I CC II YCF I Man Aike	<i>E. dictyostila</i> * ( <i>D. antarctica</i> *, <i>H. truswelliae</i> , <i>T. filosa</i> , <i>A. antarcticum</i> *, <i>V. apertura</i> *)	Base: POC de <i>E. dictyostila</i> : 45.20 Ma. Techo: UO de <i>A. antarcticum</i> y <i>H. truswelliae</i> : 38.8 Ma. Edad: Luteciano medio a Bartoniano medio. Se correlaciona con las zonas SPDZ11, SPDZ12 y la base de la SPDZ13. La porción superior se correlaciona con la Fm. Man Aike de edad ~42 – 39 Ma.	El alto predominio de <i>E. dictyostila</i> podría estar indicando la influencia de aguas relativamente cálidas en ambientes neríticos externos. Se estima que el intervalo superior contiene al MECO.
FRT 1	CC I	<i>D. antártica</i> *, <i>E. dictyostila</i> * <i>T. pelágica</i> <i>V. apertura</i> *	Base: PO de <i>E. dictyostila</i> : 45.5 Ma. Techo: POC de <i>E. dictyostila</i> : 45.20 Ma. Edad: Luteciano medio. La PO de <i>E. dictyostila</i> es un evento significativo de la SPDZ10 que se caracteriza por la presencia alternante de <i>E. dictyostila</i> y <i>D. antarctica</i>	Ambiente nerítico interno a externo. Incisión de un pequeño valle que posteriormente fue colmatado durante un evento transgresivo (Rodríguez Raising, 2010).

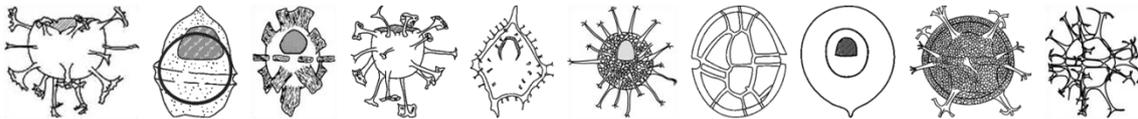




---

## Capítulo 7

### *Distribución de quistes de dinoflagelados en el área del Pasaje de Drake: implicancias paleoceanográficas*



---

Parte de este capítulo ha sido publicado en: González Estebenet, M.S, Guerstein, G.R., Alperin, M.I. 2014. Dinoflagellate cyst distribution during the middle Eocene in the Drake Passage area: paleoceanographic implications: *Ameghiniana* 51(6), 500-509. doi:10.5710/AMGH.06.08.2014.2727.



Como se mencionó en los capítulos previos, la distribución de los quistes de dinoflagelados de pared orgánica depende de las características físico-químicas de las masas de agua en las que los dinoflagelados se desarrollaron y de los patrones de circulación oceánica dominantes en el pasado (Sluijs et al., 2005). Durante el Paleógeno las asociaciones de quistes de dinoflagelados en el Océano Austral sufrieron modificaciones sustanciales como respuesta a los cambios climáticos y tectónicos que ocurrieron durante este período (Stickley et al., 2004a; Guerstein et al., 2010a; Bijl et al., 2013a).

En el Paleoceno y el Eoceno temprano las asociaciones se encuentran dominadas ampliamente por taxa cosmopolitas paleocenas (Bijl et al., 2011; 2013a,b), las que se observan en el miembro inferior de la Fm. Río Turbio (Guerstein et al., 2010c). Recién a finales del Eoceno temprano (~50 Ma), las asociaciones de quistes de dinoflagelados experimentaron un cambio significativo, y los taxones endémicos-antárticos se tornaron dominantes (Brinkhuis et al., 2003a; Stickley et al., 2004b; Bijl et al., 2011; Bijl et al. 2013a,b). El comienzo del predominio de la asociación endémica en el miembro superior de la Fm. Río Turbio se observa en la FRT 1, zona localizada inmediatamente por encima del miembro inferior de la Fm. Río Turbio. Dicho endemismo se extiende hasta la Zona FRT 5.

Huber et al. (2004), Wannar et al. (2009) y Bijl et al. (2013a) proponen que para el Eoceno medio a tardío, la distribución de los quistes dinoflagelados responden a un esquema de paleocirculación con amplios giros oceánicos en sentido horario alrededor de Antártida (Figura 1.8). Dicho endemismo continuó hasta la transición Eoceno–Oligoceno, cuando tuvo lugar el reemplazo de una comunidad endémica por una asociación cosmopolita (Sluijs et al., 2003a; Stickey et al., 2004; Houben et al., 2013). En el miembro superior de la Fm. Río Turbio se observa el predominio de especies con



distribución cosmopolita en la FRT 6. Dicho reemplazo, vinculado con la extinción de la asociación endémica, podría haber sido una consecuencia de la profundización del Conducto de Tasmania y del Pasaje de Drake (Suijs et al., 2003; Stickley et al., 2004a; Guerstein et al., 2008a; Houben et al., 2011; 2013). Tales cambios tectónicos, habrían generado un flujo de agua circumpolar irrestricto durante el Oligoceno temprano, alterando las condiciones ambientales que favorecerían el endemismo (Huber et al., 2004, Sticley et al., 2004a, b; Houben et al., 2013).

El interés por comprender y datar la evolución progresiva de las aperturas de los pasajes oceánicos en el Océano Austral ha motivado importantes proyectos recientes. Bijl et al. (2013a) propusieron que una incipiente apertura del Conducto de Tasmania con un consecuente comienzo de flujos de aguas poco profundas a través del mismo habría comenzado a los 49-50 Ma durante el Ypresiano (Eoceno temprano). En cuanto al momento de la apertura y profundización del Pasaje de Drake, Livermore et al. (2005, 2007), Scher y Martin (2006), Eagles et al. (2006), Lagabrielle et al. (2009) y Eagles y Jokat (2014) propusieron una apertura temprana (Eoceno medio) para dicho pasaje, con el consiguiente desarrollo de flujos de aguas someras desde el Océano Pacífico hacia el Océano Atlántico, y un efectivo flujo de aguas profundas hacia el final del Eoceno.

Los objetivos de este capítulo son: 1) realizar una revisión de trabajos previos para comparar las asociaciones de quistes de dinoflagelados del Eoceno medio en diferentes localidades cercanas al Pasaje de Drake mediante análisis multivariado, y relacionar los resultados con los modelos tectónicos y paleoceanográficos propuestos. De esta forma se intenta poner a prueba las hipótesis presentadas por Scher y Martin (2006), Eagles et al. (2006), Livermore et al. (2005, 2007), Eagles (2010) y Eagles y Jokat (2014) sobre el comienzo de las conexiones poco profundas entre los océanos Pacífico y Atlántico a través de un incipiente Pasaje de Drake durante el Eoceno medio



(Ver ítem 7.1). 2) Analizar las asociaciones de quistes de dinoflagelados del Eoceno tardío en diferentes localidades cercanas al Pasaje de Drake con el fin de poner a prueba las hipótesis propuestas por dichos autores en relación con la profundización del pasaje (Ver ítem 7.2).

## **7.1. ASOCIACIONES DE QUISTES DE DINOFLAGELADOS DEL EOCENO MEDIO EN EL ÁREA DEL DRAKE**

Se realizó una revisión de los trabajos palinológicos con datos cuantitativos o semicuantitativos obtenidos en áreas cercanas al Pasaje de Drake, y se seleccionaron aquellos cuyas asociaciones de quistes de dinoflagelados del Eoceno medio estuviesen dominadas por especies endémicas-Antárticas. Para este estudio se consideraron las siguientes unidades: A) miembro superior de la Fm. Río Turbio a partir de afloramientos (zonas FRT 2 – 5, CC II – III y RN I – IV, capítulos 3 y 4); B) Fm. Río Turbio a partir de testigos YCF (zonas FRT 2 – 5, YCF I - III, Archangelsky 1969, Capítulo 5); C) Fm. Leticia, sección Río de la Turba (Guerstein et al., 2008); D) Fm. Man Aike (Guerstein et al., 2014, Capítulo 5); E) Fm. La Meseta (Cocozza y Clarke, 1992); F) Bruce Bank en el testigo IO1578-59 (Mao y Morh, 1995); G) Fm. La Meseta (Wrenn y Hart, 1988; Douglas et al., 2014), ver Figura 7.1 y Tabla 7.1. Los trabajos de Menéndez (1965), Pöthe de Baldis (1966), Cookson y Cranwell (1967), Fasola (1969), Archangelsky y Fasola (1971), Quattrocchio (2009) no se incluyeron en la matriz de datos, debido a que no presentan información cuantitativa que permita confirmar que las asociaciones descritas correspondan al lapso analizado.



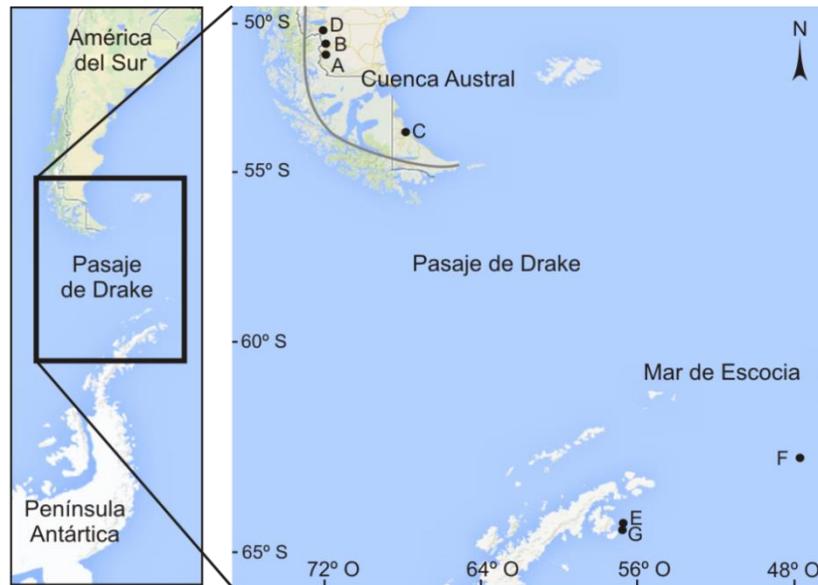


Figura 7.1. Mapa de América del Sur y de la Península Antártica indicando la ubicación actual de las localidades estudiadas: A, miembro superior Fm. Río Turbio (Capítulo 2); B, Fm. Río Turbio (Archangelsky, 1969; Capítulo 3); C, Fm. Leticia (Guerstein et al., 2008b); D, Fm. Man Aike (Guerstein et al., 2014, Capítulo 56; E, Fm. La Meseta (Cocozza y Clarke, 1992); F, Bruce Bank (Mao y Morh, 1995); G, Fm. La Meseta (Wrenn y Hart, 1988, Douglas et al., 2014). Tomado de *Google Maps* (<https://maps.google.com.ar>).

Se realizó una revisión y actualización taxonómica de las especies presentes en cada localidad teniendo en cuenta la bibliografía de Williams et al. (2004), Fensome et al. (2006, 2008) y Sluij et al. (2009). La Tabla 7.2 muestra una lista de las especies que se encuentran presentes en al menos dos localidades, y su distribución estratigráfica según Bijl et al. (2011, 2013b) y Houben et al. (2013). Con el fin de asegurar la selección de los intervalos comprendidos en el Eoceno medio a tardío temprano se consideraron las asociaciones comprendidas por encima de la POC de *Enneadocysta dictyostila* en cada localidad. Este evento de dinoflagelado representa la base de la Zona SPDZ 11 de Bijl et al. (2013b), datada en 45.2 Ma (Luteciano medio). El techo del intervalo analizado se determinó por las UOCs de *Enneadocysta dictyostila* y de *Spinidinium macmurdoense* en el techo de la DA 1 (Sluijs et al., 2003) y de la Zona SPDZ 13 (Bartoniano-Priaboniano, 40.0 Ma- 35.95 Ma, Bijl et al., 2013a). Douglas et al. (2014), en estudios sobre la Fm. La Meseta en la Isla Seymour, utilizaron un modelo bioestratigráfico similar al que se aplica en este capítulo. Estos autores consideraron que



dicha formación se depositó entre los 45 y 34 Ma (Eoceno medio a tardío) sobre la base de la PO de *Enneadocysta dictyostila* y la abundancia de otras especies de quistes de dinoflagelados endémicas-Antárticas.

Tabla 7.1. Publicaciones y capítulos considerados en este estudio. Coordenadas tomadas a partir de *Google Earth* se indican con un asterisco (\*).

Litoestratigrafía		Localización	Latitud y Longitud	Fuentes
A	Miembro superior de la Fm. Río Turbio (afloramiento: RN I-IV y CC II-III)	Santa Cruz, Cuenca Austral	Ruta Nacional 40: 51°31'13''S, 72°15'11''O. Ea. Cancha Carrera: 51°14'34''S, 72°15'26''O	Capítulos 3 y 4
B	Miembro superior de la Fm. Río Turbio (testigos: YCF I-III)	Santa Cruz, Cuenca Austral	Tres testigos integrados 50°45'14''S, 72°01'39''O; 50°56'21''S, 72°02'08''O; 50°35'59''S, 72°13'40''O	Archangelsky, 1969
C	Fm. Leticia	Sección Río de la Turba, Tierra del Fuego, Cuenca Austral	53°58'S, 68° 28'O	Guerstein et al., 2008b
D	Fm. Man Aike	Santa Cruz, Cuenca Austral	50°21'45''S, 72°14'30''O	Guerstein et al., 2014
E	Fm. La Meseta, asociaciones 2 y 3 (entre 43 y 165 m)	Cape Wiman, Isla Seymour, Península Antártica	64°13'5'' S, 56°38'O	Cocozza y Clarke, 1992
F	Bruce Bank, Testigo IO1578-59	Scotia Sea, Antártida	60°33.6'S, 40°13.2'O	Mao y Mohr, 1995
G	Fm. La Meseta, sección 3 (entre 47 y 188 m)	Isla Seymour, Península Antártica	64° 14'S, 56°49'O*	Wrenn y Hart, 1988; Douglas et al., 2014



Tabla 7.2. Lista taxonómica de las especies de dinoflagelados presentes en las localidades A-G (para abreviaturas ver Tabla 7.1). Las especies clasificadas como endémicas según Bijl et al. (2011, 2013a) y Houben et al. (2013) se indican con un asterisco (\*). Las especies diagnósticas con edades calibradas con magnetoestratigrafía se basan en PO: primer ocurrencia, POC: primer ocurrencia común y UO: última ocurrencia.

Especies	Bioeventos (Ma)	A	B	C	D	E	F	G
<i>Deflandrea antarctica</i> Wilson, 1967a*	PO: 58.20 ( $\pm 0.30$ )	x	x	x	x	x	x	x
<i>Enneadocysta dictyostila</i> (Menéndez) Fensome et al., 2006 *	POC: 45.20 ( $\pm 0.20$ ); UO: 33.40 ( $\pm 0.30$ )	x	x	x	x	x	x	x
<i>Spinidinium</i> spp. *		x	x	x	x	x	x	x
<i>Enneadocysta brevistila</i> Fensome et al. 2006 *		x	x	x	x	x		
<i>Arachnodinium antarcticum</i> Wilson and Clowes, 1982 *	PO: 48.70 ( $\pm 0.20$ ); UO: 38.8 ( $\pm 0.3$ )	x	x	x		x	x	x
<i>Vozzhennikovia apertura</i> Wilson, 1967a *	PO: 65.10 ( $\pm 0.40$ )	x	x	x		x	x	x
<i>Deflandrea cygniformis</i> Pöthe de Baldis, 1966 *				x			x	x
<i>Octodinium askiniae</i> Wrenn and Hart, 1988 *	PO: 53.90 ( $\pm 0.10$ )					x	x	x
<i>Thalassiphora pelagica</i> (Eisenack) Eisenack and Gocht 1960	PO: 55.30 ( $\pm 0.20$ )	x	x	x	x	x		
<i>Selenopemphix</i> spp.	PO: 49.50 ( $\pm 0.30$ )	x	x	x	x			x
<i>Hystrichosphaeridium truswelliae</i> Wrenn and Hart, 1988	UO: 36 ( $\pm 0.3$ )	x	x	x	x			x
<i>Lejeunecysta</i> spp.		x	x	x	x		x	
<i>Operculodinium centrocarpum</i> (Deflandre and Cookson, 1955) Wall, 1967		x	x	x	x		x	
<i>Turbiosphaera filosa</i> Wilson, 1967a		x	x	x				
<i>Achomosphaera</i> sp. A		x			x			
<i>Hystrichosphaeridium tubiferum</i> (Ehrenberg, 1838) Davey and Williams, 1966				x			x	
<i>Pyxidinopsis delicata</i> Wilson, 1988				x			x	
<i>Palaeocystodinium</i> sp.				x				x
<i>Alterbidinium</i> sp.			x			x	x	x
<i>Impletosphaeridium clavus</i> Wrenn and Hart, 1988						x	x	x
<i>Phthanoperidinium echinatum</i> Eaton, 1976						x	x	x
<i>Impagidinium</i> spp.		x				x	x	x
<i>Cordosphaeridium minimum</i> (Morgenroth, 1966a) Benedek, 1972						x	x	
<i>Paucisphaeridium inversibuccinum</i> (Davey and Williams, 1966) Bujak et al., 1980						x	x	
<i>Deflandrea</i> spp.		x				x	x	x
<i>Operculodinium bergmannii</i> (Archangelsky, 1969) Stover and Evitt, 1978						x	x	x



Con el fin de visualizar las diferencias entre las asociaciones de quistes de dinoflagelados en las localidades comparadas se analizó sólo la distribución de los taxones no endémicos. Las especies endémicas se registraron en todos los sitios seleccionados, ya que su consistente presencia fue el requisito para seleccionar las unidades para el análisis multivariado. Se realizaron dos análisis de agrupamiento (*Cluster analyses*); uno para las localidades y otro para las especies presentes en estos sitios. Para construir los aglomerados se utilizó el método del promedio no ponderado (*Unweighted pair-group average*, UPGMA), y el índice de Dice como medida de similitud. Los cálculos y gráficos estadísticos se realizaron con el programa PAST, versión 2.17 (Hammer et al., 2001).

#### **7.1.1. Resultados**

En el dendrograma de localidades (Figura 7.2) es posible distinguir dos grupos separados por 0,27 unidades de similitud. El grupo I (0,71 unidades de similitud) está definido por las localidades de la Cuenca Austral (Localidades A, B, C y D), y el grupo II (0,56 unidades de similitud) por las localidades de la Península Antártica y Mar de Escocia (localidades E, F y G). En la Figura 7.3 se ilustra el resultado del análisis de agrupamiento basado en especies no endémicas. El dendrograma define dos grupos separados a 0,27 unidades de similitud. El grupo X comprende a *Deflandrea* spp., *Lejeunecysta* spp., *Operculodinium centrocarpum*, *Selenopemphix* spp., *Thalassiphora pelagica*, *Turbiosphaera filosa*, *Achomosphaera* sp. A, y *Hystrichosphaeridium truswelliae*. El grupo Y está conformado por *Alterbidinium* sp., *Cordosphaeridium minimum*, *Hystrichosphaeridium tubiferum*, *Impagidinium* spp., *Impletosphaeridium clavus*, *Operculodinium bergmannii*, *Palaeocystodinium* sp., *Paucisphaeridium inversibuccinum*, *Phthanoperidinium echinatum* y *Pyxidinopsis delicata*.



En la matriz de datos (Figura 7.4), las localidades y las especies se ordenaron de acuerdo a los resultados de los dendrogramas de las Figuras 7.2 y 7.3, mostrando la relación entre los taxa y los sitios. Teniendo en cuenta dicha matriz se pudo determinar que el grupo I, formado por las localidades de Cuenca Austral (Figura 7.2), comprende a las especies del grupo X (Figura 7.3), y que el grupo II, constituido por las localidades de Península Antártica y Mar de Scotia (Figura 7.2), está representado por las especies del grupo Y (Figura 7.3).

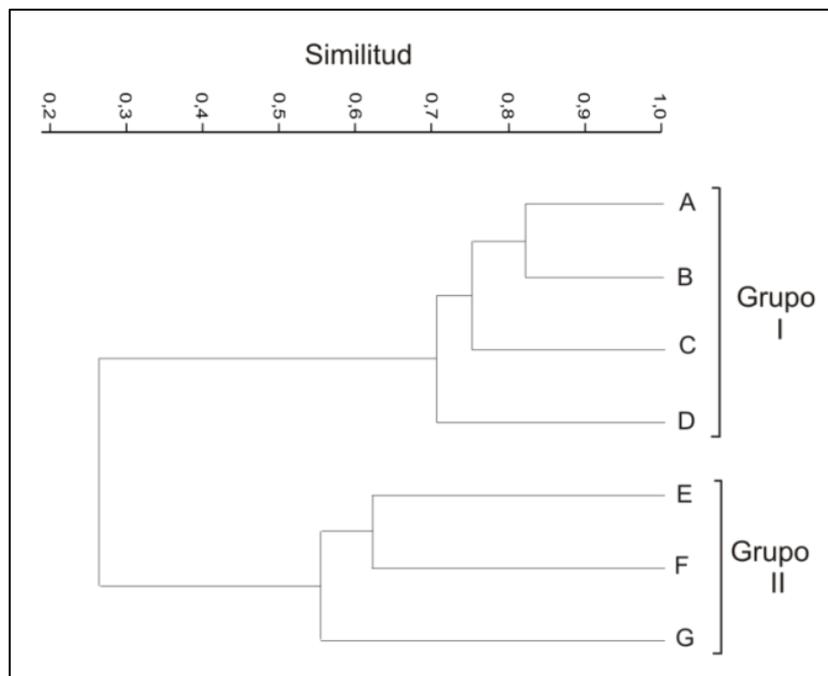


Figura 7.2. Dendrograma de localidades realizado a partir de especies no endémicas. Se muestran dos grupos separados por 0,27 unidades de similitud. El grupo I está definido por las localidades de la Cuenca Austral (A-D), mientras que el grupo II comprende las localidades de la Península Antártica y Mar de Escocia (E-G). Las abreviaturas de las localidades se exponen en la Tabla 8.1.



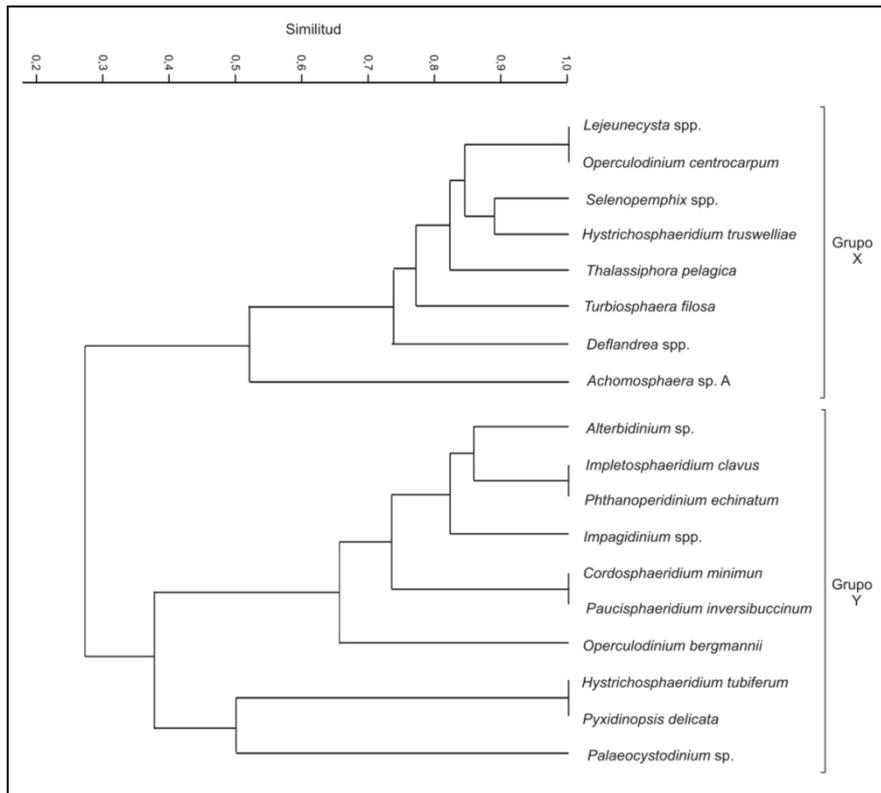


Figura 7.3. Dendrograma realizado a partir de especies no endémicas. Se muestran dos grupos (X e Y) separados por 0,27 unidades de similitud.

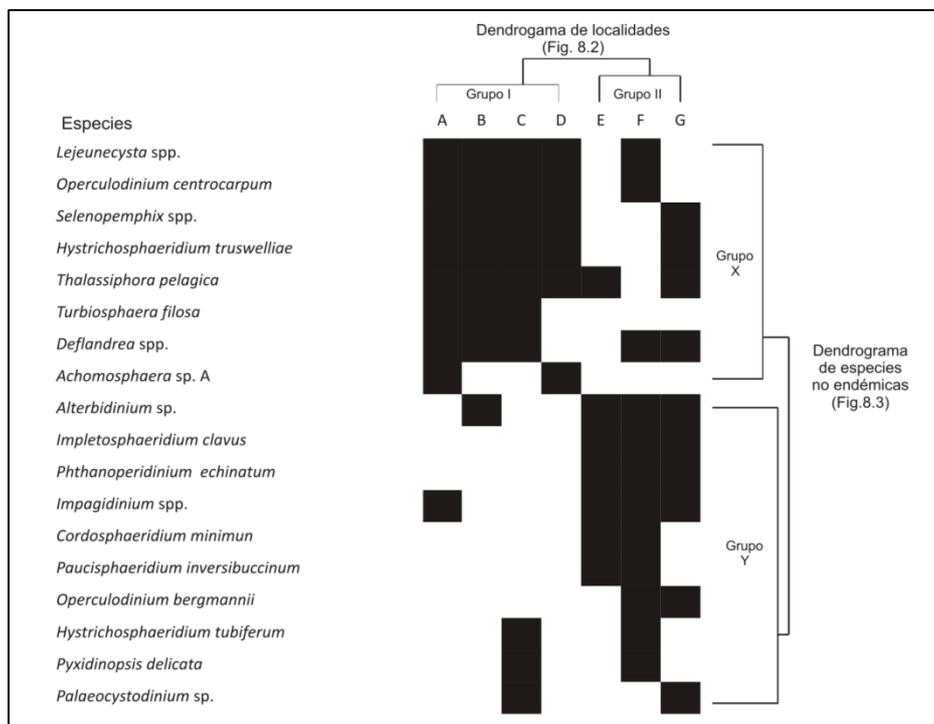


Figura 7.4. Localidades y especies ordenadas/listadas de acuerdo a los dendrogramas de las figuras 7.2 y 7.3. Las especies presentes en cada localidad se indican con cuadrados negros.



### 7.1.2. Discusión

La distribución paleogeográfica de las asociaciones quistes de dinoflagelados en el área del Pasaje de Drake muestra un alto número de especies de la asociación endémica-Antártica. El análisis estadístico basado en taxa no endémicos muestra una clara diferencia entre las localidades al norte (Cuenca Austral) y al sur (Península Antártica y el Mar de Escocia) del actual Pasaje de Drake (Figura 7.4). A partir de los resultados observados surge la siguiente pregunta: ¿qué configuración paleogeográfica y palaeoceanográfica para el área del Pasaje de Drake podría explicar la amplia distribución de la asociación endémica-Antártica, y al mismo tiempo la diferenciación latitudinal de las especies no endémicas?

Huber et al. (2004) propusieron para el Eoceno medio-tardío un esquema de circulación oceánica superficial con amplios giros en sentido horario alrededor de Antártida. Según los autores, dichos giros habrían generado un mecanismo selectivo intrínseco, denominado “trampa refrigeradora”, que condujo al endemismo de especies tolerantes a temperaturas del agua superficial relativamente bajas (Figura 1.8). Guerstein y Daners (2010), teniendo en cuenta los resultados de los experimentos sobre modelos de simulación de Huber y Sloan (2001) y Huber et al. (2004), consideraron que el mecanismo propuesto para el Pacífico Sur habría funcionado igualmente para el Atlántico Sur, y sugirieron la existencia de un giro en sentido horario, equivalente a un proto-Giro de Weddell. Subsecuentemente, este patrón de circulación oceánica fue verificado teniendo en cuenta la distribución de los quistes de dinoflagelados en áreas circum-antárticas (Bijl et al., 2011; Figura 1.8), los cuales podrían explicar la presencia de la asociación endémica-Antártica en todas las localidades analizadas.



A lo largo de las últimas décadas, varios estudios han descrito las aperturas progresivas del Conducto de Tasmania (Stickley et al., 2004a; Escutia et al. 2011; Bijl et al., 2013a; Houben et al., 2013; Sijp et al., 2014 y referencias allí citadas) y del Pasaje de Drake (Barker, 2001; Livermore et al., 2005, 2007; Eagles et al., 2006; Scher y Martin, 2006; Lagabrielle et al., 2009; Eagles 2010; Eagles y Jokat, 2014; Sijp et al., 2014 ). De acuerdo a estudios realizados en testigos del IODP en el Wilkes Land Margin (Este de Antártida), Escutia et al. (2011) sugirieron que alrededor de los 50 Ma se habría desarrollado una conexión entre el Golfo Australo-Antártico y el Océano Pacífico, lo que habría resultado en un pasaje de aguas poco profundas a través del Conducto de Tasmania. Bijl et al. (2013a) analizaron los datos biogeoquímicos junto con los quistes de dinoflagelados registrados en el Pacífico Sur y coincidieron en que los primeros flujos en el Conducto de Tasmania habrían comenzado hace ~49-50 Ma. Estos autores interpretaron que la corriente que fluía hacia el Oeste habría provocado el enfriamiento de las aguas superficiales de las costas antárticas durante el Eoceno medio.

En cuanto al Pasaje de Drake, Livermore et al. (2005, 2007), Eagles et al. (2006), Eagles (2010) y Eagles y Jokat (2014), sobre la base de anomalías magnéticas estudiadas a partir de perfiles adyacentes al margen de América del Sur y en el suroeste del Mar de Escocia, y teniendo en cuenta los resultados de experimentos de simulación realizados con modelos paleoclimáticos computacionales, propusieron que la subsidencia de las plataformas continentales habrían comenzado a partir del Eoceno temprano (~50 Ma) (Figura 7.5). Este hundimiento pudo haber desarrollado un pasaje oceánico caracterizado por varias corrientes poco profundas entre los océanos Pacífico y Atlántico (Livermore et al., 2007; Eagles et al., 2014; Figura 7.5). Una propuesta tectónica y oceanográfica similar fue aportada por Lagabrille et al. (2009, figuras 7a-b). Los flujos superficiales habrían establecido una barrera para la fauna continental y



podrían ser responsables del endemismo de marsupiales de la Fm. La Meseta en la isla de Seymour durante el Eoceno medio (Reguero et al., 2002). Eagles et al. (2006) y Livermore et al. (2007) propusieron que hace aproximadamente 41 Ma, junto con corrientes restringidas de aguas poco profundas (<1000 m), se habrían desarrollado dos cuencas caracterizadas por aguas relativamente más profundas (>2000 m). Esta hipótesis se ve reforzada por el estudio de Scher y Martin (2006) quienes analizaron los cambios en las proporciones de isótopos de neodimio en dientes de peces fósiles y sugirieron que la afluencia de las aguas poco profundas del Océano Pacífico al Océano Atlántico Sur se habría iniciado hace ~41 Ma.

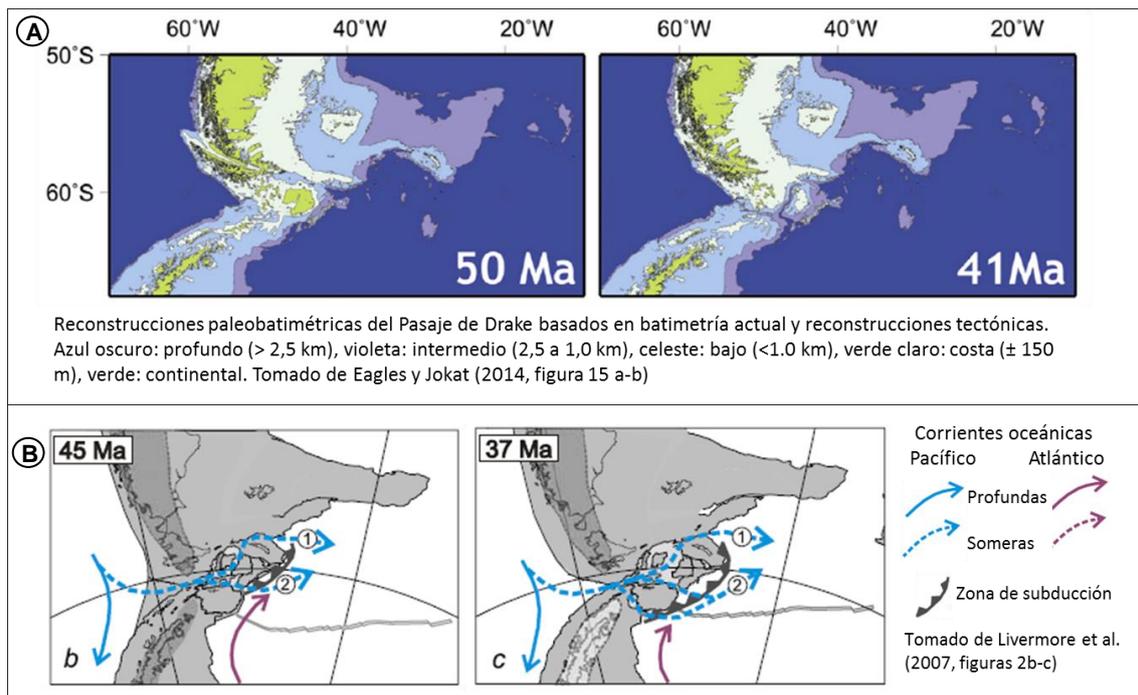


Figura 7.5. Reconstrucciones paleogeográficas y paleoceanográficas en el área del Drake durante el Eoceno medio. Tomado de Livermore et al. (2007) y Eagles y Jokat (2014).



Considerando las hipótesis previas sobre el inicio temprano de la evolución tectónica del Pasaje de Drake, las diferencias entre los quistes de dinoflagelados no endémicos en las localidades de la Cuenca Austral y el oeste de la Antártida podrían estar influenciadas por las aguas superficiales procedentes de distintas fuentes oceánicas. Los sitios ubicados al sur del Pasaje de Drake (Península Antártica y Mar de Escocia) reflejarían la afluencia de aguas superficiales originadas en las costas de la Antártida, las cuales se dirigen hacia el norte conducidas por el borde occidental del p-GW (Figura 7.6). Por el contrario, los flujos de aguas someras a través de un Pasaje de Drake incipiente (Scher y Martin, 2006; Livermore et al., 2007), habrían permitido la llegada al Océano Atlántico de aguas con especies cosmopolitas desde el Océano Pacífico, las que posteriormente habrían sido transportadas junto con taxa de la asociación endémica hacia la Cuenca Austral (Figura 7.6). De acuerdo con Douglas et al. (2014), durante el Eoceno medio el agua superficial del Océano Pacífico Sudoriental habría tenido una temperatura de alrededor de 17°C, entre 7 a 10 °C más cálidas que las del Océano Atlántico (7°C). Esto puede explicarse por la llegada directa de aguas formadas en latitudes medias, mientras que el Océano Atlántico Sudoccidental habría recibido aguas formadas en las costas de Antártida Occidental acarreadas por el borde occidental del p-GW. (Figura 7.6)



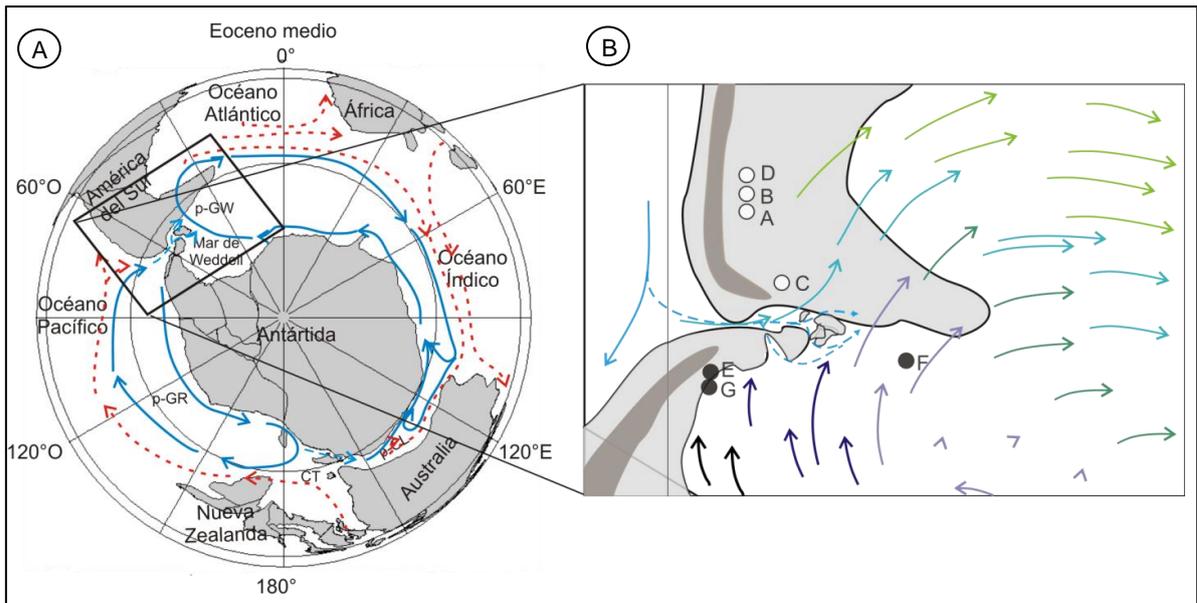


Figura 7.6.A. Mapa paleogeográfico del Eoceno medio a partir de *Plate Tectonic Reconstructions On-line Paleogeographic Mapper* (Schettino y Scotese, 2005). Las áreas en gris representan corteza continental. Las flechas celestes indican los esquemas de circulación oceánica con giros subpolares y las flechas rojas indican las corrientes cálidas (modificado a partir de Huber et al., 2004; Guerstein y Daners, 2010). Abreviaciones: p-GW, proto-Giro de Weddell; p-GR, proto-Giro de Ross; CT, Corriente de Tasmania; p-CL, proto-Corriente de Leeuwin. B. Paleogeografía del Pasaje de Drake durante el Eoceno medio mostrando la localización de las unidades estudiadas (A-G, ver Tabla 7.1). Las zonas en gris claro indican corteza continental; las zonas en gris oscuro indican el máximo de la transgresión marina del Eoceno medio (modificado de Livermore et al., 2007 y Rodríguez Raising, 2010). Las flechas con líneas cortadas indican el flujo de aguas poco profundas del Océano Pacífico al Océano Atlántico a través de una abertura incipiente del Pasaje de Drake (modificado de Livermore et al., 2007). Las flechas con líneas enteras representan la parte occidental del p-GW. Los colores de las flechas representan un gradiente de temperatura del agua superficial donde el color negro indica menor temperatura y el verde claro temperaturas relativamente más cálidas (modificado de Huber et al., 2004 y Warnaar 2006).

## 7.2. ASOCIACIONES DE QUISTES DE DINOFLAGELADOS DEL EOCENO TARDÍO-OLIGOCENO EN EL ÁREA DEL DRAKE

Durante el Eoceno tardío las asociaciones de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio muestran el reemplazo de las especies endémicas por taxa cosmopolitas (FRT 6, Capítulo 4 y 6). Similares reemplazos se reconocen en el área del Drake en la Fm. Cabo Peña (Guerstein et al., 2008), y en la región del Mar de Weddell (ODP Leg 113, Site 696; Mohr 1990). Sin embargo, en muchos de estos sitios los microfósiles orgánicos del Eoceno tardío decrecen en abundancia y riqueza, o las unidades de esta edad no se han depositado o han sido erosionadas (Goodman y Ford, 1983; Hannah, 1997; Levy y Hardwood, 2000;



MacPhail y Truswell, 2004), dificultando así su correlación e impidiendo la realización de un análisis estadístico.

El reemplazo de especies endémicas por cosmopolitas durante el Eoceno tardío también se registró en el Océano Pacífico Sur y se lo asocia a modificaciones en los patrones de circulación oceánica generados por cambios tectónicos en el área de Tasmania (Brinkhuis et al., 2003a,b; Huben et al., 2004; Sluijs et al., 2003; Stickley et al., 2004a; Houben et al., 2011, 2013). Stickley et al. (2004a) registran durante el Eoceno tardío (~35.5 a 33.5 Ma) importantes depósitos glauconíticos y el inicio de corrientes de agua de fondo con alta energía, las que se atribuyen al incremento en la profundidad del Conducto de Tasmania. Durante este período las condiciones ambientales que favorecían el endemismo comenzaron a alterarse (disrupción de los giros subpolares), favoreciendo la instalación de una asociación de dinoflagelados con predominio de taxa cosmopolitas (AD 2, Sluijs et al., 2003; Stickey et al., 2004a). La llegada de especies cosmopolitas de aguas frías como *Brigantedinium* y otros protoperidináceos heterótrofos (taxones como *Octodinium askiniae* y *Selenopemphix* spp.) en el Océano Pacífico Sur parece indicar un paleoambiente oceánico profundo, con altos niveles tróficos debido a procesos de afloramiento a gran escala, lo que refuerza la hipótesis de la profundización del Conducto de Tasmania para finales del Eoceno (Sluijs et al., 2003; Stickley et al., 2004a; Houben et al., 2013). Este evento de profundización está datado en los sitios ubicados tanto al este como al oeste de Tasmania y parece haber sido sincrónico en la costa Oriental y Occidental de Tasmania (Stickley et al., 2004a).

En cuanto al área del Drake, Lagabrielle et al. (2009) propusieron que entre los 37 y 34 Ma se produjo una rápida profundización del Pasaje de Drake, permitiendo el flujo de aguas frías desde el Océano Pacífico hacia el Atlántico, al que denominaron



“proto-CCA”. Durante los 34- 30 Ma (Eoceno tardío – Oligoceno) se generó una importante profundización en el Mar de Escocia y, por primera vez, tuvo lugar el desarrollo de un canal continuo con aguas intermedias y profundas a través del Pasaje de Drake (Eagles et al., 2006; Livermore et al., 2005, 2007; Eagles y Jokat, 2014; Figura 7.7).

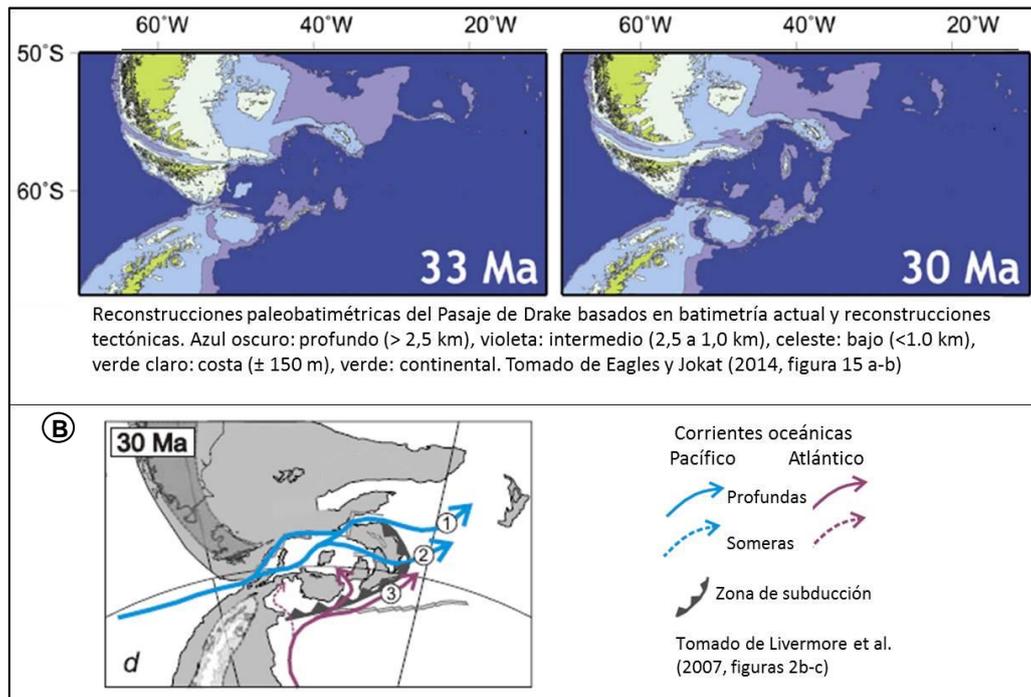


Figura 7.7. Reconstrucciones paleogeográficas y paleoceanográficas en el área del Drake durante el Oligoceno temprano. Tomado de Eagles y Jokat (2014) y Livermore et al. (2007).

El reemplazo de las especies endémicas por taxa cosmopolitas en el área del Drake podría responder a la profundización cuasi simultánea con el Conducto de Tasmania, al inicio de la instalación de una corriente circumpolar irrestricta y a cambios en los patrones paleoceanográficos globales reconocidos a partir del Eoceno tardío. A su vez, el incremento de la circulación, oxidación y ventilación de los fondos oceánicos podría ser responsable de los hiatus que se registran en varios sitios circumpolares (Francis et al., 2009).



Los resultados de esta Tesis Doctoral muestran que la parte más alta de la Fm. Río Turbio fue depositada durante el final del Eoceno y comienzos del Oligoceno, bajo condiciones climáticas y oceanográficas transicionales (Figura 7.8). No obstante, no se registra la proliferación de la típica asociación cosmopolita del Oligoceno que permite caracterizar en otras áreas al intervalo frío denominado Oi1 (Houben et al., 2011 y 2013).

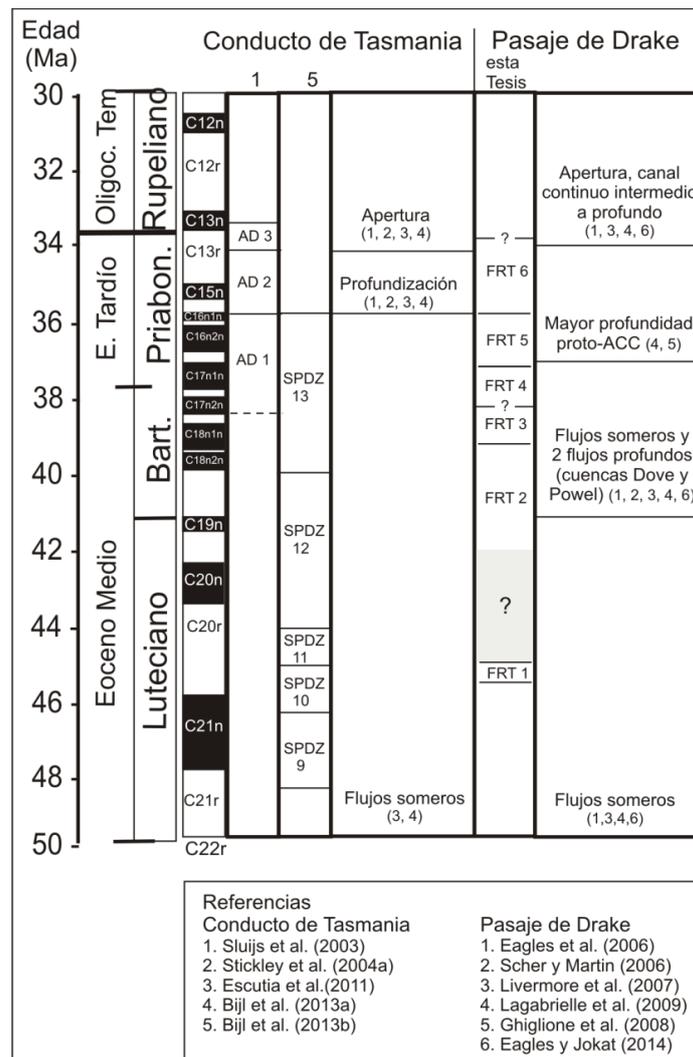


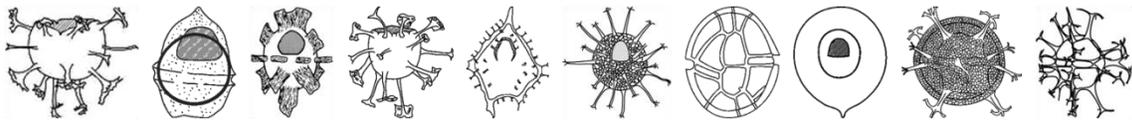
Figura 7.8. Etapas de apertura y profundización del Conducto de Tasmania y del Pasaje de Drake.





---

## *Conclusiones*





En esta Tesis Doctoral se presenta el estudio de las asociaciones de quistes de dinoflagelados del miembro superior de la Fm. Río Turbio, recuperadas en tres localidades aquí denominadas Ruta Nacional 40, Ea. Cancha Carrera y Testigos YCF. Los resultados obtenidos permiten arribar a las siguientes conclusiones:

**1.** En el miembro superior de la Fm. Río Turbio se reconoció un total de 36 especies de quistes de dinoflagelados, de las cuales 5 se observaron por primera vez en este trabajo .

**2.** Los eventos de quistes de dinoflagelados registrados en el miembro superior de la Fm. Río Turbio se compararon con los rangos estratigráficos publicados por Brinkhuis et al. (2003a), Sluijs et al. (2003) y Bijl et al. (2013b) para el Océano Pacífico Sur. Las asociaciones aquí analizadas se corresponden con las zonas de quistes de dinoflagelados SPDZ10 a SPDZ13 de Bijl et al. (2013b), y las DA 1 y 2 de Sluijs et al. (2003). Estas comparaciones permiten establecer un rango de edad desde los 45.5 Ma (Luteciano medio) hasta los 33.5 Ma (Priaboniano tardío) para el miembro superior de la Fm. Río Turbio.

**3.** El análisis conjunto de los datos palinológicos y sedimentológicos confirma que el miembro superior de la Fm. Río Turbio representa la acumulación de sedimentos en una plataforma interna y ambientes costeros sub- e intermareales.

**4.** Los resultados de los estudios realizados sobre las asociaciones de quistes de dinoflagelados recuperadas en las tres localidades permiten establecer seis zonas para el miembro superior de la Fm. Río Turbio. Las zonas FRT 1, FRT 2, FRT 3, FRT 4 y FRT 5 muestran un marcado predominio de especies consideradas miembros de la asociación



endémica-Antártica típica del Eoceno medio a tardío, mientras que la Zona FRT 6 se caracteriza por el predominio de especies con distribución cosmopolita, muchas de las cuales pertenecen a géneros con representantes actuales.

a) La Zona FRT 1 es reconocida en la localidad Ea. Cancha Carrera como Zona CC I. Se le asigna una edad Luteciano medio (45.5 - 45.2 Ma) y se correlaciona con la porción media a superior de la Zona SPDZ10 de Bijl et al. (2013b). En la Cuenca Austral esta zona puede relacionarse con la base de la Fm. Leticia aflorante en Tierra del Fuego (Guerstein et al., 2008), y con la Fm. Leña Dura en Chile (Cookson y Cranwell 1967). La presencia alternante de *Enneadocysta dictyostila* y *Deflandrea antarctica* en la Zona FRT 1 sugieren un ambiente nerítico interno a externo.

b) La Zona FRT 2 es registrada en las tres localidades como zonas RN I, CC II y YCF I. La parte inferior de la FRT 2 comprende un rango de edad desde el Luteciano medio a tardío (45.20 - 42 Ma). La parte superior muestra una alta correlación con los niveles superiores de la Fm. Man Aike aflorantes en Santa Cruz (42 y 39 Ma; Guerstein et al., 2014), por lo que se considera que se extiende desde el Luteciano tardío al Bartoniano medio (45.2-38.8 Ma), y que puede relacionarse con las zonas SPDZ11, SPDZ 12 y base de la SPDZ13 del Océano Pacífico Sur (Bijl et al., 2013b). En la Cuenca Austral también puede vincularse con la parte alta de la Fm. Leticia en Tierra del Fuego (Guerstein et al., 2008). El alto predominio de *Enneadocysta dictyostila* en la Zona FRT 2 podría indicar la influencia de aguas



relativamente cálidas en ambientes neríticos externos. El intervalo superior de dicha zona abarcaría al evento hipertermal denominado MECO.

**c)** La Zona FRT 3 es reconocida en las tres localidades como zonas RN II, CC III y YCF II. Se le asigna una edad bartoniana tardía y se correlaciona con la base de la Zona SPDZ13 (Bijl et al., 2013b). En la Cuenca Austral, la Zona FRT 3 puede relacionarse con la Fm. Loreto en Chile (Archangelsky y Fasola 1971). El marcado predominio de *Vozzhennikovia apertura* en la Zona FRT 3 indica ambientes próximos a la línea de costa con altos niveles tróficos, posiblemente como resultado de descargas fluviales. Los estudios sedimentológicos y paleontológicos previos realizados en la Zona RN II (en la localidad Ruta Nacional 40), reflejan condiciones de estrés ambiental (Rodríguez Raising 2010; Rodríguez Raising et al., 2014). Esta interpretación permite concluir que *V. apertura* es una especie tolerante a la combinación de las variables ambientales definidas para esta zona.

**d)** La Zona FRT 4 se registra en la localidad Ruta Nacional 40 como Zona RN III. La edad propuesta comprende al Priaboniano temprano con un techo a los 36.4 Ma. Podría tratarse de una zona análoga a la zona de quistes de dinoflagelados SPDZ13 definida por Bijl et al. (2013b). El predominio de *Impagidinium parvireticulatum* y *Enneadocysta dictyostila* en la base de la FRT 4 refleja ambientes neríticos externos a oceánicos. La abundancia exclusiva de *I. parvireticulatum* hacia el techo de la



zona se relaciona con un máximo de inundación reconocido a partir del análisis de estratigrafía secuencial realizado por Rodríguez Raising (2010).

e) La Zona FRT 5 se reconoce en la localidad Testigos YCF como YCF III, y tentativamente en la localidad Ruta Nacional 40 como RN IV. Se le asigna un rango de edad desde el Priaboniano temprano al tardío (36.4 - 35.7 Ma), y se correlaciona con la Zona SPDZ13 de Bijl et al. (2013b) y de la DA 1 de Sluijs et al. (2003). La Zona FRT 5 se caracteriza por la abundancia de *Vozzhennikovia apertura* y *Spinidinium macmurdoense*, los cuales sugieren ambientes marinos marginales con altos niveles tróficos, posiblemente como resultado de descargas fluviales.

f) La Zona FRT 6 se reconoce en la localidad Ea. Cancha Carrera como Zona CC IV. La edad propuesta es Priaboniano tardío (35.7 Ma.- 33.5 Ma). En esta zona se observa el reemplazo de una asociación endémica por una asociación cosmopolita con especies características de ambientes neríticos externos a oceánicos. Dicho recambio específico permite su correlación con la DA 2 de Sluijs et al. (2003), asociación donde comienzan a predominar las especies con distribución cosmopolita. Stickley et al. (2004) y Houben et al. (2013) también registraron dicho recambio para el final del Eoceno en distintas localidades circum-antárticas. En la base de la Zona FRT 6, el predominio casi exclusivo del complejo de *Turbiosphaera filosa*, con distintos grados en el desarrollo morfológico de los quistes, se puede relacionar a episodios de máximos aportes fluviales. En las muestras cuspidales, la diversidad de especies con distribución cosmopolita



(muchas de ellas con hábitos alimenticios heterotróficos) como Protoperidinaceae y *Turbiosphaera filosa*, puede vincularse con ambientes sujetos a procesos de *upwelling*.

5. La asociación endémica-Antártica del Eoceno medio está bien documentada en las cuencas del Océano Atlántico Sudoccidental, así como en el este y oeste del continente antártico. La presencia de dicha asociación en el miembro superior de la Fm. Río Turbio (FRT 1 a FRT 5) sugiere que esta unidad se depositó en un lapso caracterizado por el desarrollo de flujos someros a través de un Pasaje de Drake incipiente, con anterioridad a la instalación de una corriente circumpolar irrestricta.

6. La comparación de las asociaciones de quistes de dinoflagelados en el área del Pasaje de Drake muestra una amplia distribución de la asociación endémica-Antártica típica del Eoceno medio. Sin embargo, los resultados obtenidos a partir del análisis de agrupamiento (*Cluster analyses*) evidencia una pronunciada diferencia entre las especies no endémicas de localidades al norte (Cuenca Austral) y al sur (Península Antártica y el Mar de Escocia) del Pasaje de Drake. En esta Tesis Doctoral se propone que las asociaciones en la Península Antártica y en el Mar de Escocia reflejan la influencia de las aguas superficiales antárticas conducidas a través del p-GW, mientras que las asociaciones de quistes de dinoflagelados de la Cuenca Austral pueden ser el resultado de la confluencia de corrientes de aguas provenientes del Océano Pacífico, que habrían fluído a través de un incipiente Pasaje de Drake, con las originadas en las costas antárticas y transportadas hacia el norte por el borde noroccidental del p-GW. De esta manera, la distribución



paleogeográfica de los quistes de dinoflagelados refuerza la hipótesis de una apertura temprana del Pasaje de Drake durante el Eoceno medio.

7. El reemplazo de las especies endémicas por taxa cosmopolitas en la parte más alta de la Fm. Río Turbio podría responder a la profundización aproximadamente sincrónica de los pasajes oceánicos del Hemisferio Sur, al inicio de la instalación de una corriente circumpolar irrestricta y a cambios en los patrones paleoceanográficos globales reconocidos a partir del Eoceno tardío. El aumento de las especies cosmopolitas pertenecientes a géneros con representantes actuales permite concluir que la parte más alta de la formación se depositó durante el final del Eoceno y comienzos del Oligoceno bajo condiciones climáticas y oceanográficas transicionales, sin que se haya registrado la proliferación de la típica asociación cosmopolita del Oligoceno que caracteriza en otras áreas al intervalo frío denominado Oi1 (Houben et al., 2011 y 2013).



## **BIBLIOGRAFÍA**

- Amenábar, C.R., Candel, M.S., Guerstein, G.R. 2014. Small Antarctic Late Cretaceous chorate dinoflagellate cysts: biological and palaeoenvironmental affinities. *Palynology* 38(2), 303-323.
- Amstrong, H.A., Brasier, M.D. 2005. *Microfossils-Second edition*. En: Blackwell Publishing (Eds.). pp. 485.
- Archangelsky, S. 1968. Sobre el paleomicroplancton del Terciario inferior de Río Turbio, provincial de Santa Cruz. *Ameghiniana* 5, 406-416.
- Archangelsky, S. 1969. Estudio del paleomicroplancton de la Formación Río Turbio (Eoceno), Provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 6, 181-218.
- Archangelsky, S. 1972. Esporas de la Formación Río Turbio (Eoceno). *Revista del Museo de la Plata, sección Paleontología* 6, 65-100.
- Archangelsky, S., Fasola, A. 1971. Algunos elementos del paleomicroplancton del Terciario inferior de Patagonia Argentina y Chile. *Revista del Museo de la Plata, sección Paleontología* 36, 1-17.
- Arguijo, M.H, Romero, E.J. 1981. Análisis bioestratigráfico de formaciones portadoras de taofloras terciarias. *Actas 8° Congreso Geológico Argentino* 4, 691-717.
- Ayres, P. A., Seaton, D. D., Tett, P. B. 1982. Plankton blooms of economic importance to fisheries in UK waters 1968-1982. *ICES CM* 50, 38.
- Barker, F. 2001. Scotia Sea regional tectonic evolution: implications for mantle flow and palaeocirculation. *Earth Science Reviews* 55, 1–39.



- Beerling, D.J., Royer D.L. 2011. Convergent Cenozoic CO<sub>2</sub> history. *Nature Geoscience* 4(7), 418-420.
- Biddle, K., Uliana, M., Mitchum, R., Fitzgerald, M., Wright, R. 1986. The stratigraphic and structural evolution of the central and eastern Magallanes Basin, southern South America. *Special Publications International Association of Sedimentologists* 8, 41-61.
- Bijl, P. K., Schouten, S., Sluijs, A., Reichart, G. J., Zachos, J. C., Brinkhuis, H. 2009. Early Palaeogene temperature evolution of the southwest Pacific Ocean. *Nature* 461(7265), 776-779.
- Bijl, P. K.; Houben, A. J.; Schouten, S.; Bohaty, S. M.; Sluijs, A.; Reichart, G.; Damsté J. S., Henk Brinkhuis, H. 2010. Transient Middle Eocene atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature variations. *Science* 330(6005), 819-821.
- Bijl, P.K., Pross, J., Warnaar, J., Stickley, C.E., Huber, M., Guerin, R., Houben, A.J.P., Sluijs, A., Visscher, H., Brinkhuis, H. 2011. Environmental forcings of Paleogene Southern Ocean dinoflagellate biogeography. *Paleoceanography* 26, PA1202.
- Bijl, P.K., Bendle J.A.P, Bohaty S.M., Pross J., Schouten S., Tauxe L., Stickley C.E., McKay R.M., Röhl U., Olney M., Sluijs A., Escutia C., Brinkhuis H., Expedition 318 Scientists. 2013a. Eocene cooling linked to early flow across the Tasmanian Gateway. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(24), 9645-9650.



- Bijl, P.K., Sluijs A., Brinkhuis H., 2013b. A magneto-and chemostratigraphically calibrated dinoflagellate cyst zonation of the early Palaeogene South Pacific Ocean. *Earth-Science Reviews* 124, 1-31.
- Bohaty, S.M, Zachos, J.C. 2003. Significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene. *Geology* 31, 1017-1020.
- Bohaty, S.M., Zachos J.C., Florindo F., Delaney M.L. 2009. Coupled greenhouse warming and deep-sea acidification in the middle Eocene. *Paleoceanography* 24, PA2207.
- Bowman, V.C., Riding, J.B., Francis, J.E., Crame, J.A., Hannah, M.J. 2013. The taxonomy and palaeobiogeography of small chorate dinoflagellate cysts from the Late Cretaceous to Quaternary of Antarctica. *Palynology* 37(1), 151-169.
- Brinkhuis, H. 1994. Late Eocene to Early Oligocene dinoflagellate cysts from the Priabonian type-area (Northeast Italy): biostratigraphy and paleoenvironmental interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107(1), 121-163.
- Brinkhuis, H., Bujak, J.P., Smit, J., Versteegh, G.J.M., Visscher, H., 1998. Dinoflagellate-based sea surface temperature reconstructions across the Cretaceous–Tertiary boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141, 67– 83.
- Brinkhuis, H., Sengers, S., Sluijs, A., Warnaar, J., Williams, G.L., 2003a. Latest Cretaceous to earliest Oligocene, and Quaternary dinoflagellate cysts from ODP Site 1172, East Tasman Plateau. In: Exon, N.F., Kennett, J.P., Malone, M.J. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 189, 1–48.



- Brinkhuis, H., Munsterman, D.M., Sengers, S., Sluijs, A., Wanaar, J., Williams, G.L., 2003b. Late Eocene to Quaternary dinoflagellate cysts from ODP Site 1168, off western Tasmania. In: Exon, N.F., Kennett, J.P., Malone, M.J. (Eds.), Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results 189, 1-36.
- Brooks, J., Grant, P. R., Muir, M. 2013. Sporopollenin: Proceedings of a Symposium Held at the Geology Department, Imperial College, London 23–25.
- Bütschli, O. 1885. Erster Band. Protozoa. En: Dr. H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild (Eds), Winter'sche Verlagsbuchhandlung, Leipzig and Heidelberg, Germany pp.865-1088.
- Calegari, R., Baldi, M.J., Pioli, O. 1993. Sismoestratigrafía del Terciario de cuenca Austral. Aplicación en proyectos exploratorios. Boletín de Informaciones Petroleras 10, 2-23.
- Carmona, N. B., Ponce, J.J. 2011. Ichnology and sedimentology of Miocene hyperpycnites of the Austral foreland basin (Tierra del Fuego, Argentina): Trace fossil distribution and paleoecological implications, En R. M. Slatt y C. Zavala (Eds.), Sediment transfer from shelf to deep water—Revisiting the delivery system, AAPG Studies in Geology 61, 171–192.
- Camacho, H. H. 1974. Bioestratigrafía de las formaciones marinas del Eoceno y Oligoceno de la Patagonia. Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires 26, 39 – 57.



- Casadío, S., Griffin, M., Marensi, S., L. Parras, A.M., Rodriguez Raising, M., Santillana, S. 2009. Paleontology and sedimentology of Middle Eocene rocks in Lago Argentino area, Santa Cruz Province, Argentina. *Ameghiniana* 46, 27-47.
- Cembella, A. D., Quilliam, M. A., Lewis, N. I., Bauder, A. G., Dell'Aversano, C., Thomas, K., Cusack, R. R. 2002. The toxigenic marine dinoflagellate *Alexandrium tamarense* as the probable cause of mortality of caged salmon in Nova Scotia. *Harmful Algae* 1(3), 313-325.
- Cocozza, C.D., Clarke, C.M. 1992. Eocene microplankton from La Meseta Formation, northern Seymour Island. *Antarctic Science* 4(03), 355-362.
- Combes, V., Matano, R.P. 2014. A two-way nested simulation of the oceanic circulation in the Southwestern Atlantic, *Journal of Geophysical Research* 119, 731–756.
- Concheyro, A. 1991. Nanofósiles calcáreos de la Formación Man Aike (Eoceno, sudeste del Lago Cardiel) Santa Cruz, Argentina *Ameghiniana* 28, 385- 399.
- Cookson, I.C., Cranwell, L.M. 1967. Lower Tertiary microplankton, spores and pollen grains from southernmost Chile. *Micropaleontology* 204-216.
- Crouch, E.M., Dickens, G.R., Brinkhuis, H., Aubry, M.-P., Hollis, C.J., Rogers, K.M., Visscher, H. 2003. The *Apectodinium* acme and terrestrial discharge during the Paleocene– Eocene Thermal Maximum: new palynological, geochemical and calcareous nannoplankton observations at Tawanui, New Zealand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194, 387–403.
- Dale, B. 1996. Dinoflagellate cyst ecology: modelling and geological applications. En: Jansonius J., McGregor D.C. (Eds.), *Palynology: principles and applications*.



The American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Salt Lake City: Publishers Press, pp. 1249-276.

Dale, B., Edwards, M., Reid, P.C. 2006. Climate Change and Harmful Algal Blooms Ecological Studies. In Edna Granéli and Jefferson T. Turner (Eds.) Ecology of Harmful Algae, Springer-Verlag Berlin Heidelberg 189, 367-378.

Douglas, P.M., Affek, H.P., Ivany, L.C., Houben, A.J., Sijp, W.P., Sluijs, A., Schouten, S., Pagani, M. 2014. Pronounced zonal heterogeneity in Eocene southern high-latitude sea surface temperatures. Proceedings of the National Academy of Sciences 111, 6582–6587.

Eagles, G., Livermore, R., Morris, P. 2006. Small basins in the Scotia Sea: the Eocene Drake passage gateway. Earth and Planetary Science Letters 242, 343-353.

Eagles, G. 2010. The age and origin of the central Scotia Sea. Geophysical Journal International 183(2), 587-600.

Eagles, G., Jokat, W. 2014. Tectonic reconstructions for paleobathymetry in Drake Passage. Tectonophysics 611, 28-50.

Escutia, C., Brinkhuis, H., Klaus, A., Expedition 318 Scientists. 2011. Proceedings of the Ocean Drilling Program, Proceedings of the IODP, Volume 318 (Integrated Ocean Drilling Program Management International, Inc., Tokyo). 318, doi: 10.2204/iodp.sd.12.02.2011

Escutia, C., Brinkhuis, H., Expedition 318 Scientists. 2014. From Greenhouse to Icehouse at the Wilkes Land Antarctic Margin: IODP Expedition 318 Synthesis of Results. Developments in Marine Geology, 7. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-444-62617-2.00012-8>.



- Esper, O., Zonneveld K.A. F. 2002. Distribution of organic-walled dinoflagellate cysts in surface sediments of the Southern Ocean (eastern Atlantic sector) between the Subtropical Front and the Weddell Gyre. *Marine Micropaleontology* 46, 177-208.
- Esper, O., Zonneveld, K.A.F. 2007. The potential of organic-walled dinoflagellate cysts for the reconstruction of past sea-surface conditions in the Southern Ocean. *Marine Micropaleontology* 65, 185–212.
- Evitt, W. R. 1985. Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation. American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, Dallas, Texas i-xv, 1-33.
- Fasola A . 1969. Estudio palinológico de la Formación Loreto (Terciario Medio) Provincia de Magallanes. Chile. *Ameghiniana* 6(1), 3-49.
- Fensome, R. A., Taylor, F. J. R., Norris, G., Sarjeant, W. A. S., Wharton, D. I., Williams, G. L. 1993. A Classification of Living and Fossil Dinoflagellates. *Micropaleontology Special Publication*, New York: American Museum of Natural History.no. 7.
- Fensome, R. A., MacRae, R. A., Moldowan, J. M., Taylor, F. J. R., Williams, G. L. 1996. The early Mesozoic radiation of dinoflagellates. *Paleobiology* 329-338.
- Fensome, R.A., MacRae, R.A., Williams, G.L., 2008. DINOFLAJ2, Version 1. American Association of Stratigraphic Palynologists, Data Series no. 1.
- Fernández, D.A., Panti, C., Palazzesi, L., Barreda, V.B. 2012. La presencia de una familia neotropical (Malpighiaceae) en el extremo más austral de Sudamérica durante el Eoceno. *Revista Brasileira de Paleontologia* 15, 386-391.



- Francis J. E., S. Marensi, R. Levy, M. Hambrey, V. C. Thorn, B. Mohr, H. Brinkhuis, J. Warnaar, J. Zachos, S. Bohaty y R. DeConto. 2009. From Greenhouse to Icehouse – The Eocene/Oligocene in Antarctica Developments in Earth y Environmental Sciences, 8, F. Florindo and M. Siegert (Eds.), Elsevier B.V. All rights reserved. DOI 10.1016/S1571-9197(08)00008-6
- Frenguelli, J. 1941. Nuevos elementos florísticos del Maguellaniano de Patagonia austral. *Revista del Museo de La Plata* 6,173–202.
- Furque, G., Caballé, M. 1993. Estudio geológico y geomorfológico de la cuenca superior del río Turbio, provincia de Santa Cruz. Consejo Federal de inversiones. Serie Investigaciones Aplicadas, Colección Hidrología Subterránea, Buenos Aires 6, 8-39.
- Ghiglione, M. C., Ramos, V. A. 2005. Progression of deformation in the southernmost Andes. *Tectonophysics* 405, 25-46.
- Ghiglione, M. C., Cristallini, E. O. 2007. Have the southernmost Andes been curved since Late Cretaceous time? An analog test for the Patagonia Orocline. *Geology* 35, 13-16.
- Ghiglione, J. F., Conan, P., Pujo-Pay, M. 2009. Diversity of total and active free-living vs. particle-attached bacteria in the euphotic zone of the NW Mediterranean Sea. *FEMS microbiology letters* 299(1), 9-21.
- Gómez, E. A., Martínez, D. E., Borel, C. M., Guerstein, G. R., Cusminsky, G. C. 2005. Submarine evidence of Holocene sea-level fluctuations in the Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 20(1), 139-155.



- Gómez, E. A., Martínez, D. E., Borel, C. M., Guerstein, G. R., Cusminsky, G. C. 2006. Negative Sea Level Oscillation in Bahía Blanca Estuary related to a Global Climatic Change around 2,650 yr BP. *Journal of Coastal Research* 181-185.
- González Estebenet, M.S., Espinosa, M. A., Guerstein, G. R., Rodríguez Raising, M. 2012. Diatomeas de la Formación Río Turbio (Eoceno Medio), sudoeste de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 49, 389-394.
- Goodman, D.K., Ford, L.N. Jr. 1983. Preliminary dinoflagellate biostratigraphy for the middle Eocene to lower Oligocene from the southwest Atlantic Ocean. In: Ludwig, W.J., Krasheninnikov V.A., et al. (Eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project Press*, Washington, pp. 859-877.
- Gradstein, F. M., Kristiansen, I. L., Loemo, L., Kaminski, M. A. 1992. Cenozoic foraminiferal and dinoflagellate cyst biostratigraphy of the central North Sea. *Micropaleontology* 101-137.
- Griffin, M. 1991. Eocene Bivalves from the Rio Turbio Formation, Southwestern Patagonia (Argentina). *Journal of Paleontology* 65, 119-146.
- Guerstein, G.R., Guler, M.V., Williams, G.L., Fensome, R.A., Chiesa, J.O. 2008. Mid Palaeogene dinoflagellate cysts from Tierra del Fuego, Argentina: biostratigraphy and palaeoenvironments. *Journal of Micropalaeontology* 27, 75-94.
- Guerstein, G.R., Daners, G., Y Ferreira, E. 2010a. Mid Paleogene dinoflagellate distribution in the Southwestern Atlantic Ocean: paleoceanographic implications. *Eos Trans. AGU - 2010 The Meeting of the Americas*. Foz do



- Iguasu, Brasil. 8–12 Agosto, 2010. Eos Trans. AGU, 91(26), Meet. Am. Suppl., Abstract (1 página).
- Guerstein, G.R., Guler, M.V., Brinkhuis, H., Warnaar, J., 2010b. Mid cenozoic palaeoclimatic and palaeoceanographic trends in the southwest Atlantic basins, a dinoflagellate view. The paleontology of Gran Barranca. In: Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., Kay, R.F. (Eds.), The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia. Cambridge, University Press, Cambridge, pp. 398-409.
- Guerstein, G.R., Rodriguez Raising, M.E., Casadío, S., Marensi, S., Cárdenas, O. 2010c. Palinología del Miembro Inferior de la Formación Río Turbio (Eoceno inferior a medio) en el cañón del río Guillermo, suroeste de Santa Cruz, Argentina. X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. La Plata, Argentina, 20 al 24 de septiembre 2010. Resúmenes, 93.
- Guerstein, G.R., Daners, G. 2010. Distribución de *Enneadocysta* (Dinoflagellata) en el Paleógeno del Atlántico Sudoccidental: implicancias paleoceanográficas. *Ameghiniana* 47(4), 461-478.
- Guerstein, G.R., González Estebenet, M.S., Alperin M.I., Casadío S.A., Archangelsky S. 2014. Correlation and paleoenvironments of middle Paleogene marine beds based on dinoflagellate cysts in southwestern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 52, 166-178.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontología Electrónica* 4, 9.



- Hannah, M.J. 1997. Climate controlled dinoflagellate distribution in late Eocene-earliest Oligocene strata from CIROS-01 drillhole, McMurdo Sound, Antarctica. *Terra Antarctica* 4, 73-78.
- Horner, R. A., Garrison, D. L., Plumley, F. G. 1997. Harmful algal blooms and red tide problems on the US west coast. *Limnology and Oceanography* 42(5), 1076-1088.
- Houben, A.J.P.; Bijl, P.K., Guerin, R.G., Sluijs, A. Brinkhuis, H. 2011. *Malvinia escutiana*, a new biostratigraphically important Oligocene dinoflagellate cyst from the Southern Ocean. *Review of Palaeobotany and Palynology* 165, 3-4.
- Houben, A. J., Bijl, P.K., Pross, J., Bohaty, S.M., Passchier, S., Stickley, C.E., Röhl U., Sugisaki S., Tauxe L., Flierdt T., Olney M., Sangiorgi F., Sluijs A., Escutia C., Brinkhuis H., Expedition 318 Scientists. 2013. Reorganization of Southern Ocean plankton ecosystem at the onset of Antarctic glaciation. *Science* 340(6130), 341-344.
- Huber, M., Sloan, L. C. 2001. Heat transport, deep waters, and thermal gradients: Coupled simulation of an Eocene greenhouse climate. *Geophysical Research Letters* 28(18), 3481-3484.
- Huber, M., Brinkhuis, H., Stickley, C. E., Döös, K., Sluijs A., Warnaar, J., Schellenberg, S. A., Williams, G. L. 2004. Eocene circulation of the Southern Ocean: Was Antarctica kept warm by subtropical waters?. *Paleoceanography* 19, PA4026.
- Hünicken, M. A. 1955. Depósitos Neocretácicos y Terciarios del extremo SSW de Santa Cruz (cuena carbonífera de Río Turbio). *Revista del Instituto Nacional de Investigaciones en Ciencias Naturales, Ciencias Geológicas* 4, 1-161.



- Hünicken, M. A. 1966. Flora terciaria de los Estratos de Río turbio, Santa Cruz. (Niveles plantíferos del arroyo Santa Flavia). *Revista de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Córdoba* 28(3-4), 139-227.
- Kennett, J. P. 1977. Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the circum-Antarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography. *Journal of Geophysical Research* 82(27), 3843-3860.
- Kraemer, P.E., Ploszkiewicz, J.V., Ramos, V.A. 2002. Estructura de la Cordillera Patagónica austral entre los 46° y los 52° S. En: M.J. Haller (ed.). *Geología y Recursos naturales de Santa Cruz. Relatorio. XV Congreso Geológico Argentino: Asociación Geológica Argentina*, Buenos Aires I(22), 353-364.
- Lagabrielle, Y., Goddérís, Y., Donnadiou, Y., Malavieille, J., Suarez, M. 2009. The tectonic history of Drake Passage and its possible impacts on global climate. *Earth and Planetary Science Letters* 279, 197–211.
- Leanza, A. F. 1972. Andes Patagónicos Australes. En: *Geología Regional Argentina*, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba 689-706.
- Lentin, J.K., Williams, G.L. 1976. A monograph of fossil peridinioid dinoflagellate cysts. Bedford Institute of Oceanography. Report Series BI-R-75-16, 237p.
- Levy, R.H. y Hardwood, D.M. 2000. Tertiary marine palynomorphs from the McMurdo Sound erratics, Antarctica. En: J.D. Stilwell y R.M. Feldmann (Eds.) *Paleobiology and paleoenvironments of Eocene rocks, McMurdo Sound, East Antarctica*. Antarctic Research Series 76, 183-242.
- Livermore, R., Nankivell, A., Eagles, G., Morris, P. 2005. Paleogene opening of Drake passage. *Earth and Planetary Science Letters* 236(1), 459-470.



- Livermore, R., Hillenbrand, C. D., Meredith, M., Eagles, G. 2007. Drake Passage and Cenozoic climate: An open and shut case?. *Geochemistry Geophysics Geosystems* 8(1), Q01005.
- MacPhail, M.K., Truswell, E.M. 2004. Palynology of Site 1166, Prydz Bay, East Antarctica. En: Cooper, A.K., O'Brien, P.E., Richter, C. (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 188, 1–43.
- Malumián, N. 1990. Foraminíferos de la Formación Man Aike (Eoceno, Sureste Lago Cardiel) Provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 45, 365-385.
- Malumián, N. 1999. La sedimentación y el volcanismo terciarios en la Patagonia Extraandina. En: Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina. Anales Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR, Buenos Aires* 29, 557-612.
- Malumián, N. 2002. El Terciario marino. Sus relaciones con el eustatismo. En Haller, M.J. (Eds.). *Geología y Recursos naturales de Santa Cruz. Relatorio XV Congreso Geológico Argentino, Asociación Geológica Argentina. Buenos Aires*, pp. 237-244.
- Malumián, N., Ramos, V. 1984. Magmatic intervals, transgression-regression cycles and oceanic events in the Cretaceous and Tertiary of Southern South America. *Earth Planetary Science Letters* 67, 228-237.
- Malumián, N., Caramés, A. 1997. Upper Campanian-Paleogene from the Río Turbio coal measures in Southern Argentina: micropaleontology and the Paleocene/Eocene boundary. *Journal of South American Earth Science* 10(2), 189-201.



- Malumián, N., Náñez, C. 2011. Los foraminíferos de la provincia de Santa Cruz. Su significado geológico, En: M. J. Haller (Eds.). Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz: Relatorio XV Congreso Geológico Argentino I(23), 481-494.
- Malumian, N., Panza, J. L., Parisi, C., Náñez, C., Carames, A., Torre, E. 2000. Hoja Geologica 5172-III-Yacimiento Rio Turbio, provincia Santa Cruz, 1:250.000. Boletín del Servicio Geológico Minero Argentino 247, 108.
- Mao, S., Mohr, B.A.R. 1995. Middle Eocene dinocysts from Bruce Bank (Scotia Sea, Antarctica) and their paleoenvironmental and paleogeographic implications. Review of Palaeobotany and Palynology 86, 235-263.
- Marret, F., Zonneveld, K. A. 2003. Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution. Review of Palaeobotany and Palynology 125(1), 1-200.
- McGowran, B., Li, Q., Cann, J., Padley, D., McKirdy, D. M., Shafik, S. 1997. Biogeographic impact of the Leeuwin Current in southern Australia since the late middle Eocene. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 136(1), 19-40.
- Menéndez, C.A. 1965. Microplancton fósil de sedimentos terciarios y cretácicos del norte de Tierra del Fuego (Argentina). Ameghiniana 4, 7-15.
- Mohr, B.A.R. 1990. Eocene and Oligocene sporomorphs and dinoflagellate cysts from Leg 113 drill sites, Weddell Sea, Antarctica, Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific 113, 595-612.
- Mudie, P. J., Harland, R. 1996. Aquatic quaternary. Palynology: principles and applications 2, 843-877.



- Nullo, F.E., Panza, J.L. Blasco, G. 1999. Jurásico y Cretácico de la cuenca Austral. En: Caminos, R. (Eds.). Geología Argentina: Anales Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR, Buenos Aires 29, 399-416.
- Olivero, E. B., Martinioni, D. R. 2001. A review of the geology of the Argentinian Fuegian Andes. *Journal of South American Earth Sciences* 14(2), 175-188.
- Olivero, E. B. Malumián, N. 1999. Eocene stratigraphy of southeastern Tierra del Fuego island, Argentina. *Bulletin - American Association of Petroleum Geologists* 83, 295-313.
- Olivero, E.B., Malumián, N., 2008. Mesozoic-Cenozoic stratigraphy of the Fuegian Andes, Argentina. *Geológica Acta* 6, 5-18.
- Pagani, M., Freeman, K. H., Ohkouchi, N., Caldeira, K. 2002. Comparison of water column [CO<sub>2</sub>aq] with sedimentary alkenone-based estimates: A test of the alkenone-CO<sub>2</sub> proxy. *Paleoceanography* 17(4), 21-1.
- Pagani, M., Zachos, J. C., Freeman, K. H., Tipple, B., Bohaty, S. 2005. Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleogene. *Science* 309(5734), 600-603.
- Pagani, M., Huber, M., Liu, Z., Bohaty, S. M., Henderiks, J., Sijp, W., Krishnan, S., DeConto, R. M. 2011. The role of carbon dioxide during the onset of Antarctic glaciation. *Science* 334(6060), 1261-1264.
- Palma, E. D., R. P. Matano, A. R. Piola. 2008. A numerical study of the Southwestern Atlantic Shelf circulation: stratified ocean response to local and offshore forcing, *Journal of Geophysical Research* 113, C11010. doi:10.1029/2007JC004720.



- Pearson, N., Mángano, M. G., Buatois, L. A., Casadío, S., Rodríguez Raising, M. 2012. Ichnology, sedimentology, and sequence stratigraphy of outer-estuarine and coastal-plain deposits: Implications for the distinction between allogenic and autogenic expressions of the *Glossifungites* Ichnofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 333–334, 192–217.
- Piola, A. R., N. Martínez Avellaneda, R. A. Guerrero, F. P. Jardon, E. D. Palma, S. I. Romero. 2010. Malvinas-slope water intrusions on the northern Patagonia continental shelf, *Ocean Sciences* 6, 345-359.
- Pöthe de Baldis, E.D. 1966. Microplankton del Terciario de Tierra del Fuego. *Ameghiniana* 4(7), 219–228.
- Powell, A.J., Lewis, J., Dodge, J.D. 1992. The palynological expressions of post-Paleogene upwelling: a review. En: Summerhayes, C.P., Prell, W.L., Emeis, K.C. (Eds.), *Upwelling Systems: Evolution since the Early Miocene*. The Geological Society, London, pp. 215– 226.
- Pross, J. 2001. Paleo-oxygenation in Tertiary epeiric seas: evidence from dinoflagellate cysts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 166, 369-381.
- Pross, J., Schmiedl, G. 2002. Early Oligocene dinoflagellate cysts from the Upper Rhine Graben (SW Germany): paleoenvironmental and paleoclimatic implications. *Marine Micropaleontology* 45, 1-24.
- Pross, J., Brinkhuis, H. 2005. Organic-walled dinoflagellate cysts as paleoenvironmental indicators in the Paleogene; a synopsis of concepts. *Paläontologische Zeitschrift* 79(1), 53-59.



- Pujana, R. R., Martínez, L. C., Brea, M. 2011. El registro de maderas fósiles de Leguminosae de Sudamérica. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 13(2), 183-194.
- Quattrocchio, M. E. 2009. Paleogene dinoflagellate cysts from Punta Prat, southern Chile. *Palynology* 33(1), 141-156.
- Ramos, V.A. 2005. Seismic ridge subduction and topography: foreland deformation in the Patagonian Andes. *Tectonophysics* 399, 73-86.
- Reguero, M.A., Marensi, S.A., and Santillana, S.N. 2002. Antarctic Peninsula and South America (Patagonia) Paleogene terrestrial faunas and environments: biogeographic relationships. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 179, 189-210.
- Robbiano, J. A., Arbe, H., Gangui, A. 1996. Cuenca Austral Marina. En: *Geología y Recursos Naturales de la Plataforma Continental Argentina*. Ramos, V. A., Turic, M. A. (Eds). Congreso Geológico Argentino, No. 13 y Congreso de Exploración de Hidrocarburos, No. 3, Relatorio, pp. 323-342.
- Rochon, A., Vernal, A. D., Turon, J. L., Matthießen, J., Head, M. J. 1999. Distribution of recent dinoflagellate cysts in surface sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas in relation to sea-surface parameters. *American Association of Stratigraphic Palynologists Contribution Series* 35, 1-146.
- Rodríguez Raising, M.E. 2010. Estratigrafía secuencial de los depósitos marinos y continentales del Eoceno – Oligoceno temprano de la cuenca Austral, sudoeste de la provincia de Santa Cruz. Programa de Post-grado en Geología, Universidad Nacional del Sur, Argentina, Tesis Doctoral, 203p.



- Rodríguez Raising, M., Casadío, S., Pearson, N., Mangano, G., Buatois, L. Griffin, M. 2014. Paleoenvironmental setting and description of an estuarine oyster reef in the Eocene of Patagonia, southern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 56, 242-250.
- Röhl, U., Brinkhuis, H., Stickley, C.E., Fuller, M., Schellenberg, S.A., Wefer, G., Williams, G.L. 2004. Sea level and astronomically induced environmental changes in middle and late Eocene sediments from the East Tasman Plateau. In: Exon, N.F., Malone M., Kennett J.P. (Eds.), *Climate evolution of the Southern Ocean and Australia's northward flight from Antarctica*. American Geophysical Union, Geophysical Monograph Series, pp. 127-151.
- Romero, E. J. 1973. Polen fósil de *Nothofagus* (*Nothofagidites*) del Cretácico y Paleoceno de Patagonia. *Revista Museo La Plata Sección Paleontología* 7, 291–303.
- Romero, E. J. 1977. Polen de gimnospermas y fagáceas de la Formación Río Turbio (Eoceno), Santa Cruz, Argentina. *Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura*, Buenos Aires. 105p.
- Romero, J. E., Castro, M.T. 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.
- Scher, H.D., Martin, E.E. 2006. Timing and Climatic Consequences of the Opening of Drake Passage. *Science* 312, 428-430.
- Schettino, A., Scotese, C.R. 2005. Apparent polar wander paths for the major continents (200 Ma-Present Day): A paleomagnetic reference frame for global plate



- tectonic reconstructions. *Geophysical Journal International* 163, 727-759.  
(<http://www.serg.unicam.it/Reconstructions.htm>).
- Sijp, W. P., Anna, S., Dijkstra, H. A., Flögel, S., Douglas, P. M., Bijl, P. K. 2014. The role of ocean gateways on cooling climate on long time scales. *Global and Planetary Change* 119, 1-22.
- Sluijs, A., Brinkhuis, H., Stickley, C.E., Warnaar, J., Williams, G.L., Fuller, M. 2003. Dinoflagellate cysts from the Eocene / Oligocene transition in the Southern Ocean; results from ODP Leg 189. In: Exon, N.F., Kennett J.P., Malone, M.J., (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results 189*, 1-42.
- Sluijs, A., Pross, J., Brinkhuis, H. 2005. From greenhouse to icehouse; organic-walled dinoflagellate cysts as paleoenvironmental indicators in the Paleogene. *Earth Science Reviews* 68, 281-315.
- Sluijs, A., Brinkhuis, H., Williams, G.L., Fensome, R.A. 2009. Taxonomic revision of some Cretaceous–Cenozoic spiny organic-walled peridiniacean dinoflagellate cysts. *Review of Palaeobotany and Palynology* 154, 34-53.
- Stickley, C.E., Brinkhuis, H., Schellenberg, S.A., Sluijs, A., Röhl, U., Fuller, M., Grauert, M., Huber, M., Warnaar, J., Williams, G.L. 2004a. Timing and nature of the deepening of the Tasmanian Gateway. *Paleoceanography* 19, PA4027.
- Stickley, C.E., Brinkhuis, H., McGonigal, K.L., Chaproniere, G.C.H., Fuller, M., Kelly, D.C., Nürnberg, D., Pfuhl, H.A., Schellenberg, S.A., Schoenfeld, J., Suzuki, N., Touchard, Y., Wei, W., Williams, G.L., Lara, J., Stant, S.A. 2004b. Late Cretaceous–Quaternary biomagnetostratigraphy of ODP Sites 1168, 1170, 1171,



- and 1172, Tasmanian Gateway. En: Exon, N.F., Kennett J.P., Malone, M.J. (Eds.), Proceedings of the Ocean Drilling Program. Scientific Results 189, 1–57.
- Stover, L.E., Brinkhuis, H., Damassa, S.P., De Verteuil, L., Helby, R.J., Monteil, E., Partridge, A.D., Powell, A.J., Riding, J.B., Smelror, M., Williams, G.L. 1996. Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. En: Jansonius, J. y McGregor, D.C. (Eds.), Palynology: Principles and applications: American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, pp. 641-750.
- Truswell, E.M. 1997. Palynomorph assemblages from marine Eocene sediments on the West Tasmanian continental margin and the South Tasman Rise. Australian Journal of Earth Sciences 4, 633-654.
- Uliana, M.A., Biddle K.T. 1988. Mesozoc-Cenozoic Paleogeographic and geodynamic evolution of Southern South America. Revista Brasileira de Geociencias 18, 172-190.
- Uliana, M.A., Biddle K.T., Cerdan, J. 1989. Mesozoic extension and the formation of Argentine Sedimentary Basins. American Association of Petroleum Geologists, Memoir 46, 599-614.
- Vandenbergh, N., Speijer, R.P., Hilgen, F.J. 2012. The Paleogene period. En: Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M., Ogg, G. (Eds.), The Geologic Time Scale 2012. Elsevier, Amsterdam 855–922.
- Vilanova, I., Guerstein, G. R., Akselman, R., Prieto, A. R. 2008. Mid-to Late Holocene organic-walled dinoflagellate cysts from the northern Argentine shelf. Review of Palaeobotany and Palynology 152(1), 11-20.



- von Stosch, H. V. 1973. Observations on vegetative reproduction and sexual life cycles of two freshwater dinoflagellates, *Gymnodinium pseudopalustre* Schiller and *Woloszynskia apiculata* sp. nov. *British Phycological Journal* 8(2), 105-134.
- Wannar, J. 2006. Climatological implications of australian-antarctic separation. Universidad de Utrecht, Holanda. 144p.
- Warnaar, J., Bijl, P.K., Huber, M., Sloan, L., Brinkhuis, H., Röhl, U., Sriver, R., Visscher, H. 2009. Orbitally forced climate changes in the Tasman sector during the Middle Eocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280, 361–370.
- Williams, G. L., Brinkhuis, H., Pearce, M. A., Fensome, R. A., Weegink, J. W. 2004. Southern Ocean and global dinoflagellate cyst events compared: index events for the Late Cretaceous-Neogene. in Exon, N.F., Kennett, J.P. y Malone, M.J. (Eds.) *Proceeding of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 189, 1-98.
- Wilson, G.J. 1967. Some new species of Lower Tertiary dinoflagellates from McMurdo Sound, Antarctica. *N.Z.J. Bot.* 5(1), 57–83.
- Wrenn, J.H., Beckman, S.W. 1982. Maceral, total organic carbon, and palynological analyses of Ross Ice Shelf Project site J9 cores. *Science* 216, 187-189.
- Wrenn, J.H., Hart, G.F. 1988. Paleogene dinoflagellate cyst biostratigraphy of Seymour Island, Antarctica. *Geol.Soc. Am. Mem.* 169, 321-447.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292, 686–693.



- Zachos, J.C., Dickens, G.R., Zeebe, R.E. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451, 279-283.
- Zachos, J. C., McCarren, H., Murphy, B., Röhl, U., Westerhold, T. 2010. Tempo and scale of late Paleocene and early Eocene carbon isotope cycles: Implications for the origin of hyperthermals. *Earth and Planetary Science Letters* 299(1), 242-249.
- Zonneveld, K. A., Susek, E., Fischer, G. 2010. Seasonal variability of the organic-walled dinoflagellate cyst production in the coastal upwelling region off Cape Blanc (Mauritania): a five-year survey<sup>1</sup>. *Journal of Phycology* 46(1), 202-215.
- Zonneveld, K. A., Marret, F., Versteegh, G. J., Bogus, K., Bonnet, S., Bouimetarhan, I., Crouch, E., de Vernal, A., Elshanawany, R., Edwards, L., Esper, O., Forke, S., Grøsfjeld, K., Henry, M., Holzwarth, U., Kieft, J-F., Kim, S-Y., Ladouceur, S., Ledu, D., Chen, L., Limoges, A., Londeix, L., Lu S-H., Mahmoud, M.S., Marino, G., Matsouka, K., Matthiessen, J., Mildenhall, C., Mudie, P., Neil H.L., Pospelova, V., Qi, Y., Radi, T., Richerol, T., Rochon, A., Sangiorgi, F., Solignac, S., Turon, J-L., Verleye, T., Wang, Y., Wang, Z., Young, M. 2013. Atlas of modern dinoflagellate cyst distribution based on 2405 data points. *Review of Palaeobotany and Palynology* 191, 1-197.

