

# BIOESTRATIGRAFÍA (CAROFITAS) DEL CRETÁCICO DE LAS CUENCAS DEL GOLFO SAN JORGE Y CAÑADÓN ASFALTO (PROVINCIA DE CHUBUT)

GEÓL. ANDREA DE SOSA TOMAS

DIRECTOR: DR. CARLES MARTÍN-CLOSAS (UB)  
CODIRECTORA: DRA. PATRICIA VALLATI (UNPSJB)



Carrera de Doctorado en Geología  
Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud



Dibujo de tapa y contratapa: Julieta Caglianone 2024.

TESIS DOCTORAL

**BIOESTRATIGRAFÍA (CAROFITAS) DEL  
CRETÁCICO DE LAS CUENCAS DEL GOLFO SAN  
JORGE Y CAÑADÓN ASFALTO (PROVINCIA DE  
CHUBUT)**

Autora: Geóloga Andrea De Sosa Tomas

Director: Dr. Carles Martín-Closas (Universitat de Barcelona)

Co-Directora: Dra. Patricia Vallati (UNPSJB)

Carrera de Doctorado en Geología

Departamento de Geología

Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud

Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB)

Comodoro Rivadavia

Año 2025

**Dedicada al Dr. Eduardo Musacchio,  
a mi hijo Tomás (porque nunca hay que rendirse)  
y a la niña de la ventana.**

**“Puedes encontrarte con muchas derrotas, pero no  
debes dejarte vencer. De hecho, puede ser necesario  
encontrarte con las derrotas para que puedas saber quién  
eres, de qué puedes levantarte y cómo puedes salir de ahí”**

**(Fragmento tomado de "*I Know Why the Caged  
Bird Sings*", de Maya Angelou).**



## **Agradecimientos:**

Quisiera comenzar dedicando esta tesis al Dr. Eduardo Musacchio, a quien recordaré siempre con gratitud por su tiempo, sus charlas, sus mates, su humildad y la sabiduría que compartió generosamente. Eduardo fue un pilar fundamental en mis primeros años en la carrera de Geología y la inspiración que me impulsó a dar mis primeros pasos en el mundo de la micropaleontología. Tras su triste partida, las Dras. Patricia Vallati y Margarita Simeoni continuaron guiando mi formación académica. Mi más profunda gratitud para estas dos MUJERES (investigadoras, madres, esposas e hijas) que, en momentos de desolación y dolor, fueron fortaleza.

Agradezco profundamente a mis directores de tesis, los Dres. Carles Martín-Closas y Patricia Vallati, quienes no solo me enseñaron y guiaron a lo largo de todo este proceso de investigación, sino que también me dejaron como legado su integridad y honestidad intelectual. GRACIAS por acompañarme en este camino.

Mi más sincero agradecimiento al jurado de esta tesis doctoral, la Dra. Magdalena Llorens y los doctores Josep Sanjuan-Girbau y Aldo Umazano, por su lectura crítica y sus valiosas sugerencias, que contribuyeron significativamente a mejorar el manuscrito original.

Muchas gracias a quienes me ayudaron en las cuestiones metodológicas en este trabajo: a Celina Tiedemann, por estar siempre al pie del cañón para tomar las fotos en el Microscopio Electrónico de Barrido, a Adriana Nillni, Cristian Palavicino y Agustín Echevarría por su ayuda en realización de los cortes delgados y en la obtención de los análisis de difracción. Mi gratitud al Dr. Alejandro Gallardo por su ayuda con los cortes delgados realizados en la Universitat de Barcelona y por sus consejos en cuanto a técnicas de laboratorio.

A mi familia, por su apoyo incondicional a lo largo de todo este proceso, sin el cual nada de esto habría sido posible. A mis amigas de “fierro”, por estar siempre presentes con palabras de aliento, especialmente a Virginia. A mis compañeros de Paleontología y a Lucía por el "aguante" en esta etapa final de escritura de la tesis. Julieta, gracias por las portadas.

También me gustaría agradecer a la comunidad de Paso de Indios y particularmente a Marcia Sastre y a su familia, quienes nos albergaron, a mi familia y a mí en su hogar, facilitándome el trabajo de campo en el valle medio del río Chubut.

Gracias al Colegio de Geólogos de Chubut, a la Asociación Paleontológica Argentina y a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la UNPSJB por el apoyo económico brindado que permitió financiar parte de las salidas de campo.

Por último, mi más sincero agradecimiento a la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, una institución pública que, gracias al esfuerzo y la resiliencia del pueblo argentino, ha sido un pilar fundamental en mi formación académica. La educación pública representa los valores del acceso libre y universal al conocimiento y el compromiso con el desarrollo del país. En este sentido, quiero reconocer especialmente a quienes, con su dedicación y compromiso diario, trabajan incansablemente para que la universidad crezca y mejore continuamente: docentes, investigadores, personal no docente y estudiantes, cuyo esfuerzo y vocación se sostienen más allá de cualquier coyuntura política. Son ellos quienes garantizan la excelencia académica y el acceso al conocimiento, asegurando que la educación pública siga siendo un pilar del desarrollo y la equidad en nuestro país.

# **BIOESTRATIGRAFÍA (CAROFITAS) DEL CRETÁCICO DE LAS CUENCAS DEL GOLFO SAN JORGE Y CAÑADÓN ASFALTO (PROVINCIA DEL CHUBUT)**

Por Andrea De Sosa Tomas

## **ÍNDICE**

Resumen .....	4
Abstract.....	5
1-Hipótesis y objetivos .....	7
2-Plan de trabajo.....	10
2. 1-Actividades.....	10
2. 2-Metodología .....	11
2. 2. a-Campo.....	11
2. 2. b-Laboratorio .....	13
3-Introducción .....	17
3. 1-Morfología.....	18
3. 2-Registro fósil.....	21
3. 3-Las estreptofitas y la transición a los ambientes terrestres .....	23
3. 4-Las carofitas como indicadores ambientales.....	25
4-Registro de carofitas en cuencas de Argentina.....	28
4. 1-Triásico y Jurásico.....	28
4. 2-Cretácico Temprano .....	28
4. 3-Cretácico Tardío.....	29
4. 4-Límite Cretácico/Paleógeno .....	30
4. 5-Cenozoico.....	31
5-Marco geológico.....	37
5. 1-Cuenca de Cañadón Asfalto .....	39
5. 1. a-Antecedentes cronoestratigráficos.....	45
5. 1. b-Antecedentes paleobiogeográficos .....	47
5. 1. c-Antecedentes paleoecológicos .....	48
5. 2-Cuenca del Golfo San Jorge.....	50
5. 2. a-Antecedentes cronoestratigráficos.....	55

5. 2. b-Antecedentes paleobiogeográficos .....	56
5. 2. c-Antecedentes paleoecológicos .....	57
6-Áreas de estudio .....	60
6. 1-Cuenca de Cañadón Asfalto .....	61
6. 1. a-Sierra de La Manea: Formación Los Adobes-Miembro Bardas Coloradas .....	61
6. 1. b-Cerro Castaño y Paso de Indios: Formación Cerro Barcino-Miembro Puesto La Paloma y Miembro Cerro Castaño.....	65
6. 2-Cuenca del Golfo San Jorge.....	69
6. 2. a-Sierra Silva (Cerro Chenques): Formación Pozo D-129 .....	69
6. 2. b-Nacientes del río Chico: Formación Lago Colhué Huapi .....	73
6. 2. b. 1-Cerro del Hadro .....	73
6. 2. b. 2-Cerro de los Fragmentos.....	75
6. 2. b. 3-Cerro Hoja Grande y Corral de Piedra .....	76
7-Resultados .....	79
7. 1-Sistemática de carofitas.....	79
7. 2-Bioestratigrafía.....	117
7. 2. 1-Cuenca de Cañadón Asfalto .....	117
7. 2. 1. a-Formación Los Adobes- Miembro Bardas Coloradas .....	117
7. 2. 1. b-Formación Cerro Barcino-Miembro Puesto La Paloma y Miembro Cerro Castaño.....	118
7. 2. 2-Cuenca del Golfo San Jorge .....	120
7. 2. 2. a- Formación Pozo D-129.....	120
7. 3-Paleobiogeografía.....	123
7. 3. 1-Cuenca de Cañadón Asfalto .....	123
7. 3. 1. a-Formación Los Adobes- Miembro Bardas Coloradas .....	123
7. 3. 1. b-Formación Cerro Barcino-Miembro Puesto La Paloma y Miembro Cerro Castaño.....	124
7. 3. 2-Cuenca del Golfo San Jorge .....	127
7. 3. 2. a-Formación Pozo D-129.....	127
7. 4-Sedimentología, tafonomía y paleoecología .....	130
7. 4. 1-Cuenca de Cañadón Asfalto .....	130
7. 4. 1. a-Formación Los Adobes- Miembro Bardas Coloradas .....	130
7. 4. 1. b-Formación Cerro Barcino-Miembro Puesto La Paloma y Miembro Cerro Castaño.....	140
7. 4. 2-Cuenca del Golfo San Jorge .....	153

7. 4. 2. a-Formación Pozo D-129.....	153
7. 4. 2. b-Formación Lago Colhué Huapi .....	159
8-Discusión.....	179
8. 1-Implicancias bioestratigráficas y paleobiogeográficas.....	179
8. 2-Interpretaciones paleoambientales y paleoclimáticas .....	184
9-Conclusiones .....	196
10-Bibliografía .....	200
11-Financiamiento .....	235

## Resumen

La presente tesis doctoral (Resol. CDFCN N°069/2014) se desarrolló en el marco de la carrera de Doctorado en Geología de la Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud (FCNyCS) de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB). Esta tesis se basó en el estudio de las carofitas reconocidas en unidades cretácicas no marinas del Grupo Chubut en las cuencas de Cañadón Asfalto (CCA) y del Golfo San Jorge (CGSJ) en Patagonia central.

Sobre un total de 300 muestras analizadas, se reconocieron diez taxones, incluyendo dos especies nuevas: *Mesochara adobensis* y *Lamprothamnium? barcinensis*. El estudio bioestratigráfico permitió definir cinco asociaciones de carofitas asignadas al intervalo Barremiano–Albiano temprano, correspondientes a las formaciones Los Adobes y Cerro Barcino de la CCA y a la Formación Pozo D-129 de la CGSJ. Estas microfloras fueron correlacionadas con asociaciones previamente estudiadas en Europa, Asia y África, principalmente. Asimismo, se analizó la distribución paleobiogeográfica de las especies reconocidas. La presencia, en los depósitos estudiados, de algunos taxones previamente restringidos a la región del Tetis permitió extender la distribución de esas especies a Argentina, reconociéndose su carácter cosmopolita y subcosmopolita.

Los análisis tafonómicos, micropaleontológicos, sedimentológicos y mineralógicos realizados en los depósitos del Cretácico Temprano estudiados permitieron la interpretación de paleoambientes que incluyen charcas efímeras y lagunas someras desarrolladas sobre planicies de inundación distal o facies litorales lacustres, en un contexto de clima cálido, semiárido y estacionalmente seco. En contraste, los depósitos de la Formación Lago Colhué Huapi registran un ambiente de agua dulce más permanente, bien oxigenado, vinculado a un clima cálido y húmedo en el Cretácico Tardío de Patagonia.

## **Abstract**

This doctoral thesis (Resol. CDFCN No. 069/2014) was carried out within the framework of the Ph.D. program in Geology at the Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud (FCNyCS) of the Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (UNPSJB). The study was based on the analysis of charophytes identified in non-marine Cretaceous units of the Chubut Group in the Cañadón Asfalto (CAB) and Golfo San Jorge (GSJB) basins in central Patagonia.

Out of a total of 300 samples analyzed, ten taxa were recognized, including two new species: *Mesochara adobensis* and *Lamprothamnium? barcinensis*. The biostratigraphic analysis allowed the definition of five charophyte assemblages assigned to the Barremian–early Albian interval, corresponding to the Los Adobes and Cerro Barcino formations of the CAB and the Pozo D-129 Formation of the GSJB. These microfloras were compared with previously studied assemblages from Europe, Asia, and Africa. The paleobiogeographic distribution of the recognized species was also analyzed.

The presence in the studied deposits of some taxa previously restricted to the Tethyan Region allowed their distribution to be extended to Argentina, confirming their cosmopolitan or sub-cosmopolitan nature.

Taphonomic, micropaleontological, sedimentological and mineralogical analyses carried out on the Early Cretaceous deposits studied allowed for the interpretation of paleoenvironments that include ephemeral ponds and shallow water bodies developed on distal floodplains or lacustrine littoral facies, in a warm, semi-arid and seasonally dry climate. In contrast, the deposits of the Lago Colhué Huapi Formation record a more permanent, well-oxygenated freshwater environment, associated with a warm and humid climate during the Late Cretaceous in Patagonia.

# 1-HIPÓTESIS Y OBJETIVOS DEL PLAN DE TESIS

## **1-Hipótesis y objetivos**

- La hipótesis principal de este trabajo de Tesis fue que el Cretácico, y en particular el intervalo Barremiano–Maastrichtiano en las cuencas del Golfo San Jorge y Cañadón Asfalto, podía ser caracterizado bioestratigráficamente mediante las asociaciones de carofitas. Dado que las carofitas son plantas muy sensibles al medio ambiente, su distribución espacio-temporal depende de parámetros paleoecológicos y biogeográficos. Por lo tanto, se plantearon además las siguientes hipótesis secundarias:

- Existen asociaciones de carofitas características y diferenciadas entre ellas en los medios lacustres permanentes, lacustres temporales y charcas de planicies de inundación distal.

- Las carofitas cretácicas de las cuencas de Cañadón Asfalto y Golfo San Jorge forman una bio-provincia diferenciada, aunque existen especies de distribución más amplia que pueden mostrar incluso un rango biogeográfico supracontinental.

- Para contrastar dichas hipótesis se plantearon los siguientes objetivos:

- El objetivo general de este trabajo fue profundizar el conocimiento de las asociaciones de carofitas en las sedimentitas continentales cretácicas de la Provincia del Chubut (Cuenca del Golfo San Jorge y Cuenca Cañadón Asfalto).

Este objetivo general se desglosa en los siguientes objetivos particulares:

- Obtener un registro taxonómico completo de las asociaciones de carofitas de las cuencas estudiadas.

- Proponer un esquema de ordenamiento bioestratigráfico para las asociaciones de carofitas identificadas en las rocas continentales del Cretácico que afloran en la provincia del Chubut. Cabe destacar que las carofitas cretácicas, y especialmente las representantes de la familia Clavatoraceae, presentan un notable potencial bioestratigráfico, lo que las convierte en herramientas valiosas para la correlación y datación relativa de las sucesiones sedimentarias.

- Correlacionar bioestratigráficamente las asociaciones de carofitas identificadas en las cuencas del Golfo San Jorge y Cañadón Asfalto, tanto entre sí como con otras asociaciones gondwánicas y de distintas regiones del mundo. Se pone especial énfasis en la comparación entre los esquemas bioestratigráficos basados en carofitas y las propuestas cronoestratigráficas desarrolladas en los últimos años para las cuencas analizadas.

- Realizar los estudios sedimentológicos y tafonómicos de los niveles fértiles en carofitas para aportar información de interés en la reconstrucción paleoambiental de los intervalos analizados. Además de las carofitas recuperadas, se considera asimismo la información proveniente de otros microfósiles y restos vegetales asociados para interpretar las condiciones paleoecológicas.

- Interpretar las relaciones paleobiogeográficas a partir de las asociaciones de carofitas, considerando los posibles mecanismos de dispersión involucrados en los intercambios intercontinentales.

## 2-PLAN DE TRABAJO: ACTIVIDADES Y METODOLOGÍA

## **2-Plan de trabajo**

### **2. 1-Actividades**

- a. Se recopiló material bibliográfico para reunir la información geológica y paleontológica disponible para las unidades cretácicas de Chubut en las cuencas de Cañadón Asfalto y del Golfo San Jorge.
- b. A partir de los muestreos realizados en diferentes localidades se procedió a procesar las muestras e identificar aquellas que eran fértiles. Esto permitió el reconocimiento del material y de nuevos taxones.
- c. Se tomaron fotografías del material fósil en los Microscopios Electrónicos de Barrido de la UNPSJB, del Serveis Científics i Tecnològics de la Universidad de Barcelona y en el de la empresa Aluar, Aluminio Argentino de Puerto Madryn.
- d. Se describió el material y se realizaron los estudios taxonómicos y sistemáticos, incluyendo las especies nuevas halladas.
- e. Se realizaron estudios bioestratigráficos basados en el reconocimiento de las biozonas anteriormente descritas (por ejemplo, Musacchio, 1989). Se procedió a correlacionar estas biozonas con otras biozonaciones (palinológicas y basadas en ostrácodos) y se calibraron con la escala cronoestratigráfica.
- f. Se realizaron tareas de campo para resolver cuestiones estratigráficas y se llevaron a cabo análisis sedimentológicos con el objetivo de caracterizar en detalle el ambiente depositacional de los niveles fértiles en carofitas. Se abordaron estudios tafonómicos, juntamente con estudios sedimentológicos. La combinación de ambos permitió proponer hipótesis sobre la reconstrucción paleoambiental de los ambientes lacustres o lagunares.
- g. Se realizaron estudios biogeográficos por comparación con el registro de otras cuencas.
- h. Se publicaron tres artículos científicos en la revista de alcance internacional *Cretaceous Research* (Q1).
- i. Finalmente se procedió a la redacción de la memoria final del trabajo de tesis.

## **2. 2-Metodología**

### **2. 2. a-Campo**

En el marco de esta tesis se realizaron 15 salidas de campo (50 días netos de trabajo de campo) desde enero de 2015 hasta diciembre de 2021, a localidades incluidas dentro de la CCA (Telsen, Sierra de La Manea, Paso de Indios, Cerro Planchada, Cerro Castaño, Cerro Dedos y Paraje El Calafate) y de la CGSJ (Cerro Chenques en Sierra Silva, Cerro de Los Fragmentos, Cerro Hoja Grande, Cerro del Hadro y Corral de Piedra). Las coordenadas de ubicación se pueden ver sintetizadas en la Tabla 1.

Las tareas de campo incluyeron el reconocimiento de secciones con mayor potencial para la prospección de microfósiles calcáreos y el levantamiento de perfiles estratigráficos, utilizando piqueta, cinta métrica y báculo de Jacobo. En la confección de los perfiles se registraron atributos de las rocas como litología, textura, color, grado de cementación, estructuras sedimentarias y pedológicas. Además, se describió la geometría de los estratos y se midieron los espesores de las capas.

De las litologías con granulometrías más finas y con mayor reacción ante el ácido clorhídrico, se tomaron muestras de hasta tres kilogramos para su procesado en el laboratorio.

De las quince campañas se obtuvieron un total de 300 muestras, de las cuales 17 resultaron fértiles en carofitas, 23 en ostrácodos y 10 en palinomorfos.

Cuencas	Localidad	Latitud	Longitud
CCA	Telsen	41°53'25.83"S	66°50'47.75"O
		41°52'5.16"S	66°57'27.70"O
		41°48'58.61"S	67°11'6.04"O
	Sierra de La Manea ★	43°10'35.00"S	68°48'50.00"O (P1)
		43° 9'54.32"S	68°50'20.60"O (S1)
		43° 9'49.82"S	68°50'7.63"O (S2)
		43° 9'57.60"S	68°50'33.26"O (S4)
		43° 9'50.86"S	68°49'57.33"O (S6)
		43° 10'15.79"S	68°49'27.01"O (S7)
		43°10'12.92"S	68°46'33.26"O (S10)
	Paso de Indios ★	43°51'13.28"S	68°54'49.75"O
	Cerro Planchada	43°22'25.95"S	69° 7'54.17"O
	Cerro Castaño ★	43°45'24.30"S	68°56'16.44"O
Cerro Dedos	43°48'14.22"S	69°20'38.95"O	
Paraje El Calafate	43°36'23.50"S	69°21'56.75"O	
CGSJ	Cerro Chenques ★	45°17'37.90"S	69° 1'8.55"O
	Cerro de los Fragmentos	45°38'16.04"S	68°26'58.03"O
	Cerro Hoja Gande	45°38'18.56"S	68°26'55.26"O
	Cerro del Hadro	45°37'28.42"S	68°26'11.91"O
	Corral de Piedra	45°37'29.46"S	68°25'46.36"O

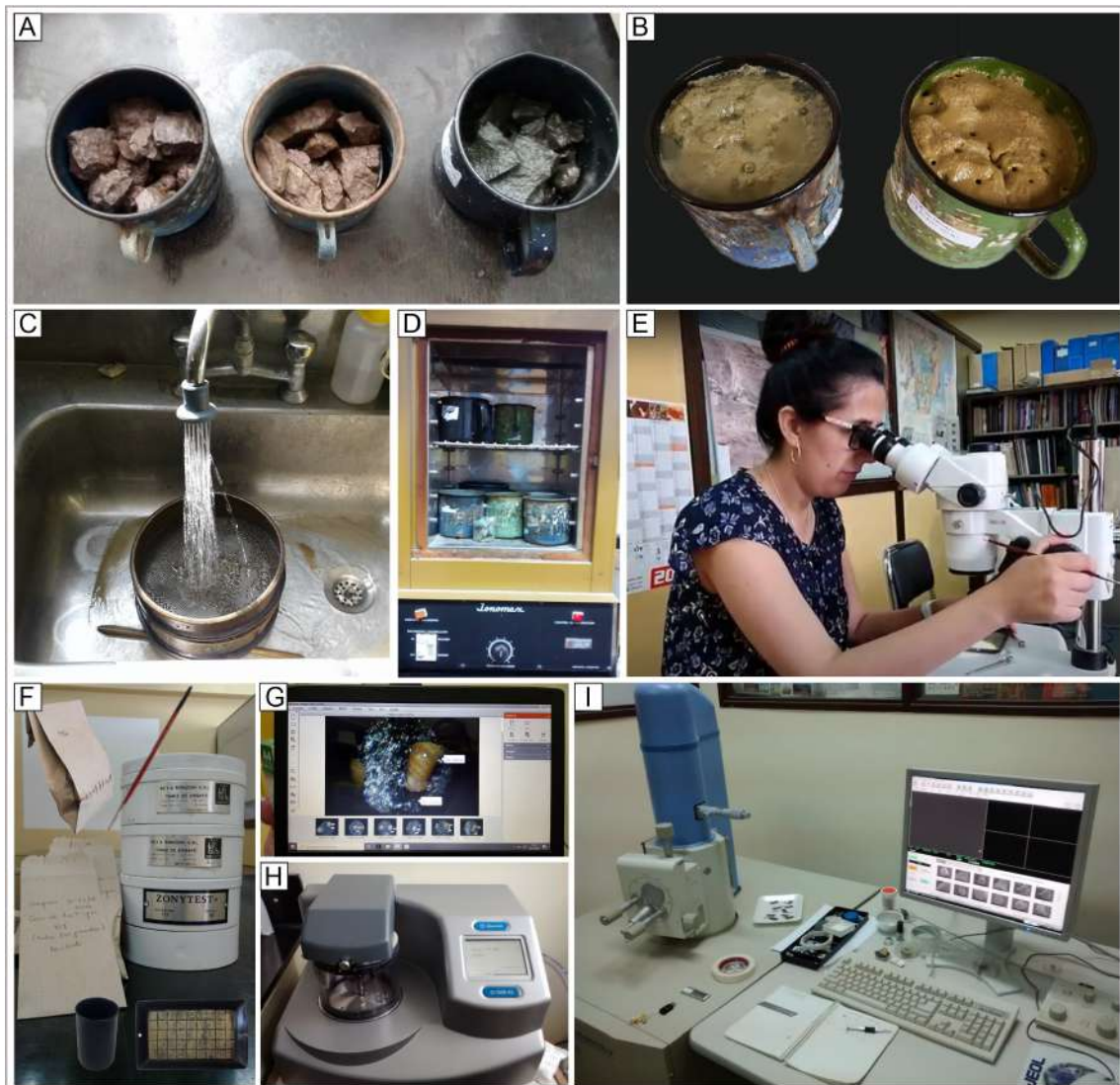
**Tabla 1.** Coordenadas de ubicación de los puntos muestreados en esta tesis, incluidos en las cuencas de Cañadón Asfalto y del Golfo San Jorge. Las estrellas indican las localidades que resultaron fértiles en carofitas.

## 2. 2. b-Laboratorio

Las carofitas aquí estudiadas, junto con otros microfósiles calcáreos, como ostrácodos y gasterópodos, fueron recuperados principalmente de pelitas y pelitas tobáceas con tonalidades violáceas (Formación Los Adobes, CCA), gris-verdosas a castañas rojizas (Formación Cerro Barcino, CCA) y verde-azuladas (Formación Pozo D-129, CGSJ). Estos restos fósiles se liberaron de la matriz utilizando el método de la gasolina. En este estudio se utilizó nafta (Musacchio, 1971; De Sosa Tomas et al., 2017), pero también se puede sustituir por querosén (Harris y Sweet, 1989). Este método consiste en sumergir completamente la roca, perfectamente seca y partida en fragmentos pequeños que no superen los 3 cm de diámetro, en nafta durante unas horas (Fig. 1A), luego se retira el exceso de combustible y se agrega agua hirviendo para desagregar la roca (Fig. 1B). Este sedimento finalmente se tamiza en húmedo (Fig. 1C) y el residuo se lleva a secado en estufa (Fig. 1D). Las aberturas de malla de los tamices utilizados durante el proceso (Fig. 1F) son de 1,2 mm (#16) y de 74  $\mu\text{m}$  (#200). Posteriormente se revisó la muestra en lupa binocular (Fig. 1E) y mediante la técnica de *picking* se recuperaron los girogonites, los utrículos, talos y demás microfósiles calcáreos. Ocasionalmente, de ser necesario, se realizó la limpieza de estas estructuras mediante el uso del ultrasonido, para eliminar el material adherido. Las fructificaciones se midieron utilizando los softwares MotiC Images Plus 2.0 ML y MotiC Images Plus 3.0 (Fig. 1G) en una lupa binocular MotiC SMZ-168 del Departamento de Geología de la Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud, de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Eventualmente, se prepararon secciones delgadas orientadas para revelar caracteres internos de las fructificaciones, como la placa basal. Para observar estas secciones se utilizó el microscopio petrográfico marca Optika modelo B-383POL, también de la UNPSJB. Los restos de carofitas seleccionados fueron fotografiadas utilizando el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) JEOL JSM-6510LV de la UNPSJB (Fig. 1I), también se utilizaron el MEB Quanta 250 FEI, XTE 325/D8395 en el Serveis Científics i Tecnològics, de la Universidad de Barcelona y el microscopio JEOL JSM 6460LV de la empresa Aluar, Aluminio Argentino (Puerto Madryn).

Como estudio complementario, se realizaron microanálisis sobre especímenes seleccionados para obtener la composición elemental de los materiales. Se utilizó en este caso una sonda EDX (Electron Dispersive X-ray spectroscopy) acoplada al MEB JEOL

JEM 2100 del Serveis Científics i Tecnològics, de la Universitat de Barcelona que contaba con los accesorios necesarios para este tipo de análisis.



**Figura 1.** A. Muestras en remojo con nafta. B. Muestras luego de agregar agua hirviendo. C. Tamizado en húmedo. D. Secado del residuo en estufa. E. Revisado de la muestra (*picking*) bajo la lupa binocular Motic SMZ-168. F. Preparación de la muestra para el *picking*. G. Medición de los ejemplares en el programa Motic Images Plus 3.0. H. Metalizador para dorar los ejemplares que luego serán fotografiados en el MEB. I. Microscopio Electrónico de Barrido JEOL JSM-6510LV de la UNPSJB.

Los palinomorfos fueron recuperados mediante técnicas palinológicas estándar, incluido el ataque con ácidos fuertes como el clorhídrico y el fluorhídrico, que permitieron la eliminación de los carbonatos y los silicatos de las rocas sedimentarias. Cuando fue necesario, el residuo se oxidó con ácido nítrico. El residuo orgánico se montó en portaobjetos para microscopio óptico utilizando glicerina-gelatina y las muestras se estudiaron con un microscopio Carl Zeiss KF2. Las microfotografías se obtuvieron con una cámara digital Nikon Coolpix P2 del Laboratorio de Bioestratigrafía de la UNPSJB. Todos los especímenes aquí ilustrados se encuentran en la colección de microfósiles del “Repositorio Científico y Didáctico Dr. Eduardo A. Musacchio” de la UNPSJB, en Comodoro Rivadavia. Los microfósiles calcáreos se encuentran alojados bajo el acrónimo UNPSJB-MFC y los palinomorfos bajo el acrónimo UPSJB-MFP.

Por último, mediante difracción de rayos X (DRX) se determinaron los minerales presentes en muestra total y en la fracción de granulometría más fina (correspondiente a un tamiz de malla inferior a #200, de 74  $\mu\text{m}$  de abertura). Las arcillas se separaron utilizando técnicas estándar, las muestras se montaron en portaobjetos de vidrio y se analizaron según el tratamiento de secado al aire (orientado), glicolado y calcinado. Los minerales arcillosos fueron identificados según Moore y Reynolds (1989) y los interstratificados de illita/esmectita, arcillas de capas mixtas, según Środoń (1984). El equipo corresponde a la marca Phillips, con difractómetro PW1710 del Laboratorio de Fluorescencia y Difracción de Rayos X, de la UNPSJB.

En cuanto a los sistemas de clasificación adoptados en esta tesis, las plantas acuáticas se incluyen dentro de Streptophyta, un clado que engloba tanto a las plantas terrestres (Embryophyta) como a los linajes de algas estreptofitas filogenéticamente más próximos a ellas (Bierenbroodspot et al., 2024). Particularmente, la sistemática adoptada para las Charophyceae corresponde a la descrita en Martín-Closas (2000) y Feist et al. (2005). Para las embriofitas, se ha seguido en general la clasificación de Taylor et al. (2009), considerando además estudios recientes sobre relaciones filogenéticas. Así, el clado Monilophyta (Smith et al., 2008) incluye a los helechos y a las familias Equisetaceae y Psilotaceae. Por otro lado, Spermatophyta es un clado monofilético que reúne a todas las plantas productoras de semilla. Para estas últimas, se han tenido en cuenta las actualizaciones del *Angiosperm Phylogeny Group* (APG), así como análisis filogenéticos recientes sobre plantas fósiles con implicancias evolutivas.

*Chara hispida*, imagen tomada de  
Panek

## 3-INTRODUCCIÓN

### **3-Introducción**

Las carofitas fósiles constituyen un grupo clave para la interpretación bioestratigráfica, y como complemento de los estudios sedimentológicos en la reconstrucción de los paleoambientes de agua dulce. Sin embargo, en Argentina y desde hace más de una década, se ha generado una discontinuidad en el análisis sistemático y paleoecológico de este grupo debido a la falta de especialistas dedicados a su estudio. En este contexto, resulta de interés retomar la investigación sobre las carofitas fósiles, no solo para ampliar el conocimiento sobre su diversidad y distribución en las cuencas sedimentarias del país, sino también para evaluar su potencial como herramientas de trabajo en los estudios bioestratigráficos y paleoambientales.

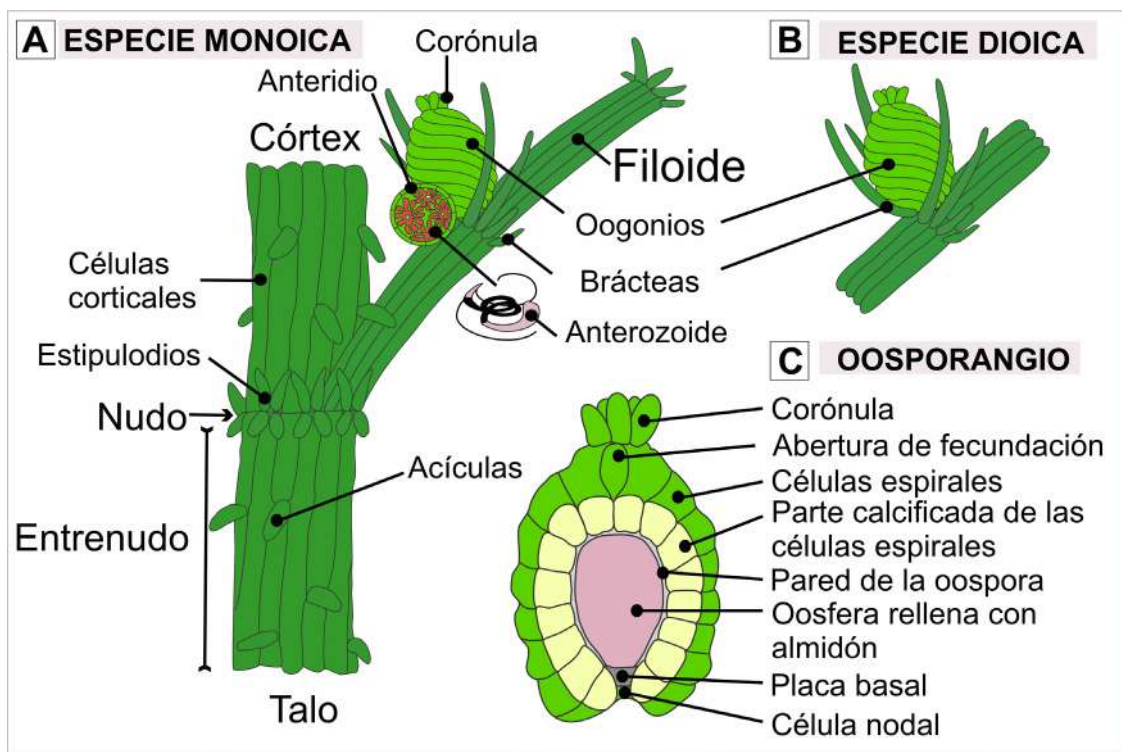
En esta tesis se presentan los estudios de carofitas realizados en tres unidades litoestratigráficas cretácicas no marinas incluidas en el Grupo Chubut, concretamente las formaciones Los Adobes y Cerro Barcino en la Cuenca de Cañadón Asfalto y la Formación Pozo D-129 en la Cuenca del Golfo San Jorge. La Formación Lago Colhué Huapi, del Cretácico Tardío de la Cuenca del Golfo San Jorge, resultó estéril en carofitas, pero con un buen registro de palinomorfos acuáticos. En este caso se procedió al reconocimiento de zigosporas de Zygnemataceae (Orden Zygnematales), una familia cercana a las carofitas y vinculada igualmente al origen de las embriofitas. Cabe destacar que en esta contribución se sigue la propuesta planteada por Beilby et al., (2018) en donde se considera a las carofitas como un grupo monofilético compuesto por las Charales actuales y sus ancestros fósiles (órdenes Sycidiales y Moellerinales, Feist et al., 2005). De esta manera, se evita el uso del taxón Charophyta para englobar todos los ancestros algales de las plantas terrestres, lo que resultaría en la utilización de este taxón como un grupo parafilético que no refleja correctamente sus relaciones evolutivas.

En esta tesis, se contempla el estudio exhaustivo de las carofitas, mientras que se aborda de manera complementaria el análisis de los palinomorfos, ostrácodos y gasterópodos asociados, considerando su aporte a las interpretaciones paleoecológicas y paleoclimáticas, así como para la reconstrucción paleoambiental de las unidades estudiadas.

### 3. 1-Morfología

La clase Charophyceae, dentro del Phylum Charophyta comprende al orden Charales, de interés para esta tesis. Las plantas acuáticas de esta clase presentan una estructura vegetativa comparable con la de algunas plantas terrestres, tienen un talo y rizoides.

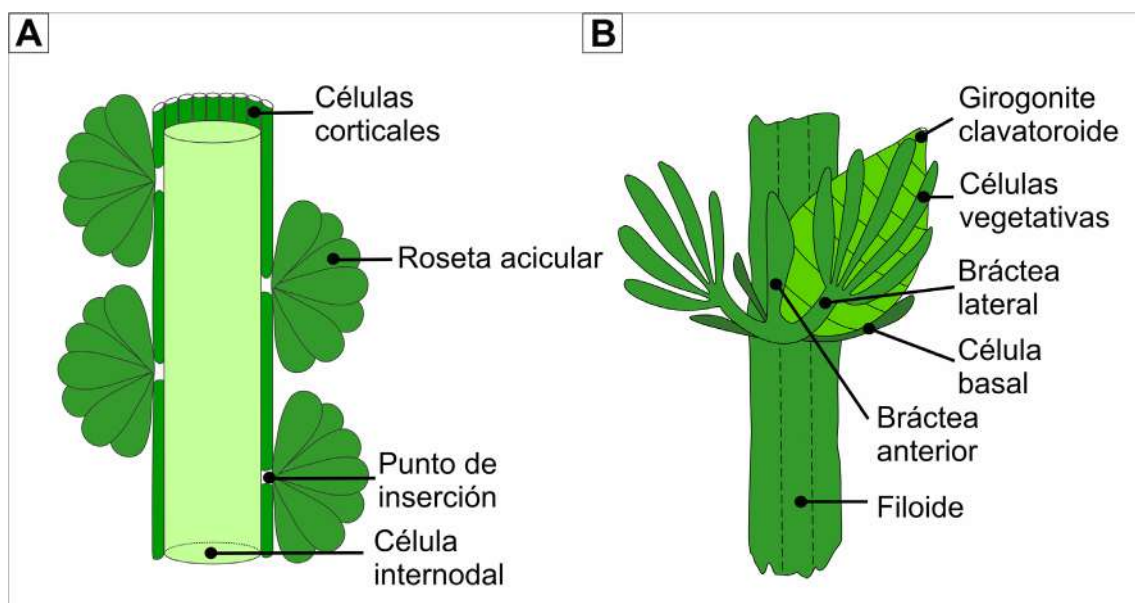
El talo presenta un eje principal que se va ramificando con alternancia de nudos y entrenudos. En los nudos se articulan los filoides, de donde surgen las brácteas y las estructuras reproductivas. Todas estas estructuras que se encuentran dispuestas en verticilo le dan a la planta un aspecto “equisetoide”. El talo, en algunas especies de carofitas, presenta una capa externa de células corticales (córtez) relativamente grandes, que rodean las células internodales y que, en algunas especies también se encuentran en los filoides (Fig. 2).



**Figura 2.** A–B. Terminología relacionada con la morfología y las estructuras reproductivas de *Chara* (modificado de Essex Botany Group). C. Terminología relacionada con los oosporangios maduros (modificado de Soulié-Märsche y García, 2015).

Es posible hallar especies fósiles y actuales con talos acortados o corticados. La corticación está bien desarrollada en la mayoría de las especies de *Chara*, se presenta

incompleta en *Lychnothamnus* y está ausente en *Lamprothamnium*, *Tolypella*, *Sphaerochara* y *Nitella* (Feist et al., 2005). Algunos restos de talos fosilizados, que consisten principalmente en porciones de nudos y entrenudos, se han preservado en menor medida gracias a la capacidad de algunos géneros de “incrustar” el carbonato de calcio externamente (actualmente se sabe que esto ocurre por ejemplo en *Chara* y en *Lamprothamnium*, McCourt et al., 2017). En las Characeae fósiles, la corticación es similar a la de las formas actuales, pero en cambio las Clavatoraceae tienen una corticación más compleja, en la que además se pueden encontrar rosetas aciculares (formadas por acículas) que a menudo cubren los talos (Fig. 3A).



**Figura 3.** **A.** Reconstrucción del talo *Clavatoraxis*, las células en rosetas nacen de las células corticales (tomado de Pérez-Cano et al., 2020). **B.** Reconstrucción de todo el verticilo fértil en donde se muestran los elementos vegetativos del utrículo de *Clavator harrisii* (modificado de Martín-Closas, 2000).

La reproducción sexual ocurre por oogamia, con un oogonio y anterozoides producidos en estructuras multicelulares separadas (Fig. 2), que se pueden encontrar en la misma planta (monoicas) o estar en plantas diferentes (dioicas). En general, los taxones dioicos presentan una distribución espacial limitada (endémicos), mientras que los taxones monoicos suelen tener una distribución geográfica amplia, incluso cosmopolita (Proctor, 1980). En este sentido, cabe destacar que esta clase de plantas acuáticas es muy abundante en el registro fósil gracias a la biocalcificación de sus fructificaciones (girogonites y

utrículos, Figs. 2C y 3B respectivamente), en menor medida se han preservado impresiones de los anteridios sobre los utrículos (por ejemplo, en *Atopochara*) y los talos. El girogonite es una estructura que corresponde al gametangio femenino calcificado una vez fecundado y que puede tener forma ovoidal, globular, o hasta sub-cilíndrica. Los estudios realizados sobre floras de carofitas actuales demuestran que, después de la fertilización/fecundación, las paredes que recubren a la oosfera se vuelven más densas y experimentan cambios bioquímicos que dan origen a la oospora, una envoltura de protección, de composición similar a la esporopolenina, que es hermética y resistente. Asimismo, las células espirales del oogonio y la célula hermana de la oosfera experimentan una calcificación bajo control hormonal, que dará lugar al girogonite (Feist et al., 2005; Fig. 2C).

En los orígenes del grupo, el oosporangio estaba compuesto por la oospora recubierta de numerosas células vegetativas que crecían desde la base del oosporangio hacia arriba de forma rectilínea o bien presentando una torsión levógira de la base al ápice de una o más vueltas, formando un utrículo (órdenes Sycidiales y Moellerinales respectivamente).

Posteriormente, con la aparición del orden Charales se desarrolló el girogonite, es decir una estructura protectora de la oospora especializada y se estabilizó el número de células a cinco, todas ellas tubulares y con una torsión dextrógira o en sentido horario desde su inicio en la base hasta alcanzar el ápice del girogonite, donde terminan. Algunos autores también han descrito esta torsión como sinistrorsa (y por extensión levógira), lo que implica una observación opuesta al crecimiento espiral de las células, que se inicia en la base del girogonite.

Asimismo, en la base del girogonite se localiza un poro basal, que interiormente está ocluido por la placa basal que también está calcificada y que es de interés en sistemática ya que el número de células de la placa (una o tres, dos de ellas calcificadas) y su morfología son características de cada género. En el ápice del girogonite, las células espirales pueden reunirse en el centro formando una sutura en zig-zag o dejar un poro apical. Además, las células espirales del girogonite pueden ser planas, cóncavas o convexas, o mostrar engrosamientos que siguen un patrón fijo (ornamentación), también característico de cada género o especie.

### 3. 2-Registro fósil

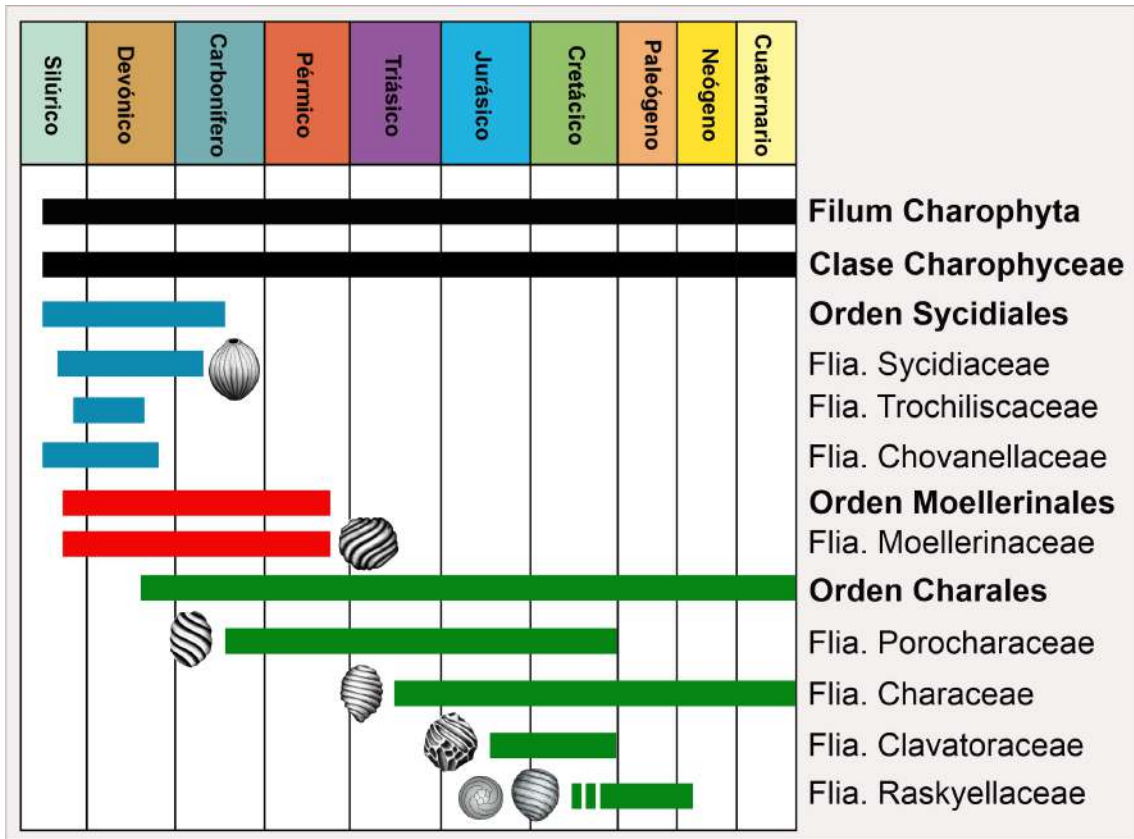
Las Charophyceae (carofitas) se habrían diversificado en varias etapas, comenzando con la expansión de las Sycidiales y las Moellerinales, que habría ocurrido en el Devónico–Carbonífero temprano, aunque los primeros restos fósiles se registran en el Silúrico superior (Ishchenko e Ishchenko, 1982). Posteriormente, tuvo lugar la diversificación de las primeras Charales modernas (familia “Porocharaceae”) durante el Triásico y el Jurásico, seguida por la diversificación de Clavatoraceae en el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano, y la radiación de Characeae desde el Cretácico Tardío hasta el Paleógeno medio (Grambast, 1974; ver Fig. 4).

Desde el Neógeno hasta el presente, las carofitas solo incluyen una porción relictual de la diversidad total que presentaban en el pasado geológico, hoy representadas por una sola familia, las Characeae, con siete géneros: *Chara*, *Nitellopsis*, *Lamprothamnium*, *Lychnothamnus*, *Nitella*, *Sphaerochara* y *Tolypella* (Soulié-Märsche, 1989; Feist et al., 2005). *Chara* y *Nitella* son los géneros actuales que contienen la mayoría de las especies descritas, *Tolypella* incluye unas pocas decenas, y los géneros restantes cuentan con muy pocas especies.

Según Feist et al. (2005), el primer registro fósil de Characeae corresponde al Triásico Tardío, representado por el género *Aclistochara* Peck. Durante el Jurásico y Cretácico Temprano, esta familia se encuentra pobremente representada en las asociaciones de carofitas (ver Vicente y Martín-Closas, 2013; Tiss et al., 2019) e incluye principalmente géneros como *Aclistochara* Peck, *Sphaerochara* Mädlér, *Tolypella* Braun y *Mesochara* Grambast (Grambast, 1974; Martín-Closas et al., 2018).

Particularmente, el género fósil *Mesochara* (que significa “*Chara* del Mesozoico”) es considerado el taxón más temprano y plesiomórfico perteneciente a la subfamilia Charoidae (Martín-Closas et al., 2018). Este taxón está registrado desde el Jurásico Medio (Tiss et al., 2019) y se desarrolló principalmente durante el Jurásico Tardío y el Cretácico Temprano, convirtiéndose posteriormente en un componente minoritario de las asociaciones de carofitas hasta su extinción durante el Cretácico Tardío (Feist et al., 2005). En este sentido cabe destacar que Soulié-Märsche (1989) puso en sinonimia a *Mesochara* con el género viviente *Chara*. Sin embargo, la ausencia en *Mesochara* del ensanchamiento de las terminaciones espirales en el ápice, característica que está constantemente presente en el taxón actual, permite considerar esta cualidad como un

criterio genérico válido para continuar diferenciando ambos taxones dentro de la familia (Feist et al., 2005; De Sosa Tomas et al., 2022a).



**Figura 4.** Distribución estratigráfica simplificada del filum Charophyta, con énfasis en la clase Charophyceae (modificado de Feist et al., 2005).

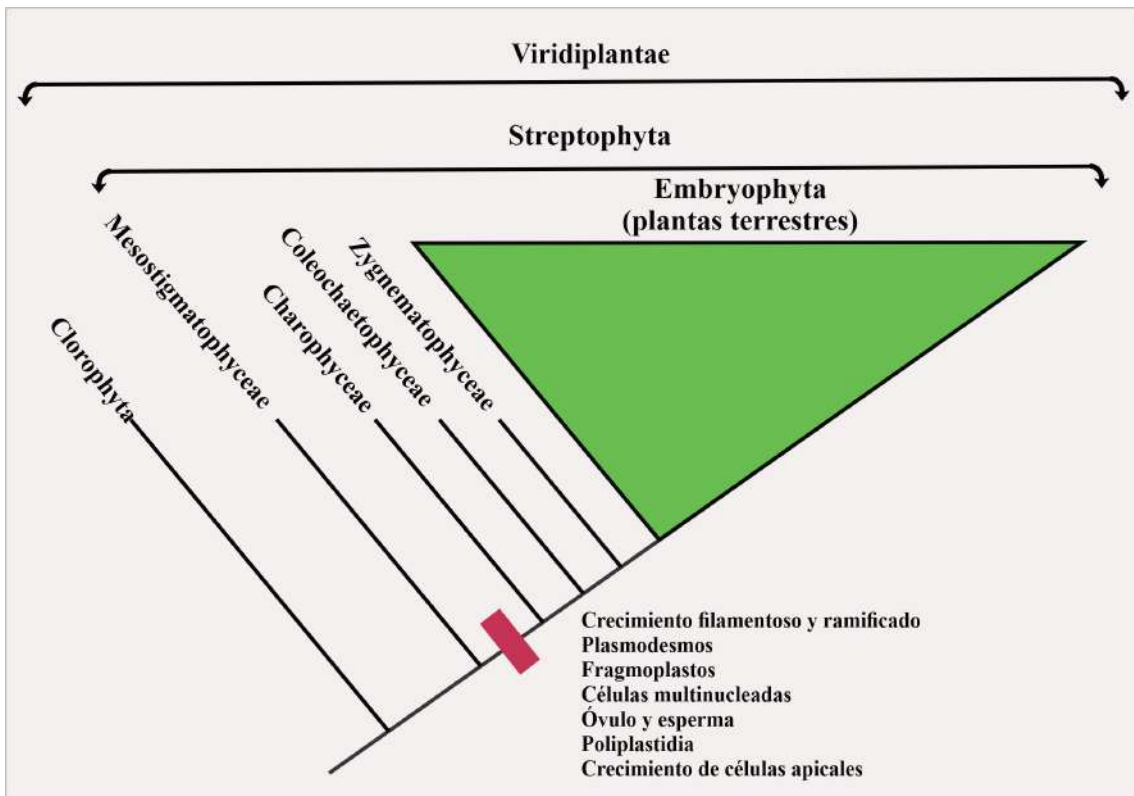
### 3. 3-Las estreptofitas y la transición a los ambientes terrestres

La colonización de los ambientes terrestres fue un evento evolutivo muy importante en la historia de los organismos fotosintéticos que involucró una serie de cambios fisiológicos y modificaciones estructurales en las plantas (Taylor, 1982, 1988; Graham et al., 2000). Esta transición tuvo lugar en algún momento del Ordovícico, probablemente en el paleocontinente Báltica (Rubinstein y Vajda, 2019). Este importante evento evolutivo se produjo principalmente dentro de las estreptofitas, el grupo monofilético que incluye entre otros grupos a las Charophyceae, las Zygnematophyceae, las Coleochaetophyceae y las plantas terrestres o embriofitas (briofitas y plantas vasculares). En particular, la evolución de los representantes basales, incluidas las carofitas es clave para la investigación del origen de las plantas terrestres (Fig. 5).

Diversos autores proponen diferentes hipótesis con respecto a qué grupo podría haber sido el precursor de las primeras embriofitas. Gracias a los avances en las nuevas tecnologías aplicadas a la biología molecular se conoce que éstas evolucionaron a partir de alguno de los grupos basales de estreptofitas, aunque hay desacuerdo sobre cuál de ellos sería el grupo hermano de las plantas terrestres. Las Charophyceae son las que poseen una estructura corporal más compleja. La importancia evolutiva de sus grandes células multinucleadas se ha explicado como una “medida adaptativa” que optimiza el transporte de nutrientes a varias partes del talo cuando no hay demasiada luz (Raven et al. 1979; McCourt et al., 2017). Las Coleochaetophyceae presentan formas filamentosas o discoidales con crecimiento apical o hacia los márgenes de los discos. Las Zygnematophyceae, en cambio, tienen planes corporales unicelulares o filamentosos más simples que parecen reflejar una pérdida secundaria de la complejidad morfológica (Nishiyama et al., 2018).

Si bien previamente se consideraba a las carofitas como un taxón hermano de las embriofitas (Pringsheim, 1862; Judd et al., 2002), otros autores posteriormente realizaron experiencias de laboratorio donde testearon la capacidad de dos especies actuales de *Coleochaete* de crecer y reproducirse en condiciones “subáreas húmedas” y de dejar restos potencialmente fosilizables (Graham et al., 2012). Los resultados de esta investigación demostraron la capacidad de las Coleochaetophyceae para crecer y reproducirse en entornos terrestres, y mostrar un hábito subaéreo, lo que podría sugerir que sus ancestros también podrían haberse adaptado al medio terrestre.

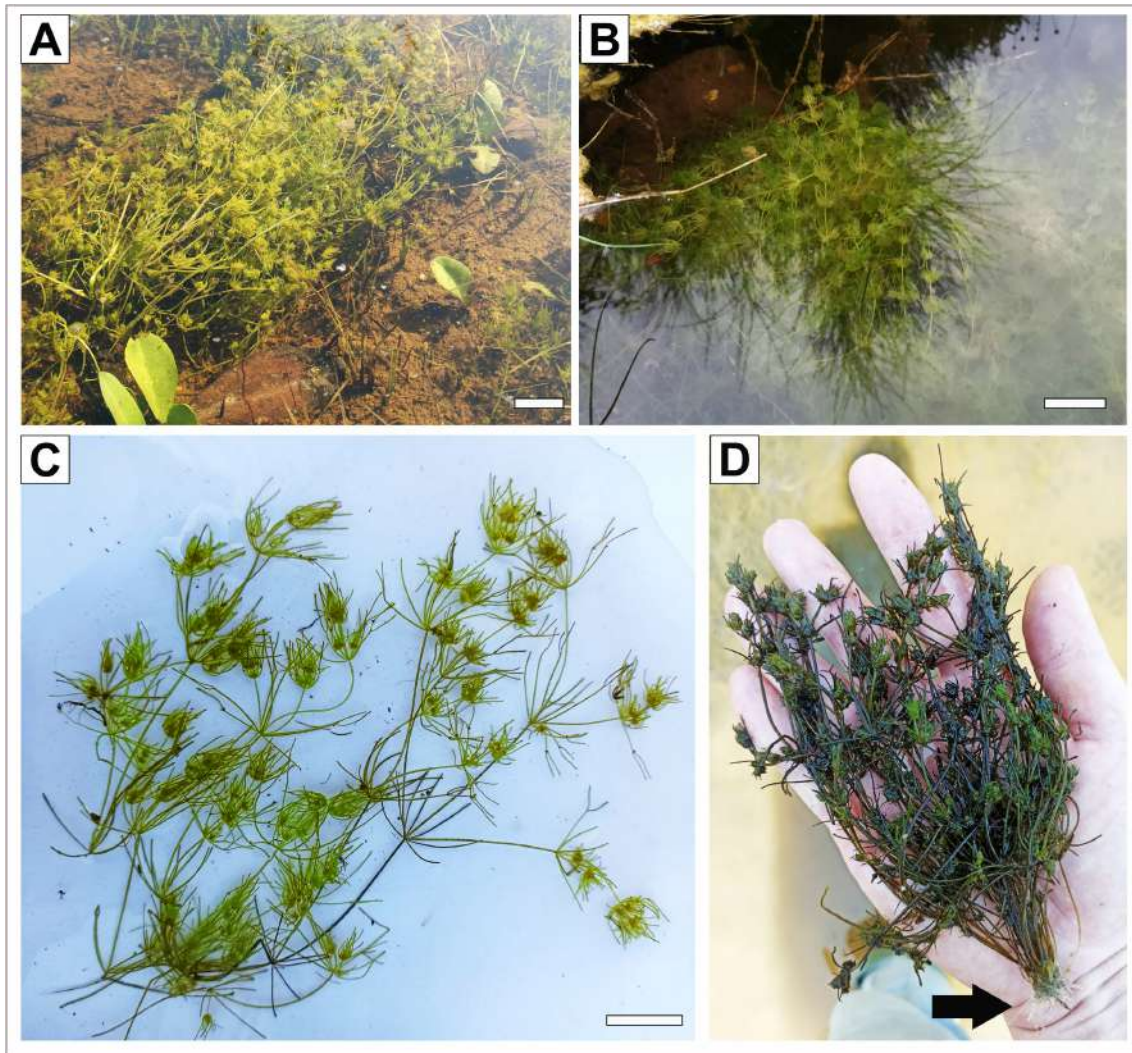
Sin embargo, en estudios recientes, se interpreta que las Zygnematophyceae constituyen el grupo más cercano a las plantas terrestres (Nishiyama et al., 2018; ver Fig. 5). Estos estudios, además han permitido identificar las novedades evolutivas que habrían permitido posteriormente la colonización de los medios terrestres, como el crecimiento filamentos y ramificado, presencia de plasmodesmos y fragmoplastos, células internodales multinucleadas, óvulo y esperma, poliplastidia y el crecimiento de células apicales entre otros avances (Fig. 5).



**Figura 5.** Cladograma simplificado que muestra la evolución del clado Streptophyta y la posición de las Charophyceae con respecto a las Embryophyta (modificado de Nishiyama et al., 2018).

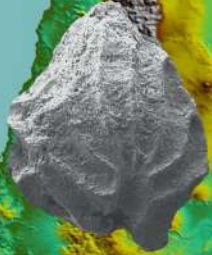
### 3. 4-Las carofitas como indicadores ambientales

La presencia de carofitas fósiles en sedimentitas constituye un importante indicador paleoambiental debido a los requerimientos ecológicos específicos de estas plantas. En la actualidad, las carofitas viven completamente sumergidas en cuerpos de agua tranquilos o de flujo lento (Fig. 6A–B), presentan un aspecto muy delicado y alcanzan solo unos pocos decímetros de longitud (Fig. 6C), y sus rizoides les permiten fijarse a sustratos arenosos o fangosos (Fig. 6D). Habitan principalmente ambientes dulceacuícolas, ya sean permanentes o efímeros, aunque algunas especies pueden tolerar condiciones salobres e incluso hipersalinas en casos muy particulares (por ejemplo, *Chara baltica* o especies del género *Lamprothamnium*). Junto con la salinidad, otros factores como la temperatura, la intensidad de la luz, la profundidad, la alcalinidad, la dureza y el nivel de trofismo del agua, particularmente el contenido de nitrógeno y fósforo disueltos, inciden significativamente en la distribución y el desarrollo de las carofitas actuales (Hutchinson, 1975; Feist et al., 2005; Sanjuan et al., 2017; Sanz et al., 2023 y referencias allí citadas). Apolinarska et al. (2011) destacaron la importancia de las carofitas en la génesis de carbonatos lacustres, a través de la precipitación de calcita (principalmente) sobre los talos y en los girogonites. Además, analizaron el uso potencial de los restos de estas plantas como biomarcadores del estado ecológico de lagos actuales, así como su aplicación en estudios paleolimnológicos.



**Figura 6.** Charophyceae actuales. **A.** *Tolypella glomerata*. **B.** *Chara vulgaris*. **C.** *Nitella opaca*. **D.** *Tolypella nidifica*. Con la flecha en D están indicados los rizoides (fotos de Roman Romanov, usadas aquí con su correspondiente autorización). Escalas: 5 cm, longitud de la mano: 19 cm.

# 4-REGISTRO FÓSIL DE CAROFITAS EN CUENCAS SEDIMENTARIAS DE ARGENTINA



## 4-Registro de carofitas en cuencas de Argentina

En esta sección se sintetiza el registro fósil de las carofitas en Argentina, considerando las diversas menciones bibliográficas. Hasta el momento, Argentina es el país con el registro de carofitas mejor conocido de Sudamérica, utilizado a nivel mundial como un referente no solo para este continente, sino también para el Gondwana occidental.

### 4. 1-Triásico y Jurásico

En Argentina, los registros más antiguos de carofitas datan del Triásico, de la Formación Cerro Puntudo en la Cuenca Cuyana (10 en Fig. 7). Los restos corresponden a girogonites que probablemente pertenecerían a la familia Porocharaceae (Benavente et al., 2012).

Para el Jurásico, particularmente en depósitos del Tithoniano, se han reportado restos de girogonites y talos de carofitas en la Formación Lago La Plata (ubicación 36 en la Fig. 7). Este registro proviene de niveles calcáreos que conforman microcoquinas compuestas principalmente por restos de ostrácodos y carofitas, en afloramientos cercanos al lago Fontana, provincia del Chubut (Olivero, 1982).

### 4. 2-Cretácico Temprano

En el Cretácico Temprano son abundantes los registros de carofitas, particularmente en las provincias de Neuquén, Chubut y Santa Cruz (Fig. 7). Entre ellos, las especies *Atopochara trivolvris* y *Clavator harrisii* se registran tanto en la Patagonia argentina (ubicaciones 22, 25, 32 y 35 en Fig. 7) como en otras cuencas sudamericanas coetáneas como Santos y Potigüar en Brasil, donde se mencionan, pero no se ilustran (Musacchio, 2000). *Atopochara* es una clavatorácea cuyo utrículo está formado por tres rámulas con numerosas células vegetativas, afectadas por una torsión dextrógira o en sentido horario. Una especie de características muy particulares es la registrada en la Formación La Amarga, denominada por Musacchio (1971) como *Diectochara andica* (ubicación 25 en Fig. 7). La fructificación de esta especie corresponde a una estructura biseriada de tubos cilíndricos que se adosan externamente a los girogonites o conformando un utrículo. Esta especie pertenecería también a las clavatoráceas y recientemente se ha señalado su posible equivalencia con *Echinochara lazarii* de Europa, que sería un sinónimo más temprano de la especie argentina (Pérez-Cano et al., 2020).

En esta misma unidad, Musacchio menciona la presencia de *Atopochara trivolis* aff. *triquetra* y *Tryclipella* aff. *calcitrapa*, recuperadas en el Cerro China Muerta (ubicación 25 en Fig. 7) y en la sección de Picún Leufú (ubicación 27 en la Fig. 7) respectivamente. Además de clavatoráceas, este autor menciona registros de los géneros *Mesochara* (familia Characeae) y *Porochara* (familia Porocharaceae) en depósitos correspondientes a este intervalo temporal en las cuencas patagónicas Neuquina, Cañadón Asfalto y del Golfo San Jorge. Estos registros provienen de las formaciones Ranquiles, La Amarga, Manantial Pelado, Los Adobes, Cerro Barcino y Pozo D-129 (ubicaciones 22, 25, 31, 32, 33 y 34 en la Fig. 7), así como de ejemplares indeterminados de Charoidae procedentes del Cerro Ferrarotti (ubicación 31 en la Fig. 7).

Los representantes de la familia Characeae son particularmente relevantes en el registro fósil de Patagonia. En este contexto, además de *Mesochara*, se destaca la presencia del género *Sphaerochara* en la Formación Cerro Barcino (ubicación 33 en la Fig. 7), registrada por De Sosa Tomas et al. (2017a). Particularmente, en el cerro El Marucho (Neuquén), Simeoni y Musacchio (1986) describen una especie nueva dentro del género *Mesochara*, se trata de *M. maruchoensis*, esta se encontraba asociada a *Peckisphaera* sp. (actualmente un sinónimo de *Sphaerochara*), ambas incluidas dentro de la Formación Agrio, Hauteriviano del Grupo Mendoza (ubicación 26 en Fig. 7).

Ramos (1981) en la Hoja Geológica de Los Chihuidos Norte menciona, pero no ilustra, posibles restos de carofitas asociadas a pelecípodos y ostrácodos de agua dulce en el Miembro Salina de la Formación Huitrín.

En la Formación Piedra Clavada, unidad asignada al Albiano y aflorante en la sección de Quebrada de Don Nielsen en la Provincia de Santa Cruz (ubicación 37 en Fig. 7), Ballent et al. (2011) ilustran una Charoidae indeterminada como representante de los escasos ejemplares recuperados.

#### **4. 3-Cretácico Tardío**

El Cretácico Tardío de Argentina presenta muy buenos registros de carofitas. La Formación Portezuelo (Turoniano-Santoniano), incluida en el Grupo Neuquén, presenta la especie *Peckisphaera portezueloensis* (actualmente reasignada al género *Sphaerochara*) creada por Musacchio (1973) y nominada en honor a la localidad homónima. Junto a esta, se encontró asociada *Mesochara ameghinoi*, taxón también propuesto para esta localidad (ubicación 24 en la Fig. 7). En la Formación Plottier (Santoniano–Campaniano temprano),

en la localidad de El Zampal (ubicaciones 20 y 23 en la Fig. 7), se han registrado los taxones *Lychnothamnus barbosai* y *Nitella* sp. Este último hallazgo reviste un valor excepcional debido a la rareza de *Nitella* en el registro fósil, atribuida a su incapacidad para calcificar. En la localidad mencionada, su presencia se documenta a partir de oosporas silicificadas.

En El Zampal (ubicación 20 en Fig. 7) y en proximidades a Contralmirante Cordero (ubicación 28 en Fig. 7) y General Roca (ubicación 29 en Fig. 7) aflora la Formación Anacleto (Campaniano), en donde Musacchio (1973, 2006) registra la presencia de *Platychara* aff. *caudata*, *Notochara apiculata*, *Pseudoharrisichara tenuis* y *Pseudoharrisichara walpurgica*. Posteriormente este autor haría una nueva combinación dejando a *Pseudoharrisichara* como un subgénero de *Lychnothamnus*: *Lychnothamnus (Pseudoharrisichara) tenuis* y *Lychnothamnus (Pseudoharrisichara) walpurgica* (Musacchio, 2010). Girogonites asignables al género *Lychnothamnus* también fueron mencionados para el Campaniano de la Formación Los Llanos (ubicación 9 en Fig. 7) por De Sosa Tomas et al. (2017b).

En El Zampal también aflora la Formación Loncoche (Campaniano–Maastrichtiano), con otros registros de caráceas del Cretácico Tardío como *Platychara perlata*, *Tolypella grambasti*, *Lamprothamnium* sp. y *Chara* sp, además de la porocharacea *Feistiella anluensis* (Uliana y Musacchio, 1978; Musacchio, 2006, 2010). Otros registros de *Platychara* y *Lychnothamnus* son mencionados para esta misma unidad por Carignano (2017) en las localidades de Agua del Choique y Ranquil-Có (ubicaciones 18 y 19 en Fig. 7).

En Chubut, para la Formación Puesto Manuel Arce en la CCA Musacchio (1987) menciona la presencia de los géneros *Mesochara* y de *Platychara*? pero no los ilustra (ubicación 35 en Fig. 7). Este autor asigna preliminarmente los niveles que incluyen esta asociación al intervalo Turoniano-Santoniano.

#### **4. 4-Límite Cretácico/Paleógeno**

En Argentina, cerca del límite Cretácico/Paleógeno es característica la especie *Platychara compressa*, con girogonites de gran talla y forma oblada (comprimida en sentido vertical), con un engrosamiento apical en forma de roseta cuando está bien calcificado y un pequeño poro basal. Para este intervalo se mencionan los registros de girogonites asignados a los géneros *Porochara* (probablemente *Feistiella*), *Platychara*,

*Tectochara* (actualmente *Nitellopsis*) y *Amblyochara* (actualmente *Lychnothamnus*) en la Formación Yacoraite, incluida dentro del Grupo Salta (Musacchio, 1972; Carignano 2011; ubicaciones 1, 3 y 4 respectivamente en Fig. 7). Esta unidad ha sido muy estudiada por su importancia en la industria hidrocarburífera del noroeste argentino. Además, en niveles equivalentes a los de la Formación Yacoraite, pero en el ámbito andino de Perú y Bolivia, se registraron carofitas de los géneros *Amblyochara* (actualmente *Lychnothamnus*), *Feistiella*, *Peckichara*, *Peckisphaera* (actualmente *Sphaerochara*), *Platychara*, *Lamprothamnium*, *Maedleriella*, *Nitellopsis*, *Saportanella*, *Sphaerochara* y *Chara* (i.e. en Jaillard et al., 1994; Musacchio et al., 2002). En la Precordillera de La Rioja, en la Formación Ciénaga del Huaco, Ciccioli et al. (2005) dan a conocer la presencia de *Platychara compressa* y *Tectochara* sp. (actualmente *Nitellopsis*). Estas carofitas fueron recuperadas de depósitos de pelitas negras que están interpretadas como de planicie fangosa (ubicación 7 en Fig. 7).

En la Formación Mariano Boedo (Cuenca Chaco-Paranaense) en muestras de pozo (ubicación 15 en Fig. 7) se recuperaron girogonites de *Nitellopsis supraplana* junto con *Feistiella gildemeisteri* (Musacchio, 2000, 2002). Se considera que la aparición conjunta de estos taxones indica depósitos terminales del Cretácico.

En la provincia de Chubut, en muestras de perforación, hay una mención de Masiuk et al. (1976) de carofitas asociadas a ostrácodos en el Pozo Península Valdés, ubicado al sur de la península homónima y correspondientes a niveles de origen continental intercalado entre dos niveles marinos portadores de foraminíferos asignables al Maastrichtiano y al Daniano respectivamente (Caramés et al., 2004). Los niveles con carofitas corresponderían a depósitos que se encuentran por debajo de la Formación Salamanca.

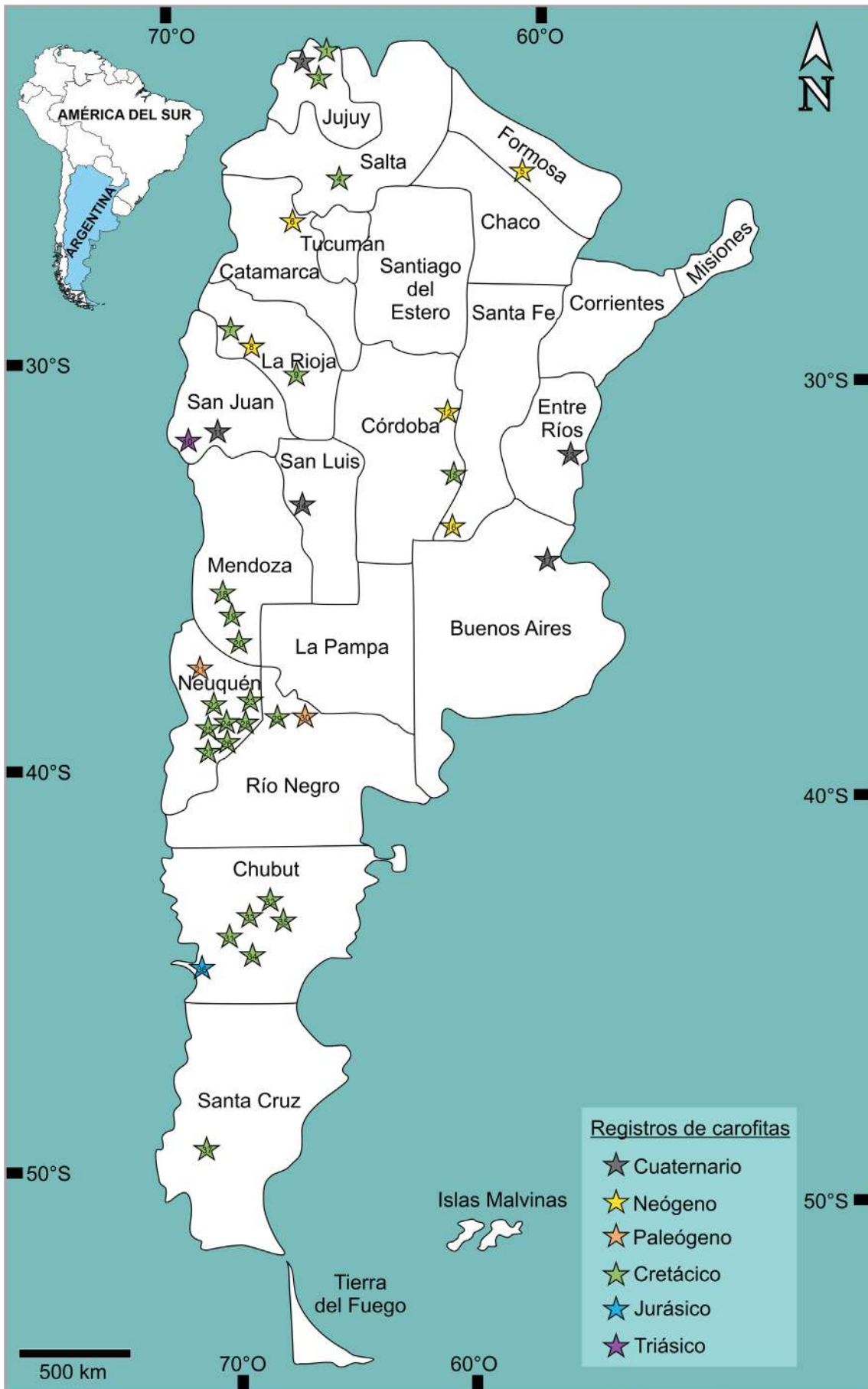
#### **4. 5-Cenozoico**

En el Paleógeno de Sudamérica, y particularmente en Argentina, es característica la especie *Nitellopsis supraplana* (Jaillard et al., 1994; Antoine et al., 2016). En la Formación El Carrizo (Paleoceno) estudiada en la Provincia de Río Negro, Musacchio y Moroni (1983) registraron las especies *Platychara perlata*, *Peckichara* cf. *varians meridionalis* y *Lamprothamnium* sp. junto a otras representantes de Charoidae indeterminadas (ubicación 30 en Fig. 7). En Neuquén, Carignano (2011) registra girogonites de *Peckichara* sp. y de otras Charoidae indeterminadas en las Calizas de Pichaihue (ubicación 21 en Fig. 7), depósitos asignados al Daniano.

En el Neógeno de Argentina están las menciones de girogonites de carofitas en el trabajo de Marengo (2015). Allí el autor realizó un estudio estratigráfico y micropaleontológico basado principalmente en foraminíferos, ostrácodos y nanofósiles calcáreos recuperados de muestras de perforaciones, y únicamente con el registro de la presencia de carofitas en determinadas unidades miocenas de la Cuenca Chaco-Paranaense y de la Península de Valdés. Fueron registrados girogonites en las formaciones Paraná y Laguna La Paiva (ubicaciones 5, 12 y 16 en Fig. 7).

Asimismo, se pueden mencionar los hallazgos de carofitas en el Mioceno Superior de Catamarca (ubicación 6 en Fig. 7), con la Formación San José y la aloformación Playa del Zorro. Allí, García y Herbst (1997) mencionan los géneros *Chara* y *Croftiella* (actualmente un sinónimo de *Lychnothamnus*). Para este intervalo de tiempo en La Rioja (ubicación 8 en Fig. 7), Cusminsky et al. (2006) dan a conocer en la Formación Desencuentro dos especies de caráceas, *Chara zeylanica* y *Chara musacchioi*.

Finalmente, en el Cuaternario ya es dominante el género *Chara* además de menciones de *Lamprothamnium*, *Tolypella* y *Nitella*, con registros en las provincias de Jujuy (ubicación 2 en Fig. 7), Entre Ríos (ubicación 13 en Fig. 7), San Luis (ubicación 14 en Fig. 7), San Juan y Buenos Aires (ubicaciones 11 y 17 en Fig. 7). Algunas de las especies que se mencionan son *Chara contraria* var. *longilinea*, *Chara globularis*, *Tolypella intricata* (García, 1994), *Chara* cf. *papillosa*, *Chara* cf. *hispida* var. *major*, *Chara* cf. *globularis*, *Tolypella intricata* var. *apiculata*, *Nitella clavata* (García, 1996), *Lamprothamnium haesseliae*, *Lamprothamnium succinctum*, *Chara bulbifera*, *Chara halina*, *Chara hornemannii* (García, 1999; Font y Chiesa, 2015), *Chara filiformis* y *Chara vulgaris* (Palacios-Fest, 2016) entre otras.



**Figura 7.** Distribución geográfica aproximada de los registros fósiles de carofitas del Mesozoico y Cenozoico en Argentina. **1.** Yavi Chico, Formación Yacoraite (Musacchio, 1972b). **2.** Laguna de los Pozuelos, sedimentitas del Cuaternario tardío (Palacios-Fest et al., 2016). **3.** Tres Cruces, Formación Yacoraite (Musacchio, 1972). **4.** Quebrada El Chorro, Formación Yacoraite (Carignano, 2011). **5.** Pozo del Tigre 1, Formación Paraná (Marengo, 2015). **6.** Valles de Santa María y El Cajón, Formación San José y aloformación Playa del Zorro (García y Herbst, 1997). **7.** Quebrada de la Flecha, Formación Ciénaga del Río Huaco (Ciccioli et al., 2005). **8.** Alto de San Nicolás, Formación Desencuentro (Cusminsky et al., 2006). **9.** Tama, Formación Los Llanos (De Sosa Tomas et al., 2017b). **10.** Cerro Puntudo, Formación Cerro Puntudo (Benavente, 2012). **11.** Quebrada del Zonda, Formación Valentín (García, 1996). **12.** Pozo San Francisco 1, Formación Laguna Paiva (Marengo, 2015). **13.** Terrazas del Arroyo Perrucho Verna (García, 1994). **14.** Salina del Bebedero (García, 1999). **15.** Pozo Saira Cd.S.es-1, Formación Mariano Boedo (Musacchio, 2000, 2002). **16.** Pozo Rufino 1, Formación Laguna Paiva (Marengo, 2015). **17.** Próximo a La Plata, “*Platense*” (García, 1996). **18.** Agua del Choique, Formación Loncoche (Carignano, 2011). **19.** Ranquil-Có, Formación Loncoche (Carignano, 2011). **20.** El Zampal, Formación Plottier, Formación Bajo de la Carpa y Formación Loncoche (Uliana y Musacchio, 1978; Musacchio, 2006; Musacchio y Vallati, 2007). **21.** Calizas danianas de Pichaihue (Carignano, 2011). **22.** Quili-Malal, Formación Ranquiles (*sensu* Musacchio y Palamarczuk, 1975). **23.** Bardas Coloradas, Formación Plottier (Musacchio, 2010). **24.** Sierra del Portezuelo, Formación Portezuelo (Musacchio, 1973, 2006). **25.** Picún Leufú, Formación La Amarga (Musacchio, 1971). **26.** Cerro El Marucho, Formación Agrio (Musacchio y Simeoni, 1986). **27.** Cerro China Muerta, Formación La Amarga (Musacchio, 1971). **28.** Sur de Contralmirante Cordero, Formación Anacleto (Musacchio, 1973, 2006). **29.** Proximidades de General Roca, Formación Anacleto (Musacchio, 1973). **30.** Proximidades de Allen y Guerrico, Formación El Carrizo (Musacchio y Moroni, 1983). **31.** Cerro Ferrarotti, Formación Manantial Pelado (Musacchio et al., 1986; Musacchio, 1987). **32.** Sierra de la Manea, Formación Los Adobes, Miembro Bardas Coloradas (Musachio, 1995; De Sosa Tomas et al., 2022a). **33.** Paso de Indios, Formación Cerro Barcino, miembros Puesto La Paloma y Cerro Castaño (Musacchio, 1975; De Sosa Tomas et al., 2017a). **34.** Sierra Silva, Formación Pozo D-129 (Hechem et al., 1987; De Sosa Tomas et al., 2023). **35.** Puesto Manuel Arce, Formación Puesto Manuel Arce (Musacchio et al., 1986; Musacchio, 1987). **36.** Arroyo Pedregoso, Formación Lago La Plata (Olivero, 1982). **37.** Quebrada Don Nielsen, Formación Piedra Clavada (Ballent et al., 2011).

Imagen DEM (modelo digital de elevación)

# 5-MARCO GEOLÓGICO Y ANTECEDENTES

Andrea De Sosa Tomas-Bioestratigrafía (carofitas) del Cretácico de Chubut

## 5-Marco geológico

Las cuencas sedimentarias de Cañadón Asfalto y del Golfo San Jorge se encuentran ubicadas en la Patagonia extraandina (Fig. 8). Corresponden a cuencas de intraplaca, desarrolladas sobre una corteza continental predominantemente paleozoica. Estas comparten rasgos muy generales vinculados a su evolución tecto-sedimentaria, la que ha estado condicionada por anisotropías previas de los bloques del basamento ígneo-metamórfico del Paleozoico. No obstante, ambas cuencas muestran rasgos propios evidenciados en la identidad y restricción de algunas unidades estratigráficas, sobre todo en las etapas jurásicas y cretácicas tempranas (ver Homoc et al., 1991; Figari y Courtade, 1993; Musacchio, 1995). A partir de la generación del espacio de acomodación generado durante el Cretácico (Feruglio, 1949; Hechem et al., 1990) las cuencas Cañadón Asfalto y Golfo San Jorge comienzan a relacionarse y comunicarse entre sí (Allard et al., 2015a; Figari y Hechem, 2022 y referencias allí citadas).

Durante el Jurásico Temprano (Lias) en Chubut se desarrolló una cuenca marina de rumbo predominante NO y con vergencia hacia el océano Pacífico. Posteriormente y marcando los inicios de la ruptura de Gondwana, un intenso régimen extensional se instauró en gran parte del sudoeste del mencionado supercontinente en simultáneo con la extrusión de grandes volúmenes de rocas volcánicas y lávicas que rellenaron los depocentros patagónicos, construyendo una de las provincias ígneas silíceas más importantes del mundo conocida como Chon Aike (SLIP Chon Aike) (Pankhurst et al., 1998; Navarrete et al., 2024 y referencias allí citadas). Estos depocentros estaban controlados por la reactivación de los lineamientos previos de orientación NO-SE, y en ellos, se depositaron además de los productos volcánicos, depósitos sedimentarios de ambientes predominantemente lacustres.

Figari et al. (2015) explican el origen de los depocentros jurásicos de la CCA y del Cretácico Temprano de la CGSJ como originados en distintas etapas, producto del desarrollo de numerosos hemigrábenes aislados (estilo *Basin and Range*), parcialmente diacrónicos y contemporáneos con la disgregación de Gondwana y la apertura del Océano Atlántico. Los movimientos Patagónicos generaron el cierre de la vergencia pacífica, el comienzo de una extensión controlada por fallas de orientación general ONO-ESE y la generación de espacio que dio lugar a la depositación del Grupo Chubut (Lesta, 1968), bajo esfuerzos transtensionales durante la depositación de la base del grupo y en un

contexto de *back-arc* desde la parte más alta del Cretácico Inferior hasta el Paleógeno (Figari y Hechem, 2022 y referencias allí citadas).

En cuanto a los modelos evolutivos recientes que explican el régimen tectónico imperante durante la depositación del Grupo Chubut en la CGSJ, se mencionan, de manera general, dos hipótesis. Por un lado, se propone un origen predominantemente extensional (Allard et al., 2015, 2016, 2021) durante la depositación de la mayor parte de las unidades del Grupo Chubut. Estos autores sostienen que dichas unidades se desarrollaron en un contexto de reactivación extensional y hundimiento térmico regional.

Por otra parte, la segunda hipótesis plantea que el fallamiento normal que controló la depositación de la mayor parte del Grupo Chubut, en el sector centro-oriental de la cuenca, estuvo asociado al crecimiento del orógeno Andino, como consecuencia de cambios en la dinámica de subducción. Este modelo se vincula con un régimen compresivo y con la formación de un antepaís patagónico fragmentado, que se extiende más allá de los límites norte y sur de las cuencas Cañadón Asfalto y del Golfo San Jorge, respectivamente (Gianni et al., 2014, 2015a, b).



**Figura 8.** Ubicación relativa de las cuencas estudiadas (modificado de Figari y Hechem, 2022).

## 5. 1-Cuenca de Cañadón Asfalto

Esta cuenca fue reconocida como tal por Homovic et al. (1991) y, posteriormente, aceptada por Figari y Courtade (1993). Limita al norte con el Macizo Nordpatagónico (o Macizo de Somuncurá) y al sur con la Cuenca del Golfo San Jorge (CGSJ; Fig. 8), de la cual está separada por el Alto Cotricó (Figari et al., 2015). A pesar de sus diferentes orígenes tectónicos y fuentes sedimentarias, Allard et al. (2015a) y Figari et al. (2015) propusieron que ambas cuencas estuvieron ocasionalmente interconectadas. Esta hipótesis se basa en la existencia de sistemas fluviales compartidos durante el Cretácico Temprano.

La CCA presenta un relleno sedimentario compuesto por depósitos volcánicos, aluviales y lacustres correspondientes al intervalo Jurásico–Cretácico. Las unidades jurásicas, que incluyen las formaciones Las Leoneras, Puesto Lizarralde, Lonco Trapial, Cañadón Asfalto y Cañadón Calcáreo, habrían sido depositadas durante la etapa sin-rift en la evolución de la cuenca. Los depósitos de la Formación (o Grupo) Lonco Trapial, ubicados al oeste del borde occidental de la CCA, se disponen en discordancia sobre las sedimentitas neopaleozoicas del Grupo Tepuel y sobre las rocas jurásicas de la Formación Osta Arena (Silva Nieto y Márquez, 2005). Hacia el centro-este de la cuenca, las rocas equivalentes a la Formación Lonco Trapial se conocen como Formación Marifil.

Con respecto a los depósitos cretácicos no marinos, el Grupo Chubut en la CCA representa la etapa post-rift en la evolución de la cuenca (Figari y Courtade, 1993; Figari, 2005; Figari et al., 2015). Los sistemas depositacionales sin-rift han sido ubicados en el intervalo Hettangiano–Kimmeridgiano (Figari y Hechem, 2022), mientras que los correspondientes a la etapa post-rift se sitúan entre el Barremiano y el Maastrichtiano (Figari y Hechem, 2022).

En particular, la Formación Cañadón Calcáreo (*sensu* Proserpio, 1987) constituye una unidad controvertida en cuanto a su posición cronoestratigráfica. Aunque originalmente fue atribuida al Jurásico, estudios palinológicos y el hallazgo de una fauna de conchostracos permitieron proponer una edad cretácica temprana para esta unidad (Volkheimer et al., 2009). No obstante, evidencia más reciente proveniente de análisis palinológicos (Zavattieri et al., 2010) y dataciones radimétricas U/Pb en circones (Cúneo et al., 2013) indican que su edad no sería más joven que el Jurásico Tardío.

Por lo tanto, en el contexto de esta tesis, son de especial interés los depósitos cretácicos post-rift del Grupo Chubut (Lesta, 1968) en la CCA, los cuales se inician con la

Formación Los Adobes (Tasch y Volkheimer, 1970). Esta unidad incluye los miembros Arroyo del Pajarito y Bardas Coloradas, cuyos depósitos han sido interpretados, respectivamente, como aluviales en sentido amplio (Codignotto et al., 1978; Figari y García, 1992, 2018; Vera et al., 2020; Allard et al., 2021) y como fluviales (Codignotto et al., 1978; Allard et al., 2015; Brea et al., 2016; Allard et al., 2021; Villegas y Umazano, 2024). Los patrones de paleocorrientes regionales de esta formación sugieren que los ríos correspondientes a la sucesión del Miembro Bardas Coloradas drenaban hacia el ámbito de la Cuenca del Golfo San Jorge (Figari y García, 1992; Allard et al., 2015; Figari et al., 2015).

La Formación Cerro Barcino, definida por Codignotto et al. (1978), ha sido interpretada como una sucesión depositada en un ambiente predominantemente fluvial, con variaciones desde baja a alta energía y con un importante aporte piroclástico. Originalmente, esta unidad estaba compuesta por cinco miembros: Puesto La Paloma, Cerro Castaño, Las Plumas, Bayo Overo y Puesto Manuel Arce. Sin embargo, Silva Nieto et al. (2017) propusieron una reinterpretación de la unidad, excluyendo al Miembro Puesto Manuel Arce y restringiendo la Formación Cerro Barcino a los miembros Puesto La Paloma, Cerro Castaño, Las Plumas y, en algunas localidades del sector oriental, al Miembro Bayo Overo, considerado lateralmente equivalente a los dos primeros. Esta propuesta se basa en el reconocimiento de una discordancia regional de bajo ángulo entre el Miembro Puesto Manuel Arce y los miembros Cerro Castaño y Las Plumas, así como en sus marcadas diferencias litológicas respecto del resto de las unidades. En función de estos criterios, y retomando el enfoque original de Chebli (1973), Silva Nieto et al. (2017) propusieron no solo excluir al Puesto Manuel Arce de la Formación Cerro Barcino, sino también del Grupo Chubut, elevándolo al rango de formación independiente. Esta redefinición fue posteriormente adoptada por Krause et al. (2020) en su esquema estratigráfico.

El Miembro Puesto La Paloma, con depósitos de tonalidades verdosas, registra condiciones de sedimentación fluvial no confinada, caracterizadas por depósitos mantiformes con alto contenido piroclástico, lo que evidencia una fuerte influencia volcánica en el sistema. Estos depósitos se relacionan lateralmente con ambientes lacustres someros (De la Fuente et al., 2011; Sterli et al. 2015; Brea et al., 2016; Umazano et al., 2017 y Krause et al., 2020). El Miembro Cerro Castaño, con rocas de coloración castaña rojiza, incluye areniscas canalizadas intercaladas con sedimentos tobáceos

mantiformes de grano más fino (Umazano et al., 2017 y referencias allí citadas). Por su parte, el Miembro Las Plumas está compuesto por depósitos volcanoclásticos vinculados a sistemas de abanicos aluviales y fluviales, conformados por conglomerados, tobas y areniscas tobáceas de tonalidades castañas-rosadas, rojizas y amarillentas, con intercalaciones pelíticas en ciertos niveles (Umazano et al., 2017; Villegas et al., 2019; Krause et al., 2020).

Los tres miembros de la Formación Cerro Barcino fueron analizados desde el punto de vista mineralógico por Iñiguez Rodríguez et al. (1987) en la zona del valle medio del río Chubut, entre Paso de Indios y Las Plumas. Como resultado, los autores destacaron que es posible diferenciar estos miembros según las zeolitas presentes, las cuales constituyen una herramienta útil para la correlación estratigráfica. En el Miembro Puesto La Paloma identificaron un marcado desarrollo de analcima; en el Miembro Cerro Castaño, una asociación de clinoptilolita y analcima; y en el Miembro Las Plumas, una abundancia significativa de clinoptilolita. Estas zeolitas fueron interpretadas como de origen diagenético, producto de la alteración del material piroclástico que compone la unidad.

Por su parte, Manassero et al. (2000) interpretaron el material piroclástico de la Formación Cerro Barcino como resultado, en parte, del intenso volcanismo andino del Cretácico, reflejado principalmente en depósitos sineruptivos de caída de ceniza, y en parte como material reelaborado por ríos permanentes a partir de depósitos previos de caída. Estos autores propusieron una fuente volcánica ubicada a aproximadamente 400 km al oeste de Paso de Indios, que habría generado erupciones explosivas a partir de magmas viscosos, ricos en volátiles y de composición ácida.

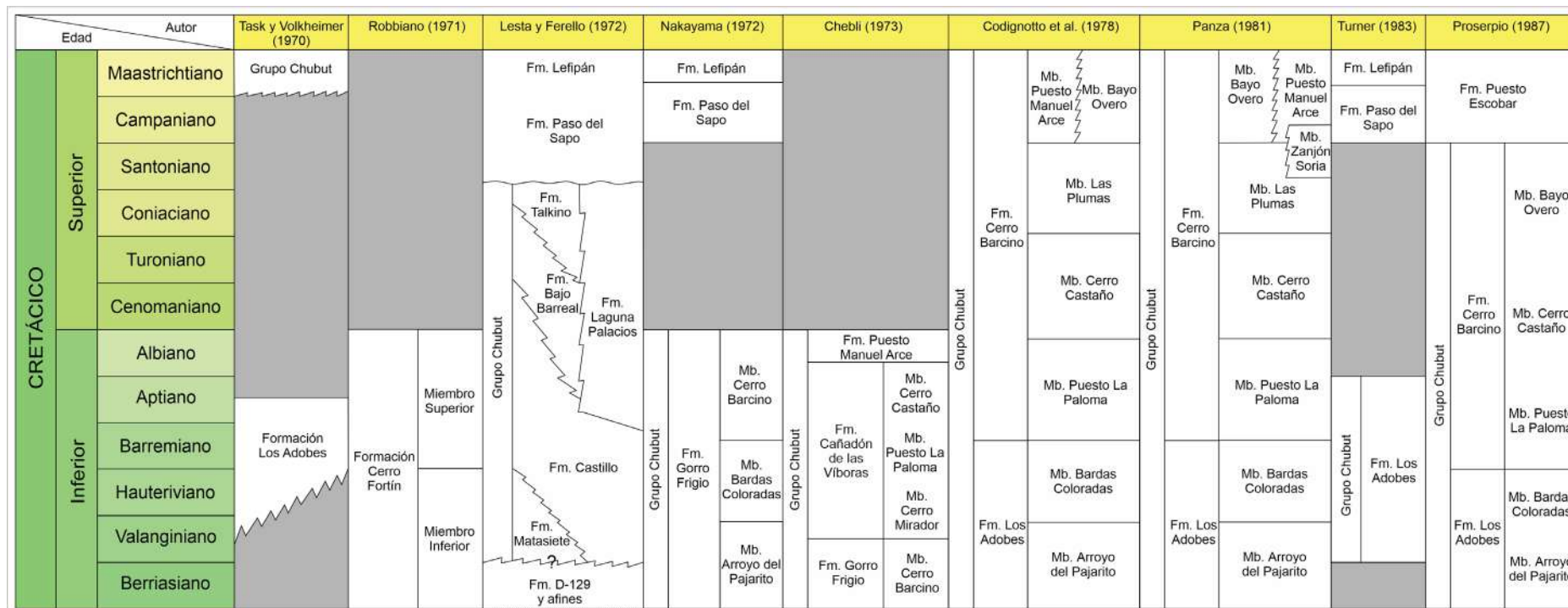
La Formación Puesto Manuel Arce, definida por Chebli (1973), suprayace a la Formación Cerro Barcino y está compuesta principalmente por conglomerados y areniscas, con intercalaciones pelíticas. En las secciones estudiadas, presenta una variación cromática progresiva desde la base hacia el techo. Desde el punto de vista paleoambiental, ha sido interpretada como el producto de un sistema fluvial de baja a moderada energía, que se relaciona lateralmente con ambientes lacustres y con un aporte piroclástico esporádico a lo largo de toda la secuencia (Chebli et al., 1976; Passalía et al., 2015).

Cabe destacar la reciente contribución de Foix et al. (2024), quienes llevaron a cabo estudios detallados sobre numerosos paleocanales exhumados en las formaciones Cerro Barcino y Puesto Manuel Arce. Entre sus resultados, los autores señalan que la distribución espacial de estos paleocanales sugiere que el predominio de depósitos

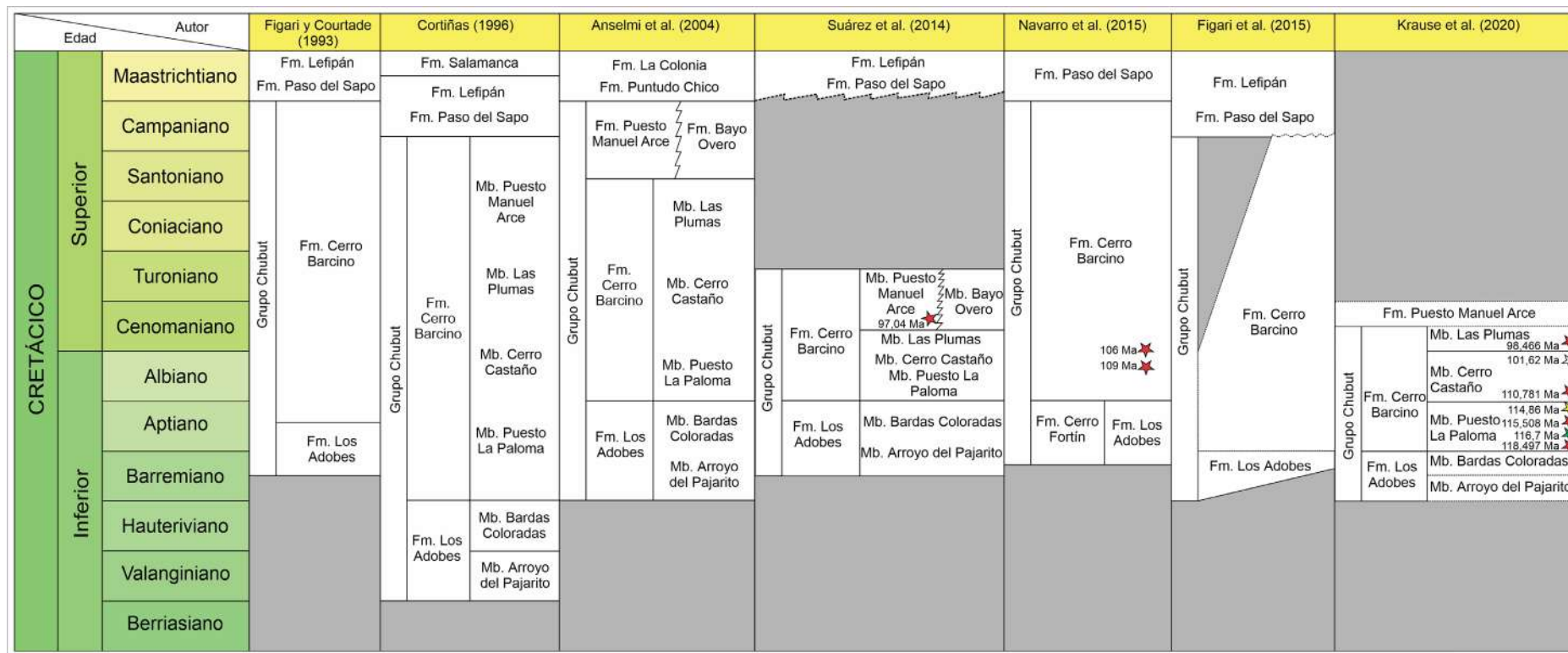
lacustres o lagunares someros en el sector occidental de la cuenca habría estado condicionado por la topografía heredada de antiguos depocentros formados durante el Jurásico–Cretácico Temprano.

Otras unidades cretácicas o parcialmente cretácicas (Fig. 9) han sido reconocidas en distintas localidades dentro del ámbito de la CCA, tales como el Miembro Zanjón Soria (Panza, 1981) y las formaciones Puntudo Chico (Lapido y Page, 1979), Paso del Sapo (Lesta y Ferello, 1972), Lefipán (Lesta y Ferello, 1972), La Colonia (Pesce, 1977), Bororó (Andreis et al., 1973), Puesto Escobar (Proserpio, 1987) y Salamanca (Lesta y Ferello, 1972). Estas últimas unidades, con excepción de la Formación Puntudo Chico (Campaniano–Maastrichtiano), serían equivalentes o parcialmente equivalentes entre sí (Figs. 9 y 10). Corresponden a depósitos desarrollados en ambientes transicionales a marinos y se ubican dentro del intervalo Maastrichtiano–Paleoceno.

Como se puede apreciar, la estratigrafía de esta cuenca ha sido ampliamente discutida y revisada durante las últimas cinco décadas; por ello, en las Figs. 9–10 se sintetizan algunas de las diversas propuestas formuladas hasta el momento. En esta tesis, se adoptan los criterios de denominación y diferenciación propuestos por Codignotto et al. (1978), Silva Nieto et al. (2017) y Krause et al. (2020).



**Figura 9.** Cuadros estratigráficos de diversos autores que emplean distintas denominaciones para las unidades litoestratigráficas que conforman el relleno sedimentario cretácico de la CCA.



**Figura 10.** Cuadros estratigráficos extraídos de diversos autores que emplearon distintas denominaciones para las unidades litoestratigráficas que integran el relleno sedimentario cretácico de la CCA. Las dataciones radimétricas se indican con una estrella roja según su respectivo autor. En particular, se señalan con un color diferente dataciones más recientes: estrella blanca Carballido et al. (2017), estrella amarilla Umazano et al. (2025) y estrella verde Villegas et al. (en prensa).

## 5. 1. a-Antecedentes cronoestratigráficos

Estudios geológicos regionales previos sugirieron que la depositación de la Formación Los Adobes ocurrió durante el Cretácico Temprano, específicamente en el intervalo Hauteriviano–Aptiano (Tasch y Volkheimer, 1970; Turner, 1983). Posteriormente, estudios bioestratigráficos basados en microfósiles calcáreos (ostrácodos y carofitas) y palinomorfos calibraron su edad al “pre-Barremiano tardío” (Musacchio, 2000), y finalmente al intervalo Hauteriviano–Barremiano (Vallati, 2002). En los afloramientos de la Formación Los Adobes en la localidad de Sierra de la Manea se reconocieron las asociaciones “neocomianas” de *Cypridea-Mesochara* (ostrácodos y carofitas), así como una asociación palinológica de *Cyclusphaera* morfotipo 2.

En contraste con estos resultados, Marveggio y Llorens (2013) propusieron una edad albiana para los niveles más bajos de la Formación Los Adobes, basándose en el registro de granos de polen tricolpados provenientes de muestras de subsuelo en la localidad de Cerro Solo. Sin embargo, Krause et al. (2020) obtuvieron recientemente una edad U-Pb de  $118,497 \pm 0,063$  Ma (Fig. 10) para un nivel tobáceo cercano a la base del Miembro Puesto La Paloma (base de la Formación Cerro Barcino) en Puesto Limonao. Este depósito es estratigráficamente equivalente al Miembro Bardas Coloradas, lo que establece una edad mínima del Aptiano temprano para dicha unidad.

Por su parte, Umazano et al. (2025) obtuvieron una edad U-Pb de  $114,86 \pm 0,44$  Ma en un nivel tobáceo ubicado inmediatamente por debajo del contacto con el Miembro Cerro Castaño, en la localidad de Estancia Cabeza de Buey. Esta datación refuerza la interpretación de que la sedimentación del Miembro Cerro Castaño comenzó durante el Albiano. De manera concordante, Villegas et al. (2025) registraron una edad de  $116,7 \pm 0,75$  Ma en un intervalo tobáceo con sismitas previamente asignado al Miembro Las Plumas; sin embargo, con base en estos nuevos datos, los autores proponen su posible reasignación al Miembro Cerro Castaño.

Microfósiles de carofitas, ostrácodos y megasporas asignadas a *Isoetes* (Lycophyta) fueron reportados previamente en el Miembro Puesto La Paloma de la Formación Cerro Barcino (Musacchio, 1972a; Musacchio y Chebli, 1975; Gamero, 1977). Se propuso una edad aptiana para el conjunto de carofitas, basada en la distribución bioestratigráfica de *Flabellochara harrisi* (sinónimo entonces utilizado de *Clavator harrisi*; ver Musacchio et al., 1986; Musacchio, 1989, 1995).

Otros hallazgos paleontológicos recientes en unidades cretácicas de esta cuenca incluyen una taoflora referida al Turoniano, en niveles correspondientes a la Formación Puesto Manuel Arce (Passalia et al., 2015), y vertebrados en la Formación Paso del Sapo (Apesteguía et al., 2012). En los niveles continentales de la Formación Paso del Sapo, estudios palinológicos de Archangelsky (en Proserpio, 1978) y Papú et al. (1988) atribuyen esta unidad al Campaniano.

Los primeros estudios paleomagnéticos en la CCA se realizaron en la década de 1990 (Somoza et al., 1990; Geuna et al., 1993). Posteriormente, Geuna et al. (2000) ampliaron este enfoque mediante el análisis de rocas de los depocentros “Gorro Frigio” y “Paso de Indios”, correspondientes a las formaciones Los Adobes y Cerro Barcino. En dichos trabajos se identificó exclusivamente polaridad normal en las magnetizaciones, lo que sugiere que fueron adquiridas durante el supercrón cretácico normal (*Cretaceous Normal Superchron*, CNS), correspondiente al intervalo Aptiano–Campaniano. No obstante, los autores advierten que no puede descartarse la presencia de niveles del Barremiano superior, particularmente en la Formación Los Adobes, ya que la probabilidad de registrar el cron M0 del Aptiano temprano es baja debido a su corta duración.

Recientemente, Butler et al. (2020) presentaron mediciones realizadas sobre circones detríticos provenientes de diversas unidades del Grupo Chubut en la provincia homónima. Entre ellas, se destaca la muestra obtenida de la Formación Los Adobes, en afloramientos cercanos a la Sierra de Taquetrén, para la cual determinaron una edad de 106,9 Ma (Albiano) para los depósitos analizados. Por su parte, Carballido et al. (2017) reportaron resultados geocronológicos basados en dataciones U-Pb, que permitieron establecer una edad de  $101,62 \pm 0,18$  Ma (Albiano tardío) para el Miembro Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino. En otro sector de la provincia, estudios paleomagnéticos realizados por Clyde et al. (2021) en depósitos del Cretácico Tardío de la Formación La Colonia (región centro-norte de Chubut) permitieron sugerir la posible presencia del límite Cretácico/Paleógeno dentro de esta unidad.

## 5. 1. b-Antecedentes paleobiogeográficos

Las asociaciones de microfósiles calcáreos continentales, compuestas por ostrácodos y carofitas, registradas en el Cretácico de Patagonia, han permitido reconocer un cambio en las relaciones paleobiogeográficas, interpretado en estrecha relación con la evolución geológica de la región (Musacchio, 1979, 2000). En particular, Musacchio (2000) propuso dos escenarios paleogeográficos diferenciados para el intervalo de interés de este trabajo. El primero corresponde al “Neocomiano” o “pre-Barremiano tardío”, caracterizado por un contexto de aislamiento y la presencia de especies endémicas. El segundo escenario se sitúa en el Aptiano, cuando los movimientos de levantamiento continental que afectaron a Sudamérica habrían roto ese aislamiento, favoreciendo el intercambio de taxones tanto dentro del continente como con distintas regiones del hemisferio norte (Simeoni y Musacchio, 1998).

Considerando los registros de maderas fósiles, Vera et al. (2020) reportaron leños atribuibles al morfogénero *Agathoxylon* en el Miembro Arroyo del Pajarito de la Formación Los Adobes, en la localidad de La Oriental. Los autores compararon estos materiales con otras especies de *Agathoxylon* del oeste de Gondwana e infirieron que podrían corresponder a *Agathoxylon antarcticus*, una especie distribuida desde el Jurásico Medio hasta el Paleógeno en Patagonia y la Antártida. Por su parte, en el Miembro Bardas Coloradas de esta misma unidad, Brea et al. (2016) documentaron el primer registro confirmado de *Cupressinoxylon hallei* en sedimentos cretácicos de Sudamérica. La presencia de este taxón respalda la hipótesis de que la subfamilia Callitroideae estaba presente en el sur del continente al menos desde el Aptiano–Albiano.

En el Miembro Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino, Nunes et al. (2018) reportaron la presencia de leños de angiospermas en la estancia La Flecha. El hallazgo consiste en madera permineralizada que los autores asignaron al género *Carlquistoxylon*, constituyendo la primera evidencia directa de angiospermas leñosas en el Cretácico Temprano de América del Sur. Este registro refuerza la idea de que, hacia mediados del Cretácico, las angiospermas ya estaban ampliamente distribuidas a escala global.

En la Formación Puntudo Chico, Vera et al. (2019) registraron leños fósiles con afinidades coniferales, atribuidas a asociaciones vegetales del Cretácico Tardío–Daniano desarrolladas en un clima cálido. Estas asociaciones habrían estado influenciadas por el Mar de Kawas, un mar epicontinental que cubrió el norte de la Patagonia durante el primer evento transgresivo del Atlántico en la región.

## 5. 1. c-Antecedentes paleoecológicos

Diversos hallazgos paleontológicos en unidades cretácicas de Chubut han posibilitado interpretaciones paleoambientales y paleoclimáticas. Entre ellos se mencionan los estudios palinológicos realizados por Vallati (2002) en la Formación Los Adobes en cercanías de la localidad de Sierra de La Manea. Precisamente, en los niveles pelíticos inferiores, correspondientes a margas fisiles de color té con leche, la autora ha registrado una palinoflora caracterizada por el predominio de *Classopollis*, una escasa representación de esporas y la presencia de palinomorfos acuáticos indicativos de un cuerpo de agua dulce. Entre estos últimos se registró la presencia de *Celyphus rallus*, una cianobacteria filamentosa perteneciente a la familia Rivulariaceae, y de *Botryococcus*, un género de algas verdes coloniales planctónicas asignado a las familias Botryococcaceae o Dictyosphaeriaceae. Asimismo, se identificaron quistes subsféricos del taxón polifilético *Leiosphaeridia*, con una participación relativa cercana al 4 %. Diversas especies de este último taxón han sido reportadas en unidades continentales de Argentina sin conexión marina (Prámparo, 1989; Vallati, 2002; Narváez, 2009). La composición de la asociación palinológica ha permitido sustentar condiciones de depositación estrictamente continental y un clima semiárido a árido, apto para el desarrollo de las plantas cheirolepidiáceas productoras de *Classopollis*.

Con respecto al registro de vertebrados terrestres, Rauhut et al. (2003) propusieron que la distribución paleobiogeográfica de algunos terópodos, como los abelisaurios, pudo haber estado condicionada por las características paleoambientales. En particular, los autores sugieren que los abelisáuridos tempranos habrían prosperado en ambientes áridos, como el interpretado para los depósitos del Miembro Puesto La Paloma. Esto podría explicar su relativa escasez en los registros fósiles de África, donde habrían prevalecido condiciones más húmedas durante el mismo intervalo temporal. En cuanto al Miembro Cerro Castaño, Argañaraz et al. (2013) realizaron estudios en huevos de saurópodos. En el sitio analizado, las características tafonómicas, como la ausencia de abrasión y la presencia de corrosión en las cáscaras, indican que los huevos podrían haber sido depositados cerca del lugar de hallazgo o trasladados desde una corta distancia. La alteración superficial sugiere procesos post depositacionales complejos, posiblemente vinculados tanto a la actividad bacteriana del suelo como a la acción de cenizas volcánicas. Por su parte, Carballido et al. (2011) reportaron restos de dinosaurios saurópodos en el Miembro Bayo Overo de la Formación Cerro Barcino.

En cuanto al registro de vertebrados acuáticos, De la Fuente et al. (2011) y Sterli et al. (2015) documentaron restos de tortugas en el Miembro Puesto La Paloma, asociados a depósitos interpretados como correspondientes a ambientes de lagos someros o cuerpos de agua efímeros, como charcas o lagunas. Más recientemente, Sterli et al. (2021) reportaron nuevos hallazgos tanto en el Miembro Bardas Coloradas de la Formación Los Adobes como en el Miembro Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino.

La sucesión del Miembro Bardas Coloradas se caracteriza por canales fluviales multiepisódicos y planicies de inundación arenosas a fangosas sobre las que se desarrollaron cuerpos lacustres. Particularmente, las tortugas del Miembro Cerro Castaño habitaron en un ambiente fluvial permanente de características meandriiformes, con facies lacustres y en menor proporción depósitos de caída de ceniza (Umazano et al., 2017).

La Formación Cerro Barcino también ha sido objeto de estudios paleoambientales basados en el análisis de trazas fósiles. En particular, Pérez et al. (2013) y Melchor et al. (2024) describieron en detalle la icnofauna del Miembro Puesto La Paloma, la cual aportó información de interés sobre la diversidad de ambientes cretácicos en la región. Esta icnofauna evidencia una notable variabilidad paleoecológica, representada por depósitos de dunas eólicas, zonas interdunares, paleosuelos y lagos someros. En las dunas se registraron *Skolithos* isp., *Taenidium barretti*, *Paleophycus tubularis* y rizolitos, además de huellas de pequeños mamíferos, una huella tridáctila y rastros de artrópodos, lo que sugiere condiciones áridas con actividad de invertebrados y vertebrados sobre sustratos móviles. Las formas de lecho eólicas de bajo relieve presentan trazas similares. En paleosuelos desarrollados sobre depósitos mantiformes se identificaron *Edaphichnium lumbricatum*, *Beaconites* isp. y rizolitos, mientras que, en depósitos lacustres someros, la presencia de *Taenidium barretti*, *Archaeonassa fossulata* y trazas de raíces reflejan ambientes marginales con interacción planta-invertebrado. En este sentido, Melchor et al. (2023) destacaron el hallazgo de madrigueras fósiles de tetrápodos (probablemente esfenodóntidos) en depósitos del Miembro Puesto La Paloma, lo que aportó información adicional sobre su paleoecología. Estas trazas se preservan en un paleosuelo que también muestra evidencias de colonización por artrópodos, lombrices y plantas arbustivas. Según los autores, la escasa abundancia de madrigueras de tetrápodos en estas rocas cretácicas estaría relacionada con condiciones de estrés ambiental, vinculadas a la frecuente llegada de cenizas volcánicas y a un clima estacional semiárido.

En el Miembro Bayo Overo, los icnofósiles descritos por Genise et al. (2010) sugieren que, en las planicies de inundación del Cretácico Inferior de Patagonia, existieron insectos sociales que excavaban cámaras alrededor de raíces sin dañarlas, favoreciendo así el desarrollo de hongos. Estas estructuras podrían constituir una evidencia temprana de interacciones planta–insecto–hongo y del origen de la “fungicultura” en insectos sociales. Por último, en la Formación Puntudo Chico se estudiaron maderas fósiles de coníferas (Villegas et al., 2024). Los resultados indican que estos árboles crecieron bajo condiciones climáticas templadas y húmedas, con una sensibilidad interanual moderada, es decir, con una variación anual en el crecimiento que sugiere cierta respuesta a los cambios climáticos, pero dentro de un contexto ambiental relativamente estable.

## 5. 2-Cuenca del Golfo San Jorge

Esta es una de las cuencas petroleras con mayor productividad de hidrocarburos de Argentina. Esta cuenca de intraplaca se ubica en el centro de la Patagonia argentina, entre los paralelos 45° y 47° sur y los meridianos 65° y 71° oeste. Abarca parte del sur de la Provincia de Chubut y el norte de la Provincia de Santa Cruz, así como un amplio sector de la plataforma continental adyacente (Fig. 8). Esta cuenca se asentó sobre un basamento correspondiente a rocas ígneas y metamórficas del Paleozoico y rocas volcánicas del Jurásico del Complejo Volcánico Bahía Laura o equivalentes. El relleno sedimentario Jurásico–Cretácico de la cuenca comprende unidades clásticas no marinas, asignadas a los Grupos Las Heras (Lesta et al., 1980) y Chubut (Lesta, 1968).

El Grupo Las Heras, también conocido como el “Neocomiano” de la cuenca, incluye las formaciones Pozo Anticlinal Aguada Bandera y Pozo Cerro Guadal, las cuales sólo han sido reconocidas en el subsuelo. Estas unidades están compuestas por depósitos epiclásticos de pelitas oscuras con materia orgánica de origen lacustre, así como por areniscas y conglomerados interpretados como parte de sistemas de abanicos aluviales (Barreda et al., 2003 y referencias allí citadas). En la síntesis más reciente de Pérez Loinaze (en prensa) se retoma la información presentada por Peroni et al. (1995), quienes sugirieron que las acumulaciones ricas en materia orgánica del Jurásico Superior–“Neocomiano inferior” (Formación Pozo Anticlinal Aguada Bandera) se habrían desarrollado en ambientes lacustres profundos, anóxicos y ligeramente salobres, probablemente bajo condiciones climáticas húmedas y con escaso contraste estacional. En cambio, las facies orgánicas del “Neocomiano superior” (Formación Pozo Cerro Guadal) representarían lagos más someros, con bancos ooidales y aguas alcalinas, salobres a salinas, posiblemente asociadas a climas semiáridos. Las rocas de este grupo carecen de proporciones significativas de material piroclástico, rasgo que, según Clavijo (1986), permite diferenciarlas de las unidades suprayacentes: las formaciones Pozo D-129 y Matasiete. Inicialmente, estas dos formaciones eran excluidas del Grupo Chubut (Fig. 11) e incluidas dentro del Grupo Las Heras (por ejemplo, Barcat et al., 1984; Fitzgerald et al., 1990, entre otros). Sin embargo, Clavijo (1986) habría sido el primero en proponer la segregación de la Formación Pozo D-129 del Grupo Las Heras, considerando estas unidades como parte de dos ciclos sedimentarios independientes y separados por una discordancia de orden mayor. Posteriormente, Hechem et al. (1990)

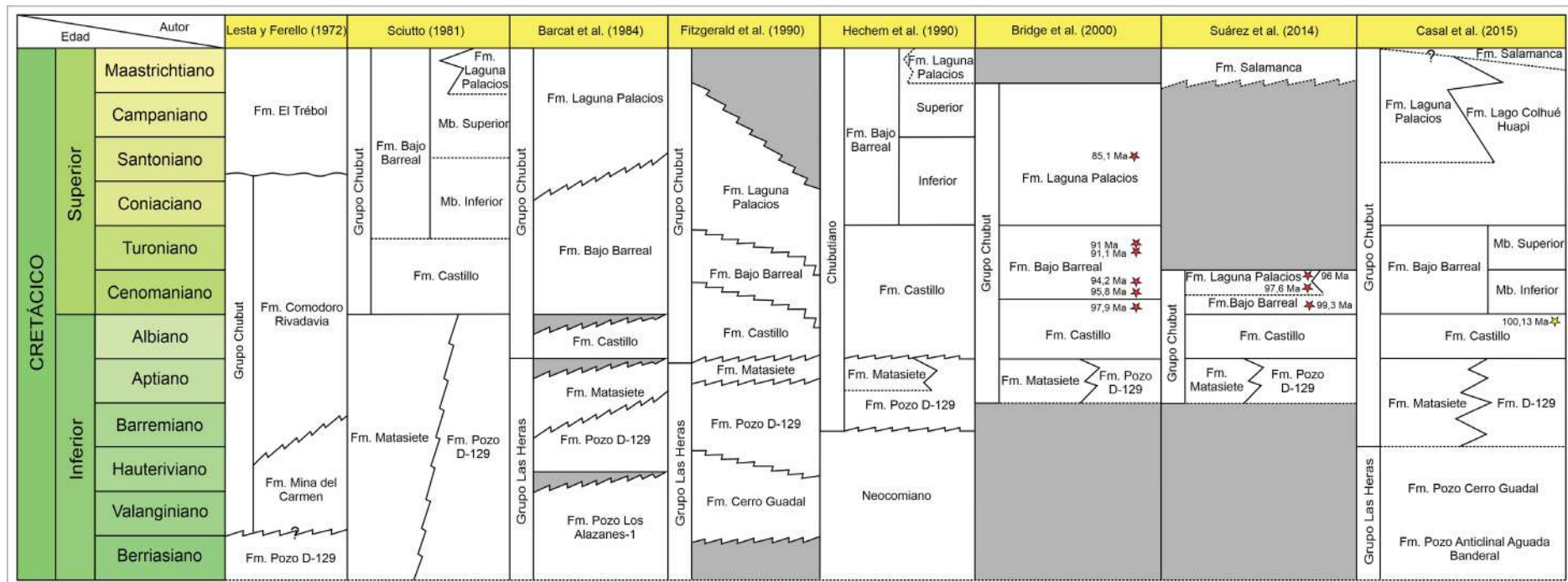
describen seis secuencias depositacionales para el ciclo Chubutiano en la Sierra de San Bernardo, incluyendo formalmente a la Formación Pozo D-129 en la base de este ciclo. Considerando los esquemas estratigráficos actuales, por encima de la Formación Pozo D-129 (Lesta, 1968), hoy unidad basal del Grupo Chubut, se encuentran, en orden estratigráfico, las formaciones Matasiete (Lesta y Ferello, 1972), Castillo (Lesta y Ferello, 1972), Bajo Barreal (Lesta y Ferello, 1972) y Lago Colhué Huapi (Casal et al., 2015). Esta última unidad se encuentra interdigitada con la Formación Laguna Palacios (Lesta y Ferello, 1972) en la Sierra de San Bernardo. Cabe destacar que en trabajos previos a los de los autores mencionados anteriormente, las unidades Matasiete, Castillo, Bajo Barreal y Laguna Palacios eran consideradas bajo el rango de Series (Ferello y Tealdi, 1950; Flores, 1955).

Las unidades más modernas del Grupo Chubut se encuentran cubiertas en discordancia por depósitos paleógenos de origen marino pertenecientes a la Formación Salamanca (Lesta y Ferello, 1972), que representa la primera transgresión marina desde el océano Atlántico (Fig. 11). Por encima de esta formación se disponen las unidades cenozoicas continentales del Grupo Río Chico (Raigemborn et al., 2010) y la Formación Sarmiento (Simpson, 1941; Spalletti y Mazzoni, 1977). A continuación, se encuentran la Formación Chenque (Bellosi, 1987) de origen marino, seguida por los depósitos mayormente continentales de la Formación Santa Cruz (Ameghino, 1906) y por último los “Rodados Tehuelches”, correspondientes a gravas glaciafluviales.

Particularmente, en esta tesis se muestrearon depósitos de la Formación Pozo D-129, principal roca generadora de hidrocarburos en la cuenca y de la Formación Lago Colhué Huapi, unidad terminal del Grupo Chubut en la CGSJ.

La Formación Pozo D-129 tiene aproximadamente 1500 m de espesor en el centro de la cuenca (Figari et al., 1999); está ampliamente distribuida en el subsuelo, aunque presenta muy escasos afloramientos en superficie (Fitzgerald et al., 1990). El primer afloramiento de esta unidad litoestratigráfica fue reportado por Hechem et al. (1987) en el Cerro Chenques, en la zona de Sierra Silva, ubicado a 40 km de la localidad de Sarmiento. Posteriormente, se reconocieron otros afloramientos en el Cañadón Matasiete, en Península Baya (Hechem et al., 1987), así como en los anticlinales del Codo del Río Senguerr y del Cerro Kepi (Allard et al., 2017), este último situado a poca distancia del Cerro Chenques. Esta unidad está compuesta principalmente por limolitas calcáreas de origen lacustre, con intercalaciones de calizas oolíticas y areniscas (Hechem et al., 1987; Paredes et al., 2014) y presenta un abundante contenido tobáceo.

En cambio, los afloramientos de la Formación Lago Colhué Huapi muestran una distribución superficial más amplia dentro de la CGSJ (Casal et al., 2015). Los niveles basales de esta unidad litoestratigráfica se reconocen principalmente en el flanco oriental de la Sierra de San Bernardo y en el Codo del Río Senguerr, mientras que los niveles más jóvenes afloran en la costa oriental del lago Colhué Huapi (Casal et al., 2015, 2016). Los depósitos superiores de la Formación Lago Colhué Huapi se caracterizan por la ausencia de material piroclástico. Estos depósitos incluyen conglomerados finos y areniscas amarillentas y ocreas, depositadas por canales y barras fluviales de alta sinuosidad que se alternan con fangolitas rojas de planicies de inundación distal bien drenadas (Casal et al., 2015).



**Figura 11.** Cuadros estratigráficos tomados de diversos autores que emplearon denominaciones y ubicaciones variables para las unidades litoestratigráficas que integran el relleno sedimentario cretácico de la CGSJ en las inmediaciones de la Sierra de San Bernardo. Las dataciones radimétricas están indicadas con una estrella roja, según su respectivo autor. En particular, se señala con una estrella amarilla la reciente datación de Genise et al. (2020).

## 5. 2. a-Antecedentes cronoestratigráficos

En estudios bioestratigráficos previos de afloramiento, la Formación Pozo D-129 ha aportado una asociación con *Flabellochara harrisii* (= *Clavator harrisii*) junto a ostrácodos no marinos y una palinoflora con angiospermas primitivas. Estas asociaciones fueron estudiadas previamente por Musacchio (en Hechem et al., 1987), Vallati (2013) y Carignano et al. (2017) quienes sugirieron una edad comprendida en el intervalo Barremiano–Aptiano. Estudios de subsuelo llevados a cabo por Pérez-Loinaze et al. (2019) en el flanco sur de la cuenca sugieren una edad Barremiano–Aptiano temprano para las palinofloras de la Formación Pozo D-129 basado en los granos de polen de angiospermas identificados (*Clavatipollenites* sp. y *Afropollis* sp.) que correlacionan con la Zona *Antulsporites-Clavatipollenites* (Aptiano) de la Cuenca Austral.

En base a estudios paleomagnéticos, Mena (2010) aportó información valiosa para la Formación Matasiete en la Patagonia Central. La autora fundamentó que la posición del polo paleomagnético de esta unidad es indistinguible de la reportada para las Formaciones Los Adobes y Cerro Barcino, datadas entre 112–125 Ma y 112–130 Ma respectivamente. Esta correlación paleomagnética confirmaría la contemporaneidad de los tres depósitos, acotando la depositación de la Formación Matasiete al intervalo Aptiano (112–125 Ma), en correspondencia con el inicio del supercrón cretácico normal.

En la Formación Castillo hay una edad obtenida por Suárez et al. (2009), quienes dataron circones mediante U-Pb provenientes de tobas verdes de grano fino en Sierra Silva. Como resultado, se obtuvo una edad de 104,1 Ma (Albiano tardío). Estos autores, basados en el estudio de la petrología y de las edades absolutas de estas rocas, sugieren que esta unidad es contemporánea con el Grupo Divisadero y que representa los depósitos distales del volcanismo del “arco Divisadero” ubicado hacia el oeste. Posteriormente, Genise et al. (2020) obtuvieron edades Ar/Ar correspondientes a 100,13 Ma (Cenomaniano) para los depósitos de esta unidad aflorantes en el Cerro Tronador y en el Cerro Colorado de Galveniz (al oeste de la Sierra de San Bernardo).

Asimismo, Bridge et al. (2000) realizaron estudios radimétricos en las formaciones Castillo, Bajo Barreal y Laguna Palacios (sección inferior), en los afloramientos del Codo del Senguerr y Cerro Colorado de Galveniz. Mediante el método Ar/Ar consiguieron edades de 97,9 (Cenomaniano), 95,8 (Cenomaniano) y de 85,1 Ma (Santoniano) para cada una de estas unidades respectivamente. Sin embargo, estos autores aclaran que en la sección Cerro Colorado de Galveniz los valores obtenidos en las tobas del Miembro

Inferior de la Formación Bajo Barreal y del Miembro Superior de la Formación Castillo no son muy consistentes, lo que sugiere cierta inexactitud en las dataciones, probablemente debido a procesos de retrabajo/resedimentación y/o alteración posdeposicional.

Posteriormente, estudios realizados por Suárez et al. (2014) tanto en el ámbito de la CGSJ (específicamente en las formaciones Bajo Barreal y Laguna Palacios, en la región del Codo del Río Senguerr y al norte de la Sierra de San Bernardo) como en la CCA (Formación Puesto Manuel Arce), permitieron obtener tres nuevas edades U-Pb para las unidades terminales del Grupo Chubut. A partir del análisis de numerosas muestras, se obtuvieron, para las unidades de la CGSJ, edades de 99,3 Ma (Cenomaniano) para la Formación Castillo y de 96–97 Ma (Cenomaniano) para la Formación Laguna Palacios, en contraste con lo propuesto por Bridge et al. (2000), quienes asignaron a esta última unidad una edad santoniana.

Por último, para los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi en las nacientes del río Chico, Vallati et al. (2016) dieron a conocer una palinoflora que incluye los indicadores bioestratigráficos *Quadruplanus brossus* y *Tubulifloridites lilliei*, los cuales sugieren una edad asignable al Maastrichtiano tardío para los depósitos estudiados. Con anterioridad, en esta misma localidad, Clyde et al. (2014) realizaron dataciones radimétricas en un flujo basáltico que suprayace a la Formación Lago Colhué Huapi. Este flujo, denominado “Basalto La Angostura” por dichos autores, proporcionó una edad de  $67,31 \pm 0,55$  Ma (Maastrichtiano tardío).

## **5. 2. b-Antecedentes paleobiogeográficos**

Estudios palinológicos previos en los depósitos aquí estudiados de la Formación Pozo D-129, permitieron reconocer la presencia de palinomorfos característicos de Gondwana septentrional, como *Tucanopollis crisopolensis* y *Stellatopollis* (Vallati, 2013). Esta misma afinidad gondwánica fue señalada por Carignano et al. (2017), quienes comparan los taxones de ostrácodos presentes en las asociaciones de la Formación Pozo D-129 con los presentes en las faunas contemporáneas de Brasil y África.

Asimismo, la Formación Lago Colhué Huapi, incluye palinomorfos y restos de dinosaurios que han permitido interpretaciones paleobiogeográficas de interés para este trabajo de tesis (Lamanna et al., 2002; Martínez et al., 2004; Vallati et al., 2016; Ibiricu et al., 2021). En este sentido, Vallati et al. (2016) destacan para la Formación Lago Colhué

Huapi la presencia conjunta de especies marcadoras de las provincias paleoflorísticas Paleotropical y Austral, caracterizando a una Provincia Transicional en el Cretácico Superior de América del Sur.

## **5. 2. c-Antecedentes paleoecológicos**

Estudios paleoecológicos previos para la Fm. Pozo D-129 llevados a cabo por Van Nieuwenhuise y Ormiston (1989) proponen un modelo de lago salino-alkalino para esta unidad. Investigaciones posteriores realizadas en distintos sectores de la cuenca respaldaron esta interpretación, al sugerir que esta unidad representa un lago somero, estratificado, con influencia carbonática, en un contexto climático semiárido (Hechem et al., 1987; Villar et al., 1998; Uliana et al., 1999). En concordancia con estas propuestas, Barreda et al. (2003) reportaron una asociación de palinomorfos provenientes de muestras de subsuelo de esta formación, interpretada como indicativa de un ambiente lacustre con significativo aporte terrígeno. A su vez, los estudios palinológicos realizados por Vallati (2013) en la zona de Sierra Silva aportaron información paleoambiental que sugiere un ambiente costero dentro de un sistema lacustre, desarrollado bajo condiciones climáticas cálidas y estacionalmente áridas o semiáridas (Vallati et al., 2022).

Con respecto a unidades litoestratigráficas más modernas, Genise et al. (2020) describieron una nueva icnoespecie en la Formación Castillo, asociada a fósiles de avispa y escarabajos. La evidencia geológica, junto con paleosuelos, restos vegetales e icnofósiles, indica que los insectos y angiospermas coexistían en un ambiente interior seco bajo un clima templado-cálido y semiárido a subhúmedo en el hemisferio sur durante el Albiano. Asimismo, Greppi et al. (2021) registraron leños de *Brachyoxylon* (Cheirolepidiaceae) en depósitos del Cretácico Temprano de Patagonia central, particularmente en las formaciones Matasiete y Castillo. Los estudios de paleosuelos en esta última unidad apuntan a condiciones semiáridas, lo que sugiere que dicha familia de coníferas fue un componente significativo de los bosques desarrollados en regiones localmente secas de la Patagonia.

Por su parte, Archangelsky et al. (1994) analizaron una asociación palinológica de niveles superiores del Grupo Chubut, en el Miembro Caleta Olivia de la Formación Cañadón Seco (equivalente al Miembro Inferior de la Formación Bajo Barreal). Este estudio aportó información bioestratigráfica, paleoecológica y paleoclimática de relevancia. La microflora, caracterizada por la presencia de angiospermas eudicotiledóneas, fue

atribuida al Albiano tardío–Cenomaniano e indicó ambientes de aguas dulces, someras y calmas, bajo un clima cálido-templado y húmedo. Complementariamente, Pérez Loinaze et al. (2021) analizaron el miembro superior de la misma unidad en el pozo La Frieda Oeste x-1, donde identificaron una palinoflora del Turoniano–Coniaciano, caracterizada por granos de polen triporados y sincolporados más avanzados. El conjunto palinológico indicaría condiciones climáticas similares, templadas a cálidas y húmedas.

En lo que respecta a la Formación Bajo Barreal, también se han formulado interpretaciones tafonómicas y paleoecológicas a partir del registro de dinosaurios. Martínez et al. (2004) plantearon que el ambiente de depositación experimentó eventos de sedimentación rápida, los cuales habrían favorecido el enterramiento casi instantáneo de restos óseos. La posición anatómica preservada del saurópodo *Epachthosaurus sciuttoi*, con el cuerpo en posición ventral, las patas anteriores extendidas y las posteriores flexionadas, respalda esta hipótesis, al indicar que el cadáver no fue desplazado antes de su enterramiento.

Genise et al. (2002) documentaron icnotaxones atribuibles a nidos de insectos en la Formación Laguna Palacios, incluyendo estructuras asociadas a himenópteros y cámaras pupales de coleópteros. Estas trazas resultaron claves para inferir aspectos paleoecológicos y paleoclimáticos, dada la escasez de otros fósiles en la unidad. Las características de los nidos, junto con las preferencias ecológicas de los himenópteros, permitieron interpretar un ambiente con vegetación baja, clima templado y fuerte estacionalidad, en concordancia con los datos sedimentológicos y pedogenéticos.

Adicionalmente, Genise et al. (2007) reconocieron otras tres icnoespecies de cámaras pupales de insectos, dos en la Formación Bajo Barreal y una en la Formación Laguna Palacios. Estudios detallados revelaron que la pupación ocurrió en entisoles vítricos, desarrollados sobre depósitos piroclásticos en una planicie de inundación fluvial.

Finalmente, para los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi, Vallati et al. (2020) propusieron una reconstrucción paleoambiental para los niveles depositados en un intervalo de tiempo muy próximo al límite K/Pg. Aquí, los autores concluyeron que la composición general de la palinoflora proveniente de la Formación Lago Colhué Huapi concuerda con un paleoambiente acuático de agua dulce y un clima cálido y húmedo. Estas condiciones estarían evidenciadas por la presencia de zigosporas de Zygnemataceae y la gran abundancia de megasporas de helechos acuáticos (Salviniaceae; Vallati et al., 2017).

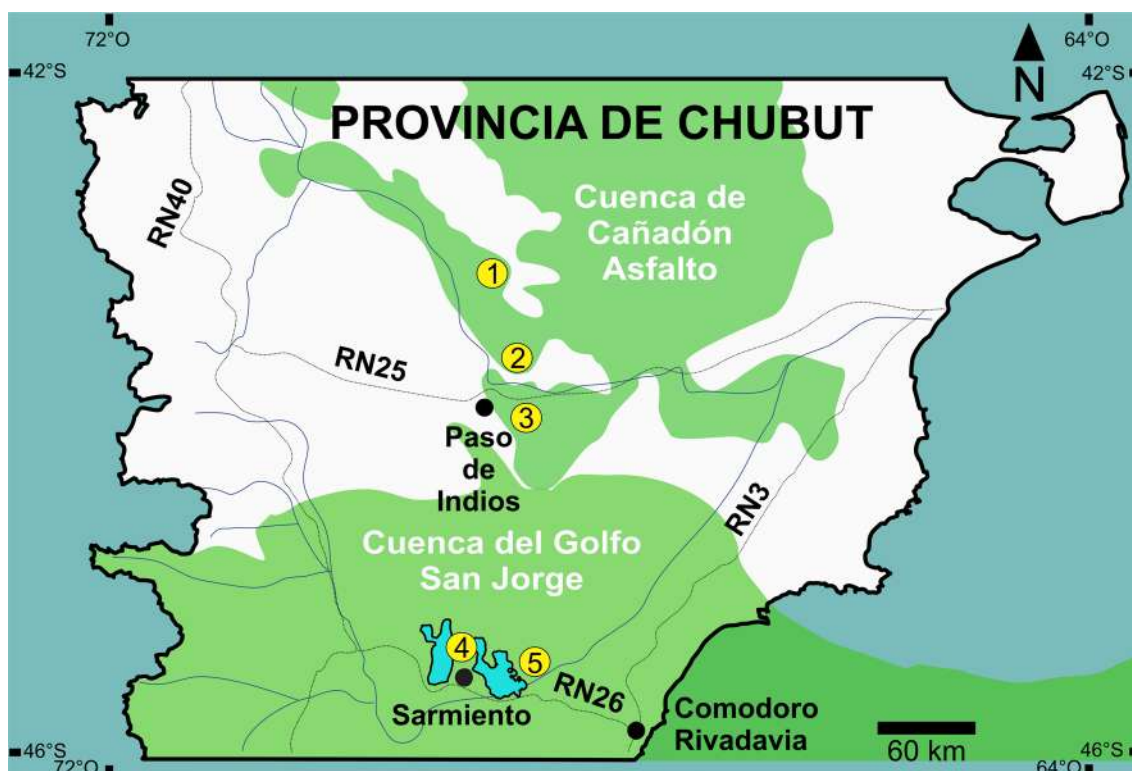
Imagen DEM (modelo digital de elevación)

# 6-ÁREAS DE ESTUDIO

Andrea De Sosa Tomas-Bioestratigrafía (carofitas) del Cretácico de Chubut

## 6-Áreas de estudio

Las unidades litoestratigráficas seleccionadas para este estudio fueron elegidas por su potencialidad para la preservación de microfósiles y por su pertenencia al Grupo Chubut, cuyo desarrollo cretácico no marino en Patagonia central ofrece un marco estratigráfico y paleoambiental propicio para el análisis bioestratigráfico. La elección se fundamentó también en la existencia de antecedentes geológicos y paleontológicos previos que permitieron orientar las campañas de muestreo hacia secciones con alta probabilidad de contener asociaciones fósiles significativas, lo que se vio confirmado por la recuperación de taxones diagnósticos, que permitieron establecer correlaciones regionales e intercontinentales. Se estudiaron muestras provenientes de dos cuencas sedimentarias de la Provincia de Chubut: CCA y CGSJ. Particularmente, los microfósiles estudiados de la CCA provienen de tres localidades: Sierra de La Manea, Cerro Castaño y Paso de Indios. En la CGSJ, los microfósiles fueron recuperados de muestras provenientes del Cerro Chenques (Sierra Silva) y de las nacientes del río Chico.

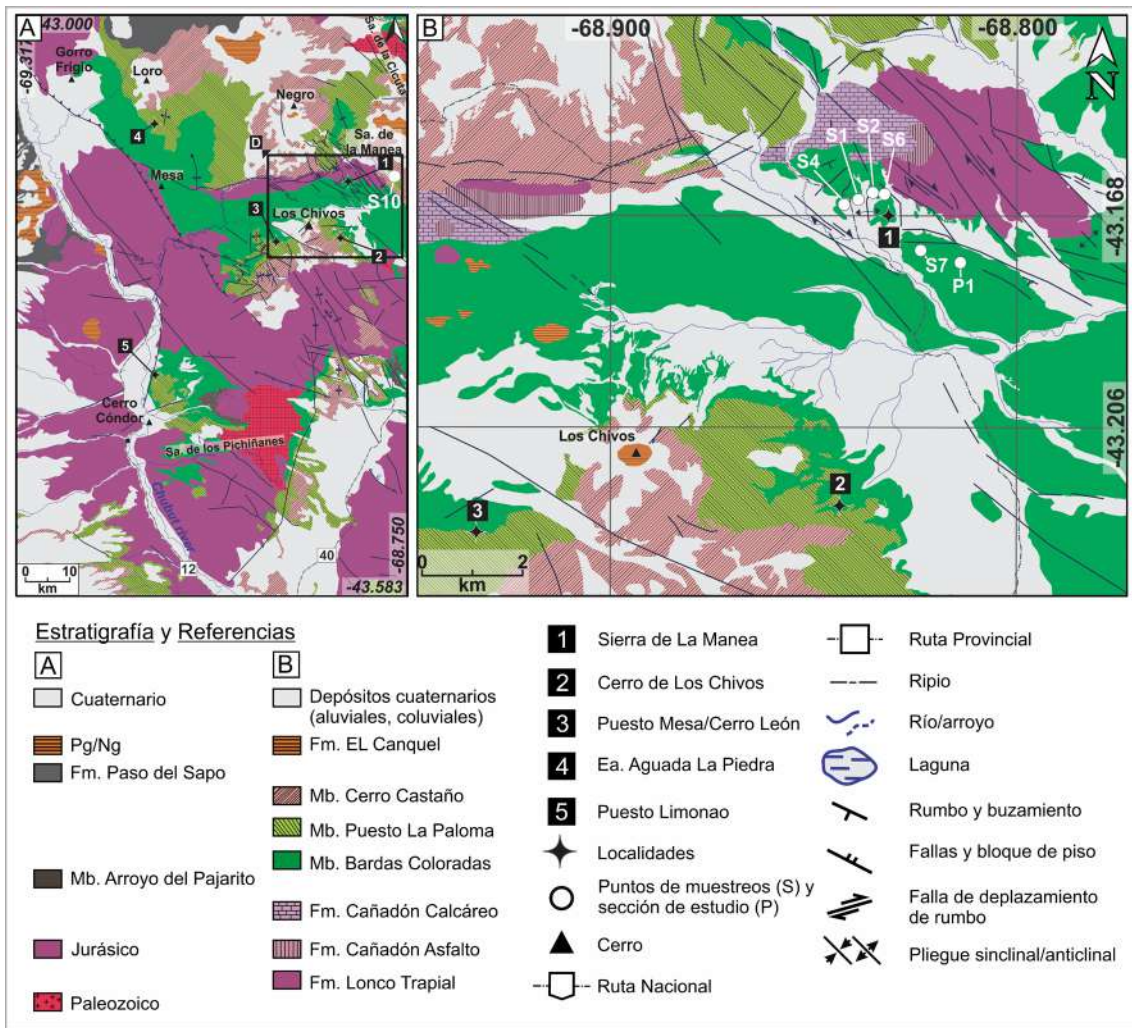


**Figura 12.** Localidades con muestras fértiles en las que se estudiaron y registraron los perfiles estratigráficos presentados en esta tesis. 1. Sierra de La Manea. 2. Cerro Castaño. 3. 15 km al este de Paso de Indios. 4. Cerro Chenques, en Sierra Silva. 5. Nacientes del río Chico.

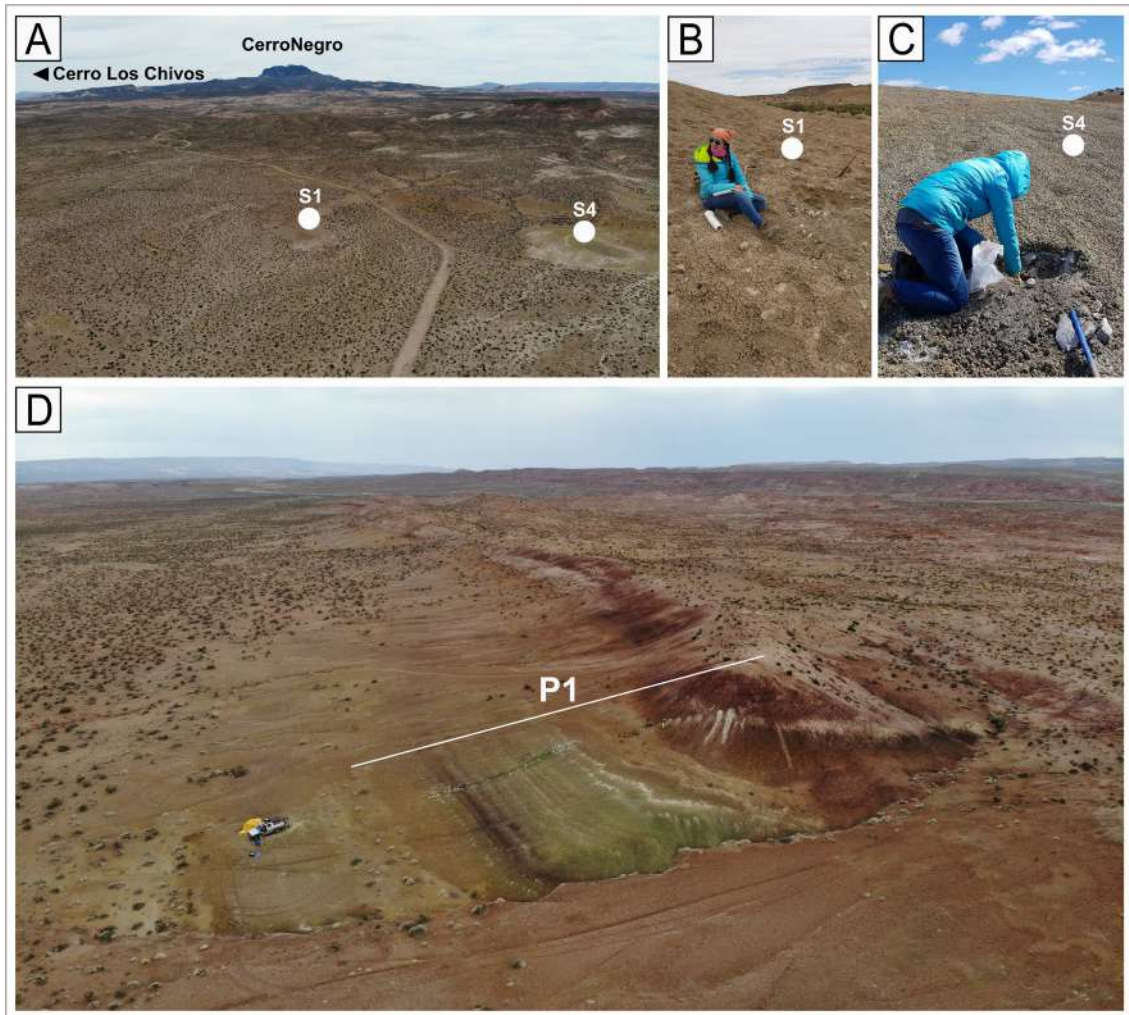
## **6. 1-Cuenca de Cañadón Asfalto**

### **6. 1. a-Sierra de La Manea: Formación Los Adobes-Miembro Bardas Coloradas**

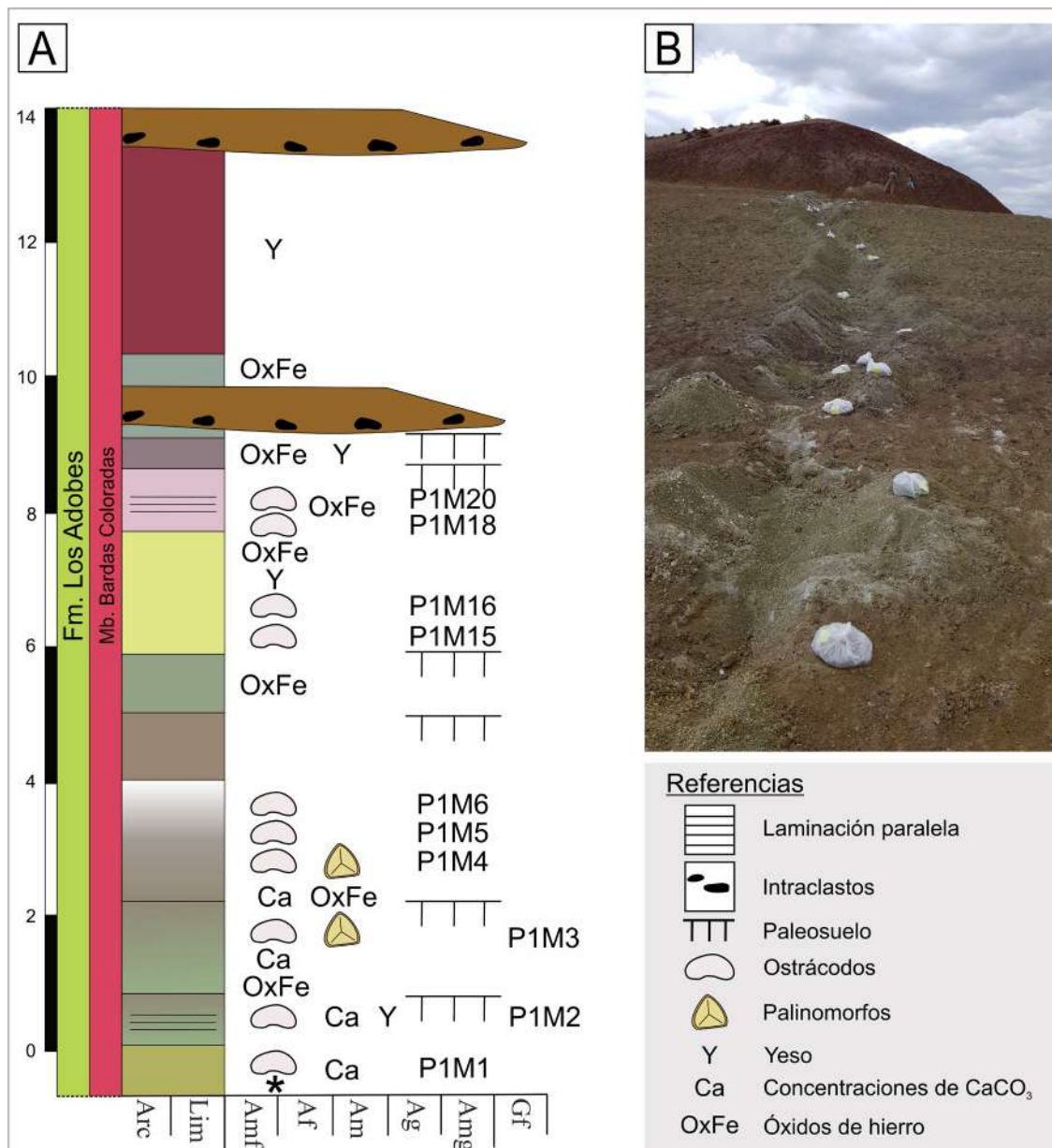
En el flanco sur de esta sierra, al norte de la provincia del Chubut, fueron recuperadas las carofitas de la Formación Los Adobes aquí presentadas. En este sector (localidad 1 en Fig. 12), las secuencias mesozoicas están plegadas y afectadas por fallas inversas y de desplazamiento de rumbo y cubiertas discordantemente por depósitos cuaternarios (Figari, 2005; Figari et al., 2015). Las rocas mesozoicas que afloran en Sierra de La Manea y sus alrededores incluyen las formaciones jurásicas Lonco Trapial, Cañadón Asfalto y Cañadón Calcáreo, la Formación Los Adobes del Cretácico Temprano y los miembros Puesto La Paloma y Cerro Castaño del Aptiano–Albiano, pertenecientes a la parte baja de la Formación Cerro Barcino (Fig. 13). En esta localidad se estudiaron depósitos asignados a la sección superior del Miembro Bardas Coloradas de la Formación Los Adobes. Muchos de los sitios que contenían las litologías apropiadas para tomar las muestras correspondían a pequeños “morros” o “lomadas” de pelitas gris-verdosas a gris-amarillentas (como se puede apreciar en la Fig. 14A–C). La mala calidad de exposición y la discontinuidad física de estos niveles imposibilitó el levantamiento de un perfil estratigráfico. Por ese motivo se diferencian los SITIOS muestreados (por ejemplo, S1, S2, S4, S6) del PERFIL estudiado (P1, 43°10'35.00"S; 68°48'50.00"O). Sin embargo, en el perfil aquí ilustrado (Fig. 15A) se indica con un asterisco el nivel equivalente a los depósitos muestreados en los otros sitios. En P1 la sección estudiada tiene ~14 m de espesor, con base no expuesta y consiste en una sucesión monótona de pelitas, sólo interrumpida por dos capas de arenisca gruesa a conglomerado que se encuentran en la parte superior, a 9 y 13 m de la base respectivamente (Fig. 15). Los intervalos areno-conglomerádicos presentan una base erosiva y tendencia granodecreciente hacia arriba. Las pelitas se encuentran formando cuerpos tabulares y generalmente macizos, que en ocasiones contienen laminaciones paralelas mal conservadas. Cambian de color de verdoso a rojizo y ambos coexisten a menudo dentro de una misma capa, generando un patrón moteado irregular. Alternadamente, estas pelitas contienen glaeubulas de hierro (III), así como concentraciones de carbonato de calcio y abundante yeso. Esta sección incluye seis niveles con paleosuelos hidromórficos (Fig. 15A).



**Figura 13.** A. Mapa geológico que muestra las distintas unidades afloradas en el NO de CCA. B. Mapa geológico de detalle de Sierra de La Manea en donde se indican los sitios muestreados (S1–S7). Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a).



**Figura 14.** Fotografías de los sitios muestreados indicados en la Fig. 13B. **A.** S1 y S4. **B.** Detalle de la litología en S1. **C.** Detalle de la litología en S4. **D.** Fotografía aérea de la sección estudiada P1. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a).



**Figura 15. A.** Sección estratigráfica levantada en el marco de esta tesis, ubicada en Sierra de La Manea, en la localidad P1 ilustrada en la Fig. 14D. Los colores representados en los intervalos del perfil con igual tamaño de grano corresponden a la coloración observada en campo. El \* indica en el perfil el nivel equivalente de donde provienen las carofitas de los sitios (S1, S2, S4 y S6). **B.** Fotografía de detalle del afloramiento estudiado. Abreviaturas: Arc: arcilla; Lim: limo; Amf: arena muy fina; Af: arena fina; Am: arena media; Ag: arena gruesa; Amg: arena muy gruesa; Gf: grava fina. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a).

## **6. 1. b-Cerro Castaño y Paso de Indios: Formación Cerro Barcino-Miembro Puesto La Paloma y Miembro Cerro Castaño**

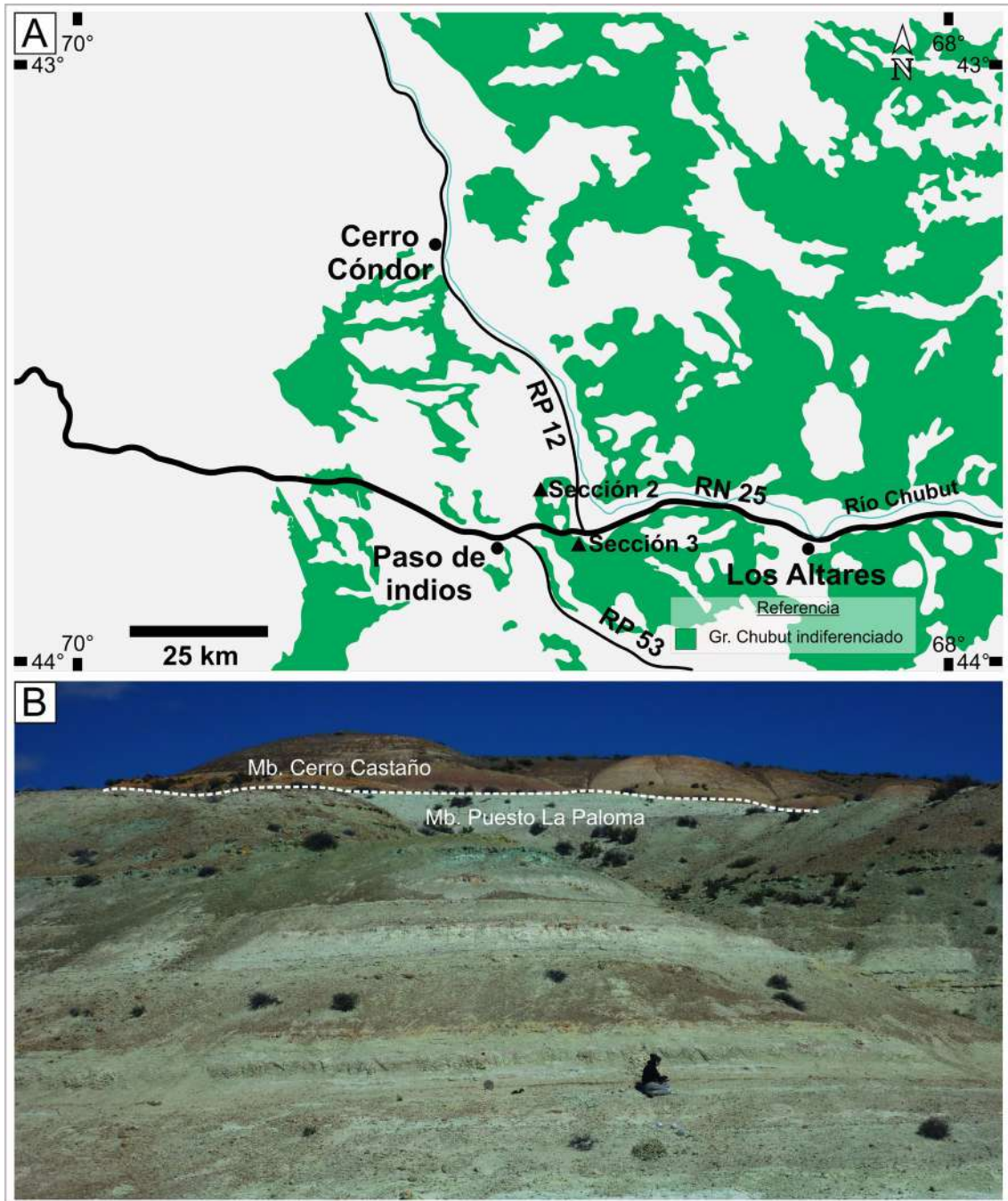
En las localidades 2 y 3 de la Fig. 12 afloran los niveles basales de la Formación Cerro Barcino. En la zona de Paso de Indios (43°51'13.28"S; 68°54'49.75"O), el Miembro Puesto La Paloma está compuesto predominantemente por areniscas tobáceas verdes, de grano medio a fino, masivas e intercaladas con niveles de limolitas tobáceas.

El perfil estudiado en la localidad Paso de Indios Sección 3 (Figs. 16A y 17A) exhibe una sucesión de aproximadamente 25 metros de espesor, caracterizada por un arreglo granocreciente hacia el techo. La sección inferior está constituida mayormente por pelitas tobáceas (Fig. 17B), que se tornan progresivamente más arenosas hacia la parte superior, indicando el inicio de los depósitos correspondientes al Miembro Cerro Castaño. Esta sección también incluye varios niveles con paleosuelos hidromórficos (Fig. 17C). El perfil culmina con un depósito de aproximadamente 1,50 metros de espesor, compuesta por conglomerados polimícticos, macizos y pobremente seleccionados, interpretados como parte de los “Rodados Patagónicos”.

Asimismo, en el perfil correspondiente a la localidad Paso de Indios Sección 2 (Figs. 16A y 17A), ubicado en el cerro Castaño (43°45'24.30"S; 68°56'16.44"O), aflora el miembro homónimo, representado por depósitos de gran potencia y notable desarrollo lateral, compuestos por areniscas rojizas de grano fino a medio, con intercalaciones de material tobáceo y de niveles pelíticos (Figs. 17A y 18). Cabe señalar que en esta localidad no se levantó la columna estratigráfica completa, sino únicamente una sección parcial, seleccionada por su potencial para contener niveles portadores de carofitas, en un contexto de prospección preliminar.

La abundancia de material piroclástico en la Formación Cerro Barcino se interpreta como resultado del intenso volcanismo andino del Cretácico, reflejado tanto en depósitos sineruptivos de caída de ceniza como en sedimentos reelaborados por ríos permanentes a partir de acumulaciones previas de ceniza (Manassero et al., 2000). Estos autores propusieron una probable fuente volcánica ubicada a unos 400 km al oeste de la localidad de Paso de Indios.

De estas unidades, principalmente en los depósitos de grano fino, se recuperaron gran parte de los ejemplares aquí estudiados de carofitas, ostrácodos y megasporas de licofitas previamente informados por Musacchio (1972a); Musacchio y Chebli (1975) y Gamero (1977) para el Miembro Puesto La Paloma.



**Figura 16.** A. Mapa geológico que muestra los afloramientos del Grupo Chubut en el centro-oeste de la CCA. B. Fotografía de detalle del afloramiento estudiado, notar las areniscas tobáceas verdes del Miembro Puesto La Paloma y en tonos rojizos el Miembro Cerro Castaño en proximidades a la localidad de Paso de Indios. Los triángulos 2 y 3 indican las secciones de muestreo señaladas en las figuras 16B, 17 y 18. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017a).

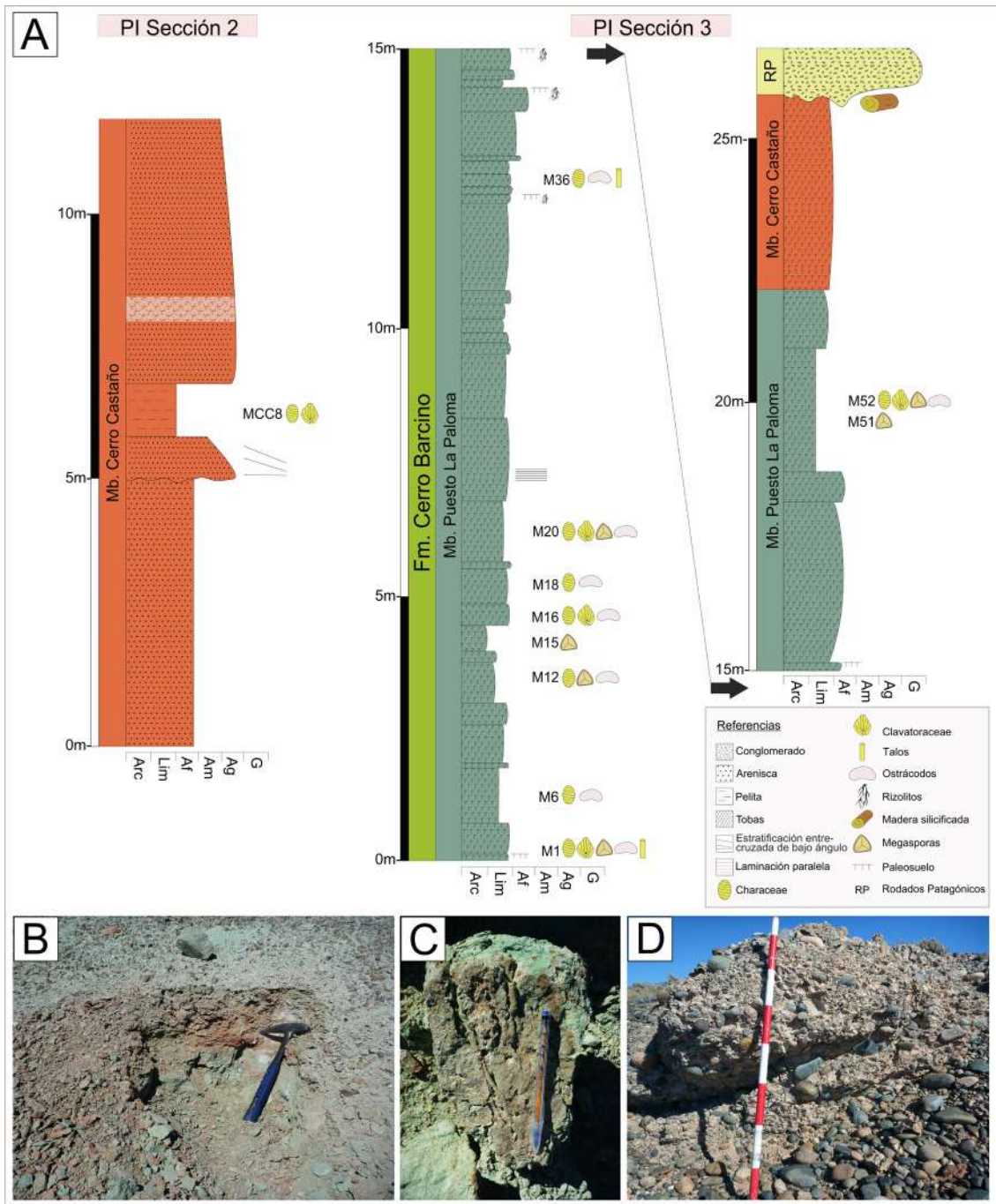


Figura 17. Continúa en página siguiente.

**Figura 17.** **A.** Secciones estratigráficas relevadas en el marco de esta tesis, ubicadas en las proximidades de Paso de Indios (indicadas en la Fig. 16A). **B.** Litología muestreada en Paso de Indios Sección 3 (PI Sección 3), correspondiente al Miembro Puesto La Paloma de la Formación Cerro Barcino. **C.** Rizolitos observados en dicho perfil. **D.** Depósitos conglomerádicos que suprayacen a las areniscas del Miembro Cerro Castaño; corresponderían a unidades más modernas, como los “Rodados Patagónicos”. Abreviaturas: Arc: arcilla; Lim: limo; Af: arena fina; Am: arena media; Ag: arena gruesa; G: grava. Escalas: piqueta: 30 cm; lapicera: 15 cm; cada franja del báculo: 10 cm. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017a).

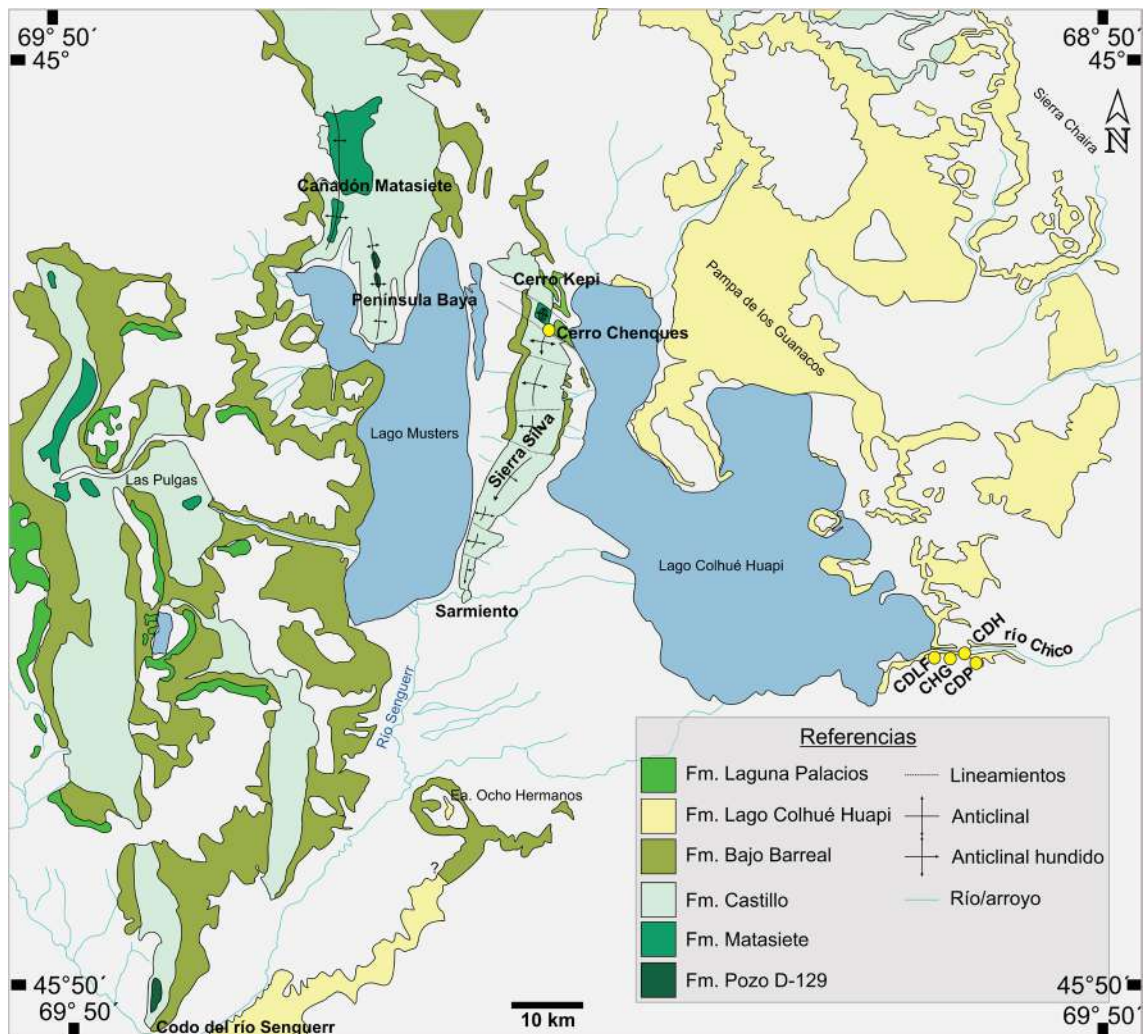


**Figura 18.** **A.** Vista general del cerro Castaño, ubicado a 15 km al norte de Paso de Indios (localidad 2 en la Fig. 16 y PI Sección 2 en la Fig. 17A). **B.** Afloramiento de depósitos canalizados correspondientes al Miembro Cerro Castaño. **C.** Detalle de niveles limolíticos incluidos dentro de esta unidad. La persona que sirve de escala en B y C mide 1,70 m.

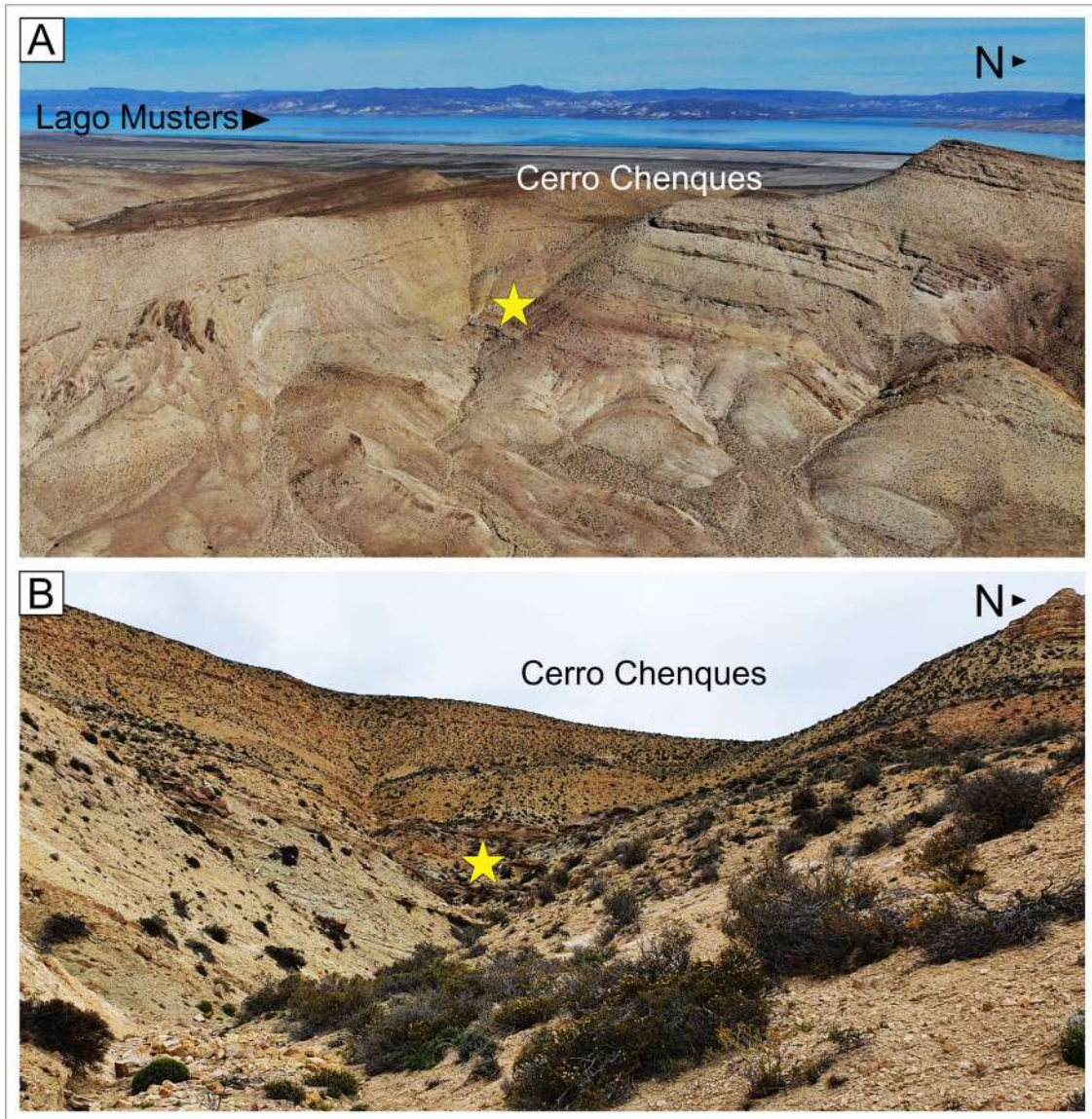
## **6. 2-Cuenca del Golfo San Jorge**

### **6. 2. a-Sierra Silva (Cerro Chenques): Formación Pozo D-129**

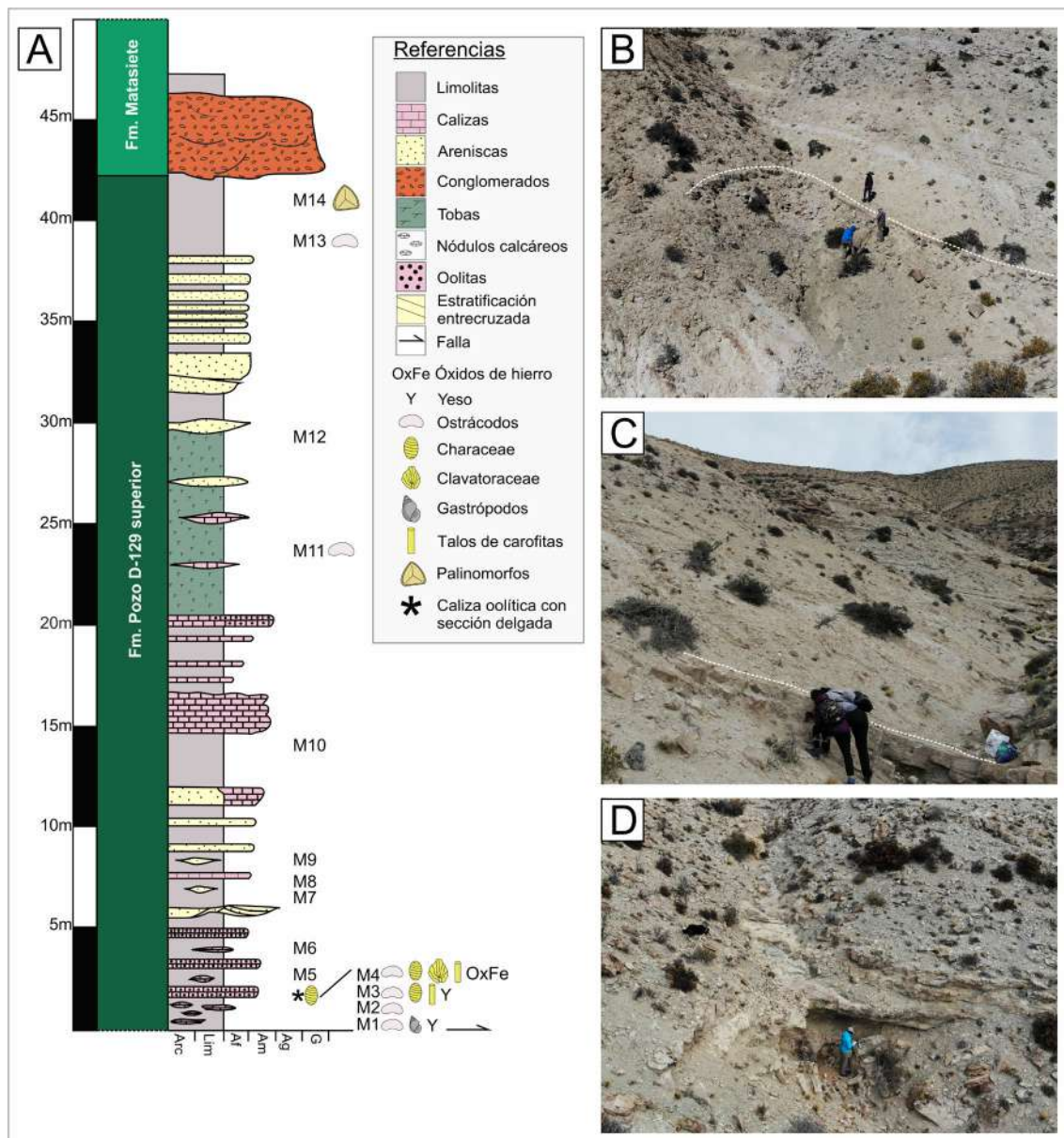
En esta localidad (4 en Fig. 12) aflora la sección superior de la Formación Pozo D-129 (Fig. 19). El perfil estudiado ( $45^{\circ}17'37.90''S$ ;  $69^{\circ} 1'8.55''O$ , Fig. 20) tiene aproximadamente 40 m de espesor (Fig. 21A). La base de la sección está limitada por una falla, es granocreciente hacia el techo del perfil y comienza con capas de limolitas de color gris verdoso a verde azulado que se encuentran generalmente masivas y tabulares. En ocasiones presentan laminaciones paralelas mal conservadas y abundantes concentraciones de yeso y óxidos de hierro, probablemente de origen secundario. Los niveles inferiores del perfil son los que aportaron las carofitas aquí estudiadas. Por encima de los depósitos que incluyen las carofitas se reconoció un nivel de calizas oolíticas (Fig. 21B–C), esto se repite a lo largo del perfil donde se observó la alternancia de niveles carbonáticos y pelíticos (Fig. 21D). Hacia arriba, la unidad muestra niveles arenosos cada vez más abundantes, con mayor participación piroclástica y que culmina con los canales conglomerádicos de la Formación Matasiete (Fig. 21A).



**Figura 19.** Mapa geológico de las unidades cretácicas aflorantes en el ámbito de la Sierra de San Bernardo (modificado de Sciutto et al., 2000; Casal et al., 2015; Pezzuchi, 2018; Allard et al., 2020). Abreviaturas: CDLF. Cerro de Los Fragmentos. CHG. Cerro hoja Grande. CDH. Cerro del Hadro. CDP. Corral de Piedra. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2023).



**Figura 20.** A. Fotografía aérea de la zona de estudio en Cerro Chenques, Sierra Silva. Con la estrella se indica el sitio donde se realizó el muestreo. B. Fotografía de detalle del afloramiento. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2023).



**Figura 21.** A. Perfil sedimentológico estudiado en el marco de esta tesis, se indica la posición estratigráfica de los que provienen las muestras estudiadas en Cerro Chenques (modificado de Hechem et al., 1987). **B–D.** Fotos de afloramiento. **B.** Fotografía cenital, en línea punteada se indica el primer banco de caliza oolítica representado en A mediante asterisco. Este nivel cuenta con cortes delgados analizados en la sección 7-4-c. **C.** Fotografía de detalle del banco ilustrado en B, por debajo de este nivel calcáreo se tomaron las muestras M1 a M4. **D.** Detalle de uno de los niveles muestreados con sedimentos de grano fino (M10). Abreviaturas: Arc: arcilla; Lim: limo; Af: arena fina; Am: arena media; Ag: arena gruesa; G: grava. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2023). La persona usada de escala en B, C y D mide 170 cm.

## **6. 2. b-Nacientes del río Chico: Formación Lago Colhué Huapi**

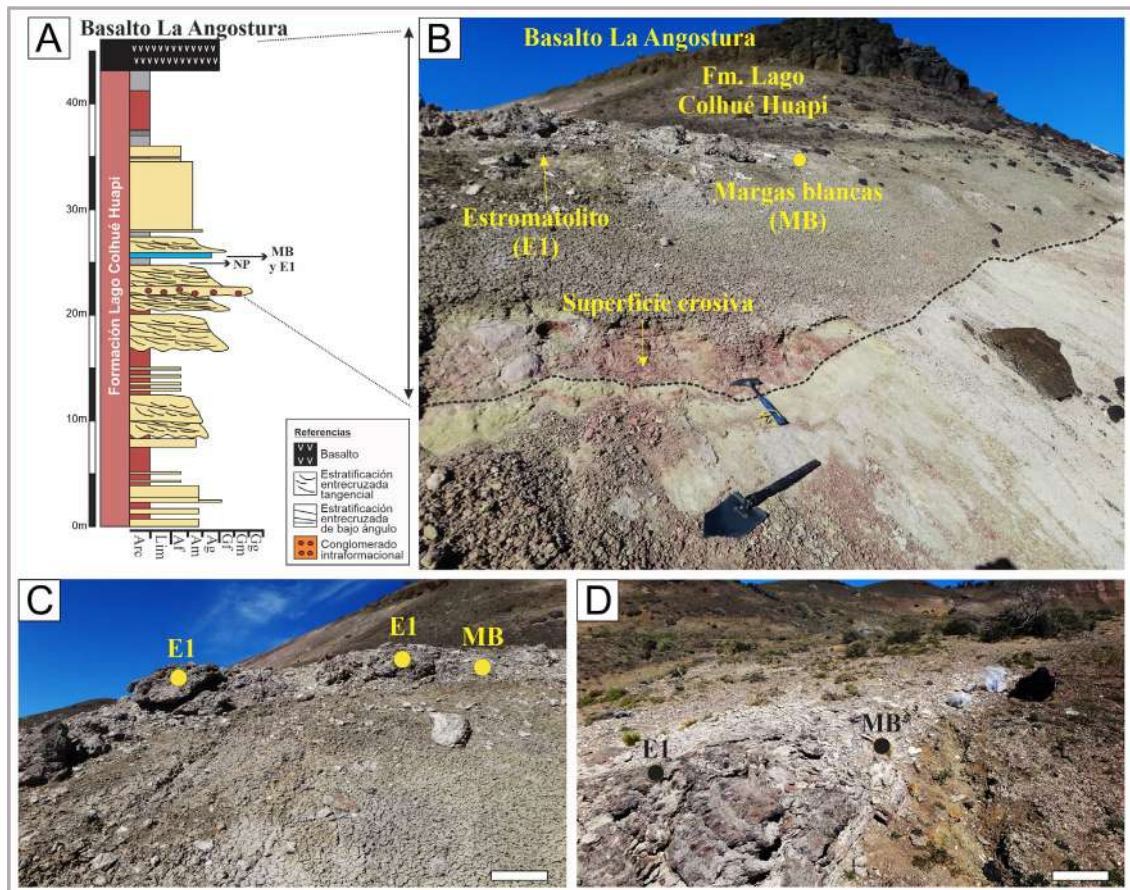
Por último, en esta zona (localidad 5 en Fig. 12, Fig. 19) se estudiaron y se muestrearon varias localidades en la búsqueda de carofitas. La unidad aquí aflorante corresponde a la sección superior de la Formación Lago Colhué Huapi. Esta formación resultó estéril en microfósiles calcáreos, pero brindó un abundante registro paleobotánico que comprende mesofósiles, megafósiles y palinofloras recuperados de cuatro secciones: Cerro del Hadro (Fig. 22), Cerro de los Fragmentos (Fig. 23), Corral de Piedra y Cerro Hoja Grande (Fig. 24).

### **6. 2. b. 1-Cerro del Hadro**

El afloramiento conocido informalmente como Cerro del Hadro (Fig. 22) está bien expuesto en la margen sur del río Chico. La secuencia tiene 150 m de espesor (Fig. 22A) y presenta la típica alternancia litológica que caracteriza a la Formación Lago Colhué Huapi, representada por fangolitas rojas y areniscas amarillentas.

El perfil incluye una superficie de erosión cóncava, interpretada como una disconformidad local dentro de la Formación Lago Colhué Huapi, ubicada en la parte superior de la sección (Fig. 22B). El intervalo estratigráfico suprayacente a esta discordancia alcanza un espesor superior a los 20 m.

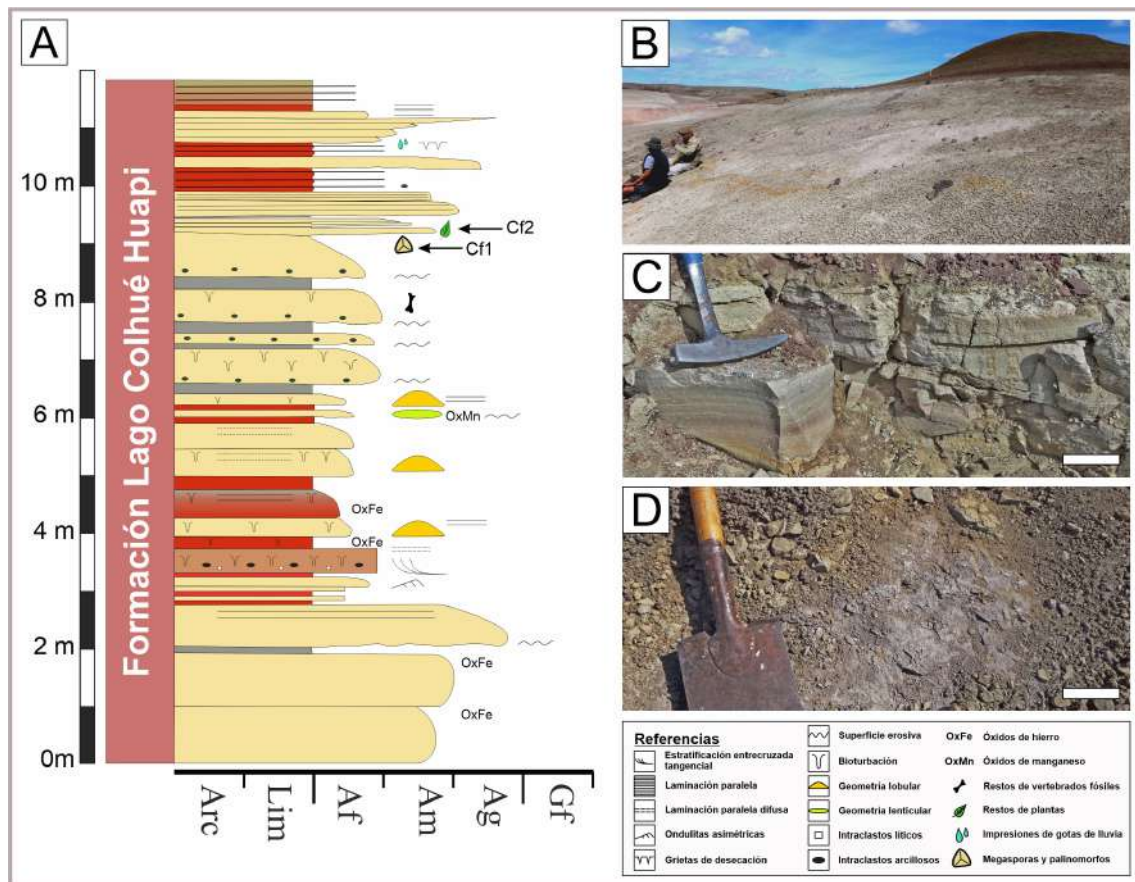
La sección comienza con un conglomerado intraformacional grueso, seguido de areniscas de color ocre de grano grueso a medio. Finalmente, está recubierto por un nivel pelítico oscuro y laminado, con abundantes palinomorfos (Vallati et al., 2016). Inmediatamente por encima de estas capas pelíticas se encuentra un nivel de margas de hasta 0,20 m de espesor que está relacionado lateralmente con una estructura estromatolítica denominada E1 (Fig. 22C y D). La secuencia continúa con areniscas amarillentas y pelitas de color verde grisáceo y ocre, seguidas por las arcilitas rojizas, características de esta unidad. Un flujo de basalto (Basalto La Angostura, Maastrichtiano tardío) está presente sobre la secuencia sedimentaria en Cerro del Hadro (Fig. 22A).



**Figura 22.** A. Perfil sedimentológico estudiado en el marco de esta tesis en el Cerro del Hado (modificado de Vallati et al., 2020) que muestra el nivel de margas blancas (MB) con el estromatolito asociado E1 y el nivel pelítico (PB). B. Vista panorámica del afloramiento, donde se observa una discordancia local en los depósitos maastrichtianos de la Formación Lago Colhué Huapi. C. Imagen ampliada del estromatolito E1. D. Detalle del estromatolito laminado E1 y el nivel de margas blancas asociado. Abreviaturas: Arc: arcilla; Lim: limo; Af: arena fina; Am: arena media; Ag: arena gruesa; Gf: grava fina; Gm: grava media; Gg: grava gruesa. Los colores en la sección estratigráfica no representan totalmente los colores de campo de las rocas. Escalas: barras, 30 cm; piqueta, 30 cm; pala, 60 cm.

## 6. 2. b. 2-Cerro de los Fragmentos

La sección estudiada, informalmente denominada Cerro de los Fragmentos (Fig. 23), corresponde a un afloramiento reducido (15 m de espesor), con una tendencia grano decreciente hacia el techo. Incluye principalmente areniscas de grano medio a fino que están intercaladas con pelitas rojizas que caracterizan la Formación Lago Colhué Huapi.



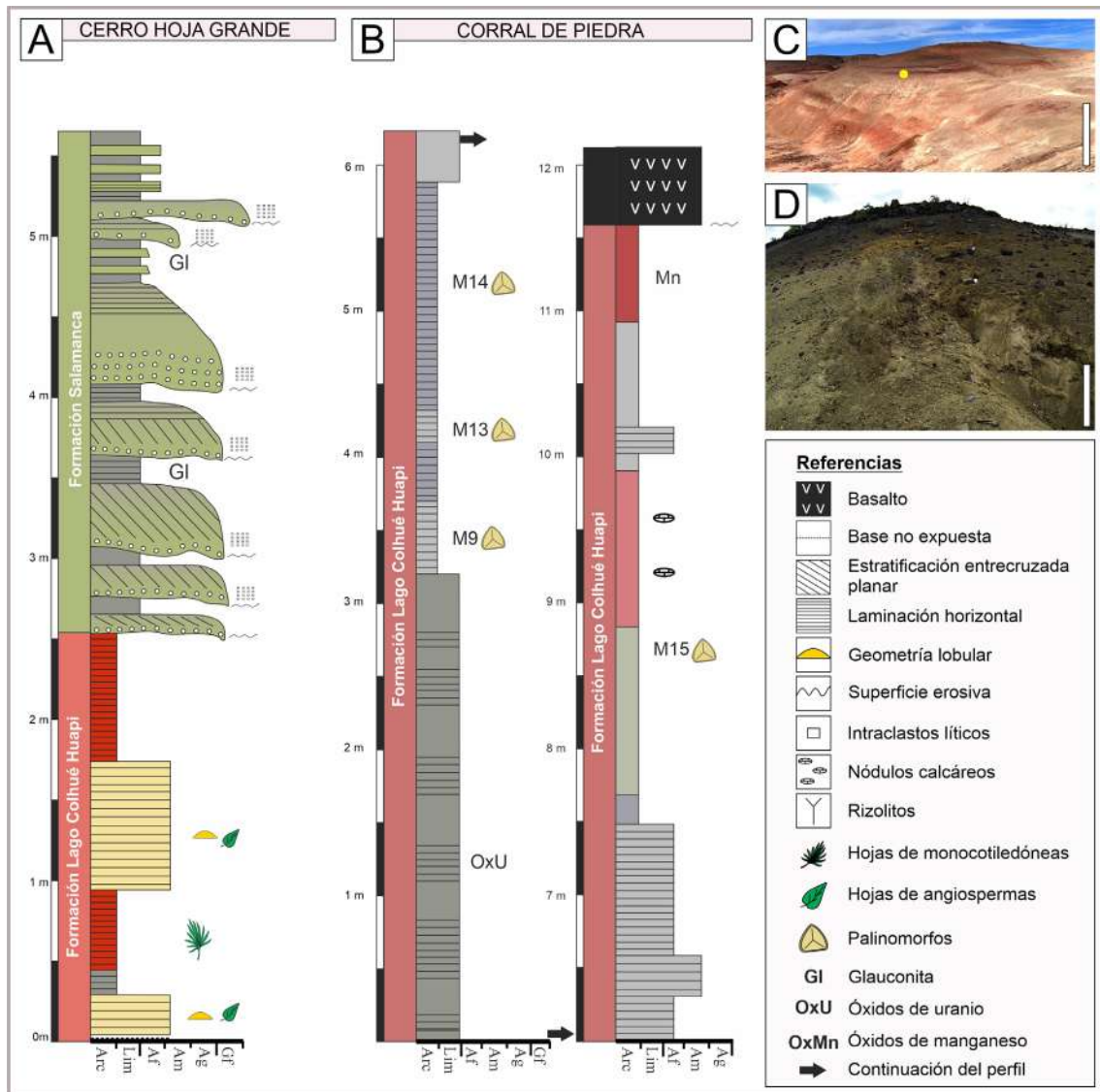
**Figura 23.** A. Perfil sedimentológico (modificado de Vallati et al., 2017) estudiado de la Formación Lago Colhué Huapi expuesta en el Cerro de los Fragmentos. Se indican con flechas los niveles fértiles CF1 y CF2. B. Vista panorámica del tramo estudiado en el Cerro de los Fragmentos. C. Fotografía de detalles del nivel fértil CF2. D. Fotografía de detalles del nivel fértil CF1. Abreviaturas: Arc: arcilla; Lim: limo; Af: arena fina; Am: arena media; Ag: arena gruesa; Gf: grava fina. Escalas: barras, 10 cm; piqueta, 30 cm; pala, 60 cm.

Los depósitos de canales de alta sinuosidad reconocidos en el Cerro de los Fragmentos están relacionados lateralmente con facies de planicie de inundación proximal. Estos últimos están representados por cuerpos arenosos a arenosos-limosos de geometría tabular o planoconvexos, así como lentes delgados relacionados con desbordes fluviales. Además, las fangolitas rojas representan los depósitos de planicies de inundación distales, con presencia ocasional de cuerpos lagunares (Casal et al., 2015).

### **6. 2. b. 3-Cerro Hoja Grande y Corral de Piedra**

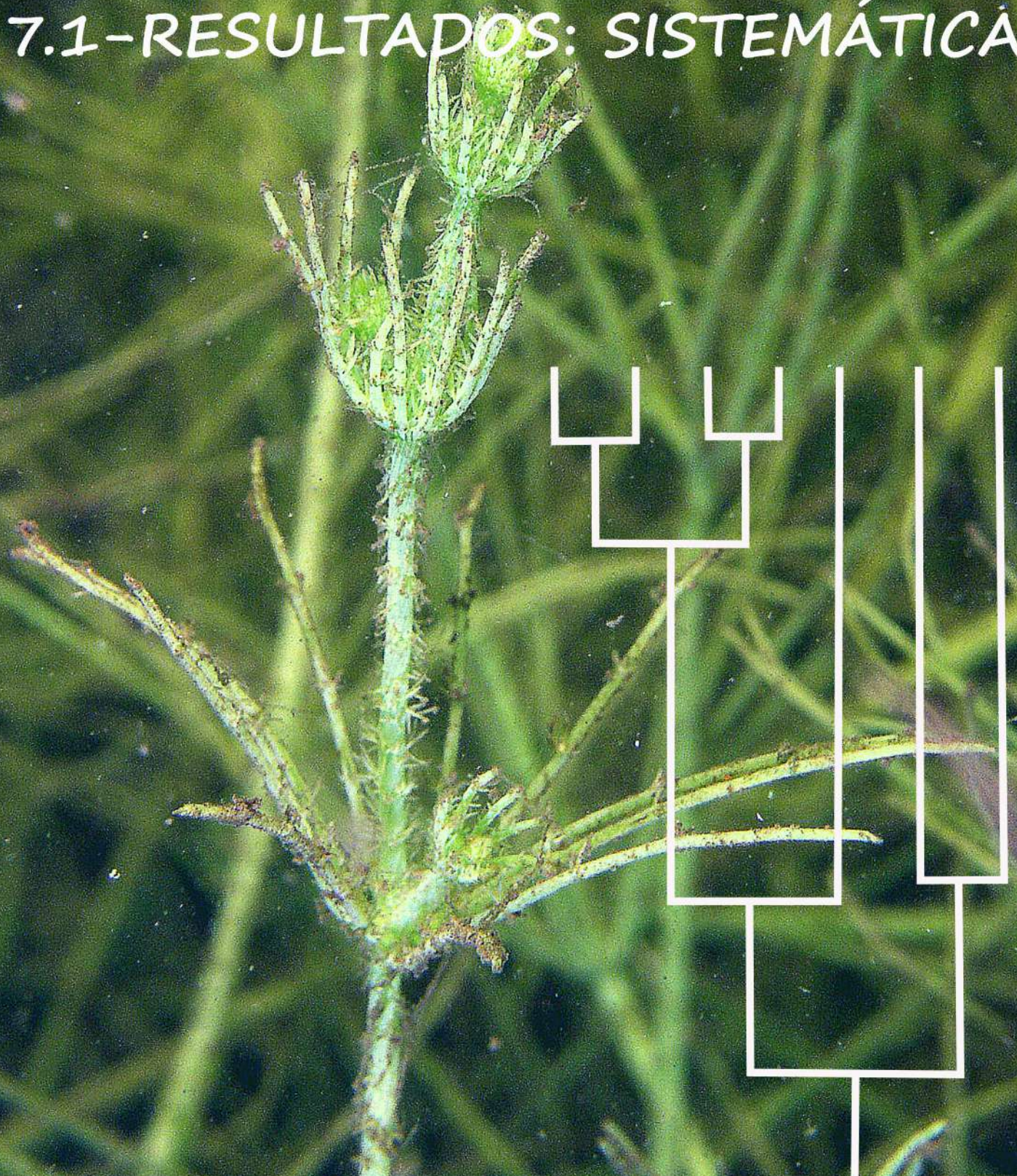
Los niveles estudiados en Cerro Hoja Grande (Fig. 24A) consisten en depósitos pelíticos dominados por arcillitas rojizas, de geometría tabular, de 50 cm de espesor y con una continuidad lateral de decenas de metros (Fig. 24D). Estos depósitos reflejan el predominio de episodios de decantación, y se interpretan como pertenecientes a una planicie de inundación distal en condiciones oxidantes (cf. Retallack, 1988; Miall, 1996). Por encima y separados mediante una superficie erosiva, se encuentran los depósitos de la Formación Salamanca, que incluyen areniscas finas a medianas de color gris verdoso, con algunas intercalaciones más arcillosas. La marcada diferencia de color permite diferenciar muy bien a estos depósitos de los infrayacentes correspondientes a la Formación Lago Colhué Huapi.

Los depósitos sedimentarios que afloran parcialmente en Corral de Piedra (Fig. 24B) incluyen alternancia de arcillitas, limolitas y areniscas. Los depósitos de pelitas que incluyen los palinomorfos son macizos o con laminación horizontal, de 0,2 a 3,2 m de espesor. Estas características sugieren que se formaron por la decantación de partículas suspendidas en un cuerpo de agua estancada. Las areniscas son de grano medio a fino, de color grisáceo y con laminación difusa. Esta capa de arenisca tiene una base y techo plano, y un espesor de 0,18 a 0,9 m lo que se interpreta como un depósito de tracción en condiciones de régimen de bajo flujo. Coronando este perfil se encuentra un flujo basáltico (Fig. 24C).



**Figura 24.** A–B. Perfiles estratigráficos de la Formación Lago Colhué Huapi (modificados de Vallati et al., 2020) estudiados en las secciones de “Corral de Piedra” y “Cerro Hoja Grande”. C. Fotografía de afloramiento de la sección Cerro Hoja Grande, con el punto amarillo se indica el nivel portador de las hojas de angiospermas monocotiledóneas, tipo “*Nypa*”. D. Fotografía de afloramiento del Cerro Corral de Piedra. Abreviaturas: Arc: arcilla; Lim: limo; Af: arena fina; Am: arena media; Ag: arena gruesa; Gf: grava fina. Escalas: C, 50 cm; B, 5 m.

# 7.1-RESULTADOS: SISTEMÁTICA



## 7-Resultados

### 7. 1-Sistemática de carofitas

En este apartado se presenta el registro taxonómico completo de las asociaciones de carofitas identificadas en las cuencas estudiadas. En el marco de esta tesis se analizaron cuatro unidades litoestratigráficas fértiles en carofitas, correspondientes al Grupo Chubut en las cuencas de Cañadón Asfalto y del Golfo San Jorge (Tabla 2), las cuales aportaron un total de 16 muestras con restos de carofitas (Tabla 3). Estas unidades comprenden el Miembro Bardas Coloradas (Formación Los Adobes), el Miembro Puesto La Paloma (Formación Cerro Barcino), el Miembro Cerro Castaño (Formación Cerro Barcino) y la Formación Pozo D-129. Las asociaciones de carofitas descriptas aquí están compuestas por especies de fructificaciones representativas de las familias Clavatoraceae y Characeae, además de numerosos restos vegetativos.

CAROFITAS RECUPERADAS		CUENCAS ESTUDIADAS/FORMACIONES/LOCALIDADES			
		CCA			CGSJ
Especies	Familia	FLA-Mb. BC SLM	FCB. Mb. PLP PI	FCB. Mb. CC PI	FPD-129 SS
<b>Fructificaciones</b>					
<i>Mesochara symmetrica</i>	Characeae		■	■	
aff. <i>Mesochara harrisii</i>	Characeae	■			
<i>Mesochara maruchoensis</i>	Characeae	■			
<i>Mesochara stipitata</i>	Characeae	■			■
<i>Mesochara adobensis</i>	Characeae	■			
<i>Lamprothamnium? barcinensis</i>	Characeae		■		■
<i>Sphaerochara verticillata</i>	Characeae		■		
<i>Clavator harrisii</i> var. <i>harrisii</i>	Clavatoraceae		■	■	■
<i>Clavator harrisii</i> var. <i>zavialensis</i>	Clavatoraceae			■	■
<b>Restos vegetativos</b>					
<i>Clavatoraxis</i> sp.	Clavatoraceae		■		
Talos acortcados indet.		■			
Talos cortcados indet.					■
N° de especímenes estudiados		■	■	■	■
		0 -10	11-50	51-100	101-200
				■	■
					>200

**Tabla 2.** Número total de especímenes de carofitas recuperados en las distintas unidades litoestratigráficas estudiadas. Abreviaturas: FLA-Mb. BC SLM. Formación Los Adobes, Miembro Bardas Coloradas en Sierra de La Manea. FCB-Mb. PLP PI. Formación Cerro Barcino, Miembro Puesto La Paloma en Paso de Indios. FCB-Mb. CC PI. Formación Cerro Barcino, Miembro Cerro Castaño en Paso de Indios. FPD-129 SS. Formación Pozo D-129 en Sierra Silva. La cantidad de muestra analizada en cada unidad se indica en la Tabla 3.

CAROFITAS RECUPERADAS		CUENCAS ESTUDIADAS/LOCALIDADES															
		CCA														CGSJ	
		SLMS1	SLMS2	SLMS4			SLMS6	PIS2	PIS3						SS		
Especies	Muestras	M3	M2	M2	M3	M4	M1	MCC8	M1	M6	M12	M16	M20	M36	M52	M3	M4
<i>Mesochara symmetrica</i>								●	●		●		●	●	●		
aff. <i>Mesochara harrisii</i>		●	●	●	●	●	●										
<i>Mesochara maruchoensis</i>		●	●	●	●	●	●										
<i>Mesochara stipitata</i>		●		●	●	●	●									●	
<i>Mesochara adobensis</i>				●	●	●	●										
<i>Lamprothamnium? barcinensis</i>									●	●			●	●	●	●	●
<i>Sphaerochara verticillata</i>									●	●			●	●	●		
<i>Clavator harrisii</i> var. <i>harrisii</i>								●	●	●		●	●	●	●		●
<i>Clavator harrisii</i> var. <i>zavialensis</i>								●									●
<b>Restos vegetativos</b>																	
<i>Clavatoraxis</i> sp.									●					●			
Talos acortados indet.				●	●		●										
Talos corticados indet.																●	●
Número de especímenes por 3 kg de muestra		● 0 -10   ● 11-50   ● 51-100   ● >100															

**Tabla 3.** Abundancia relativa de las especies de carofitas en las muestras estudiadas. Abreviaturas: SLMS1: Sierra de La Manea, Sección 1 según Fig. 13B. SLMS2: Sierra de La Manea, Sección 2 según Fig. 13B. SLMS4: Sierra de La Manea, Sección 4 según Fig. 13B. SLMS6: Sierra de La Manea, Sección 6 según Fig. 13B. PIS2: Paso de Indios, Sección 2 según Figs. 16A. PIS3: Paso de Indios, Sección 3 según Figs. 16A. SS: Sierra Silva según Fig.19.

A modo de síntesis, la microflora del Miembro Bardas Coloradas incluye cuatro especies del género de carácea *Mesochara*: *M. aff. harrisii*, *M. maruchoensis*, *M. stipitata* y *M. adobensis*. El Miembro Puesto La Paloma presenta asociaciones más diversas, con presencia de *Mesochara symmetrica*, *Sphaerochara verticillata*, *Lamprothamnium? barcinensis* y la clavatorácea *Clavator harrisii* var. *harrisii*. El Miembro Cerro Castaño aportó una menor cantidad de ejemplares en comparación con el miembro anteriormente mencionado. Esta asociación incluye *M. symmetrica* y dos variedades de *Clavator harrisii*: *C. harrisii* var. *harrisii* y *C. harrisii* var. *zavialensis*. Por último, la Formación Pozo D-129 brindó abundantes ejemplares de *Mesochara stipitata* y escasos especímenes de *C. harrisii* var. *harrisii* y *C. harrisii* var. *zavialensis*.

A continuación, se describen las especies identificadas en las unidades litoestratigráficas estudiadas. Para este apartado se adoptó el sistema de clasificación propuesto por Feist et al. (2005) y por Martín-Closas (2000), siendo este último especialmente utilizado para la agrupación de las especies del género *Mesochara* en grupos y subgrupos morfológicos.

División: Charophyta Migula, 1897

Clase: Charophyceae Smith, 1938 emend. Schudack, 1993

Orden: Charales Lindley, 1836

Familia: Characeae Richard ex Agardh, 1824 emend. Martín-Closas et Schudack, 1991

Subfamilia Charoidae Braun en Migula, 1897

Género *Mesochara* Grambast, 1962

*Mesochara* gr. *stantonii* subgr. *stantonii sensu* Martín-Closas, 2000

***Mesochara symmetrica*** (Peck) Grambast, 1962

(Fig. 25A–D)

1957 *Praechara symmetrica* Peck, p. 39, pl. 7, Figs. 13–16.

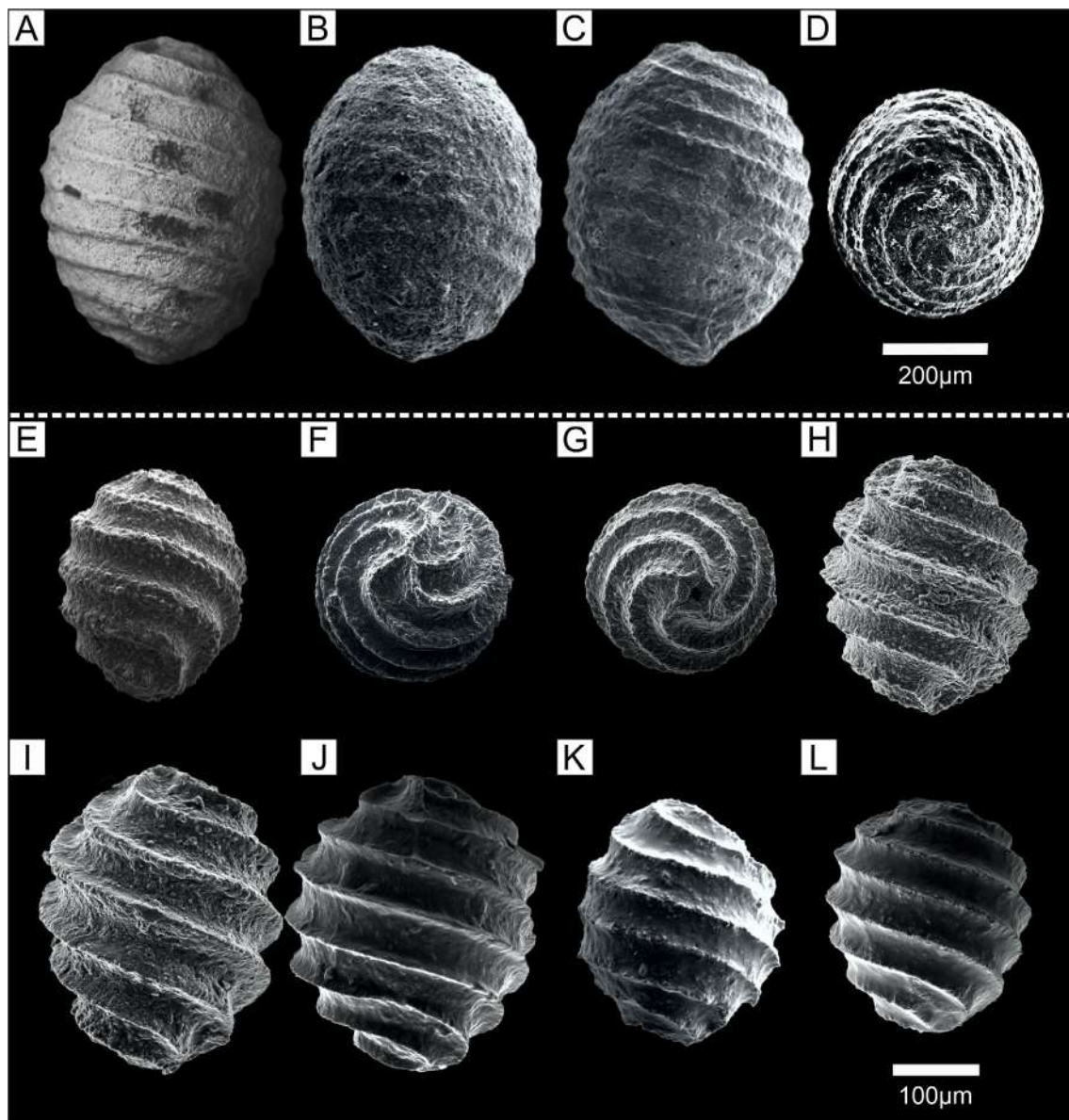
1962 *Mesochara symmetrica* (Peck, 1957) Grambast, p. 78–79.

**Material.** Decenas de girogonites en las muestras M1, M12, M20, M36 y M52 del Miembro Puesto La Paloma, Formación Cerro Barcino en Paso de Indios (Sección 3 en Figs. 16A y 17A, Tablas 2 y 3) y dos especímenes del Miembro Cerro Castaño, Formación Cerro Barcino en el cerro homónimo (MCC8 en la Sección 2, Figs. 16A y 17A, Tablas 2 y 3).

**Descripción.** Los girogonites son generalmente de tamaño pequeño a mediano, de 400 a 470  $\mu\text{m}$  de alto (media de 450  $\mu\text{m}$ ), de 270 a 410  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 340  $\mu\text{m}$ ), con una forma subprolada a prolada y un índice de isopolaridad de 115–148 (media de 129). Presentan un ápice redondeado o ligeramente puntiagudo (Fig. 25A–C), sin modificaciones periapicales (Fig. 25D). Las células espirales no presentan ornamentación y muestran un grado variable de calcificación. Son predominantemente cóncavas, con un ancho de entre 50 y 75  $\mu\text{m}$  y exhiben de 9 a 10 circunvoluciones visibles en vista lateral. No se observó la placa basal en los ejemplares analizados, aunque se sabe que en el género *Mesochara* es unicelular.

**Observaciones.** La ocurrencia de un girogonite similar a *Mesochara symmetrica* (Peck) Grambast fue mencionada por Musacchio (1972a) en Paso de Indios.

**Distribución.** Esta especie fue reportada en el Aptiano de Estados Unidos (Peck, 1957) y en el Cretácico Inferior del Este de China y Mongolia (Wang, 1981; Lu y Yuan, 1991).



**Figura 25.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). **A–D.** *Mesochara symmetrica*, girogonites recuperados de la Formación Cerro Barcino en Paso de Indios. **A–C.** UNPSJB-MFC 120, 398–400, muestra M20. **D.** UNPSJB-MFC 400, muestra M20. **E–L.** Polimorfos de girogonites de aff. *Mesochara harrisii* extraídos del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de La Manea. **E–G.** UNPSJB-MFC 225, muestra S4M2. **H–I.** UNPSJB-MFC 252–253, muestra S1M3. **J.** UNPSJB-MFC 329, muestra S4M2. **K.** UNPSJB-MFC 254, muestra S4M2. **L.** UNPSJB-MFC 330, muestra S4M3. **A–C, E, H–L.** Vistas laterales. **D, F.** Vistas apicales. **G.** Vista basal. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a).

*Mesochara* gr. *voluta* subgr. *voluta sensu* Martín-Closas, 2000

**aff. *Mesochara harrisii*** (Mädler, 1952) Shaïkin, 1976

Fig. 25 E–L

1952 *Tolypella harrisii* Mädler, pp. 31, 32, pl. B, Figs. 31–35.

1967 *Mesochara harrisii* (Mädler) nov. comb., Shaïkin, p. 47.

**Material.** Más de 50 girogonites del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de La Manea (Fig. 13B). La mayoría (33 especímenes) se encuentran en la muestra S1M3 (Fig. 14A, B), los restantes se distribuyen en las muestras S2M2, S4M2, S4M3 y S6M1 (Tablas 2 y 3).

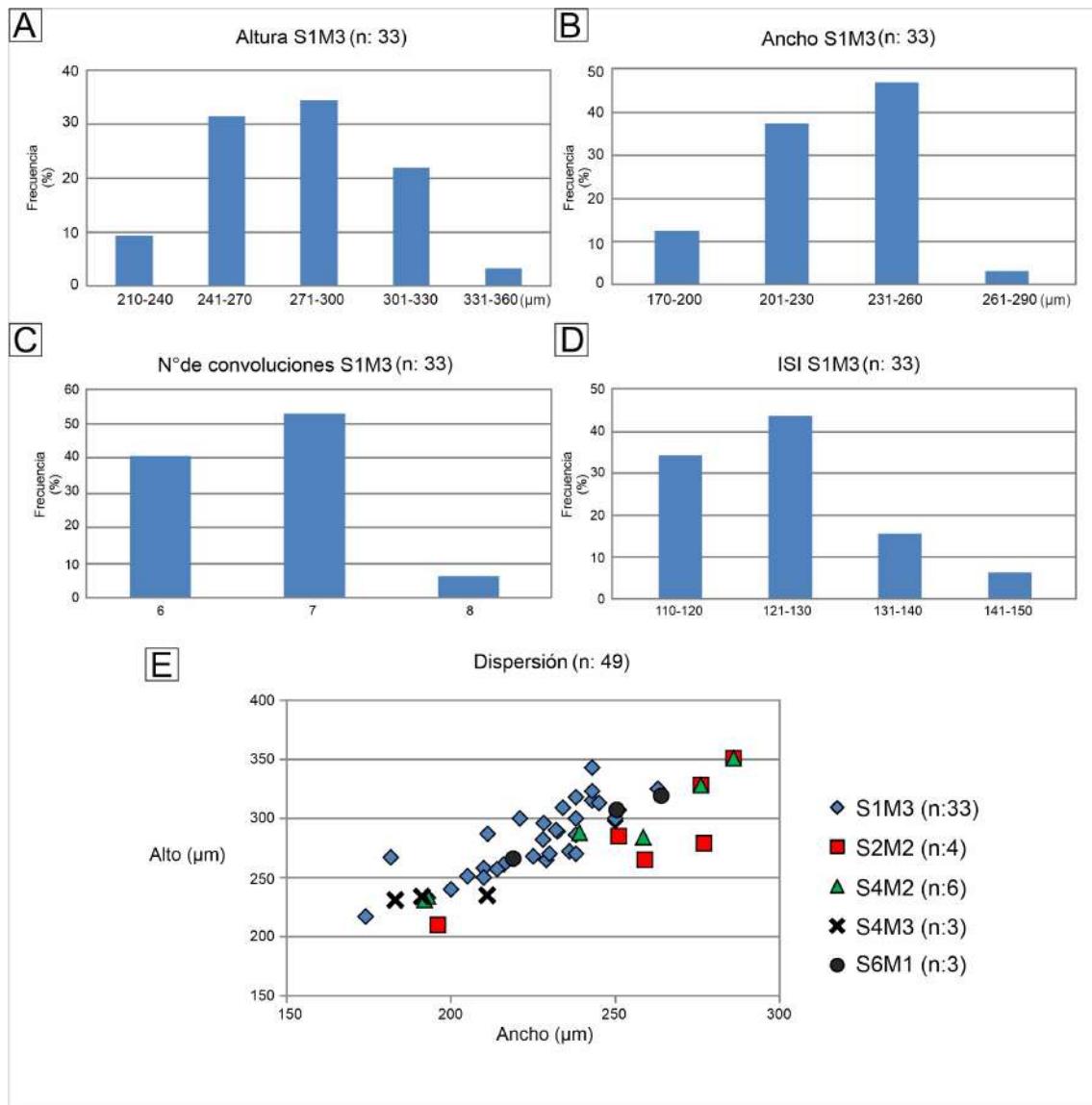
**Descripción.** Los girogonites son generalmente de tamaño muy pequeño, de 204 a 351  $\mu\text{m}$  de alto (media de 282  $\mu\text{m}$ , Fig. 26A) y de 174 a 286  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 232  $\mu\text{m}$ , Fig. 26B), con un índice de isopolaridad de 101–147 (media de 121, Fig. 26D) y una forma esferoidal sub-prolada a prolada (generalmente sub-prolada, Fig. 26E). Ápice redondeado a ligeramente puntiagudo, que muestra la unión de las células apicales sin ninguna modificación periapical (Fig. 25F). Las células espirales no están ornamentadas, exhiben un grado variable de calcificación, de cóncavas (30–52  $\mu\text{m}$  de ancho) a casi planas (Fig. 25E, H–L), con 6–8 vueltas espirales visibles en vista lateral (media de 7, Fig. 26C). La placa basal no pudo ser observada. El poro basal tiene forma pentagonal (Fig. 25G), de 15 a 30  $\mu\text{m}$  de ancho.

**Observaciones.** La caracterización biométrica de la población representativa de esta especie indica un polimorfismo intraespecífico moderado (Fig. 26). La variabilidad en el tamaño de las fructificaciones queda reflejada en el gráfico de dispersión (Fig. 26E).

*Mesochara harrisii* y *Tolypella grambastii* subsp. *arctica* Feist et Brouwers, 1990 presentan girogonites externamente similares, diferenciándose principalmente por las características de la placa basal, como señalan Martín-Closas et al. (2018). En el género *Mesochara*, esta estructura es unicelular, mientras que en *Tolypella* es multipartita. Dado que no se observó la placa basal en el material analizado, se consideró que este presenta afinidad con *M. harrisii*. En este sentido, cabe destacar que el registro fósil de carofitas del Cretácico Temprano a nivel mundial muestra que *Tolypella* es un género poco frecuente (Martín-Closas et al., 2018), a diferencia de *Mesochara*, que está ampliamente representado.

La distinción de *M. voluta* (Peck, 1937) Grambast, 1965 se basa en su característica forma subovooidal y un ISI más bajo en comparación con *Mesochara harrisii*.

**Distribución.** *M. harrisii* tiene una amplia distribución biogeográfica en el hemisferio norte, pero hasta ahora no había sido registrada en América del Sur. **(1)** En Europa esta especie ha sido registrada en los intervalos Kimmeridgiano–Berriasiano de Alemania (Schudack, 1993, 1996), Kimmeridgiano–Barremiano de España (Brenner, 1976; Martín-Closas y Grambast-Fessard, 1986; Schudack, 1987, 1989, 1993; Martín-Closas, 2000; Vicente y Martín-Closas, 2013), Tithoniano superior–Berriasiano inferior (?) de Portugal (Pereira et al., 2010); Berriasiano de la cuenca de Aquitania, Francia (Colin et al., 2004; El Albani et al., 2004; Benoit et al., 2017), Barremiano-Aptiano inferior de las Cadenas Subalpinas del Norte, Francia (Martín-Closas et al., 2009); Berriasiano y Barremiano del sur de Dobrogea, Rumania (Sanjuan et al., 2021a), y en el Kimmeridgiano-Tithoniano de Rusia y Ucrania (Shäikin, 1967, 1976). **(2)** En África y Oriente Medio, la especie ha sido documentada en el Jurásico Superior de Tanzania (Schudack, 1999) y en los depósitos del Barremiano superior del Líbano (Oriente Medio) por Sanjuan et al. (2021b). **(3)** En Asia, *M. harrisii* se encontró en el Cretácico Inferior y Superior de China (Wang, 1965; Hao et al., 1983; Liu y Wu, 1985) y en el Barremiano de Japón (Kubota, 2005). **(4)** En América, girogonites de aff. *M. harrisii* fueron encontradas en el Berriasiano de Estados Unidos (Martín-Closas et al., 2013).



**Fig. 26.** Valores biométricos de aff. *Mesochara harrisii* del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de la Manea. **A.** Altura del girogonite. **B.** Ancho del girogonite. **C.** Número de convoluciones en vista lateral. **D.** Índice de isopolaridad= $(\text{alto}/\text{ancho}) * 100$ . **E.** Gráfico de dispersión altura vs. ancho. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a).

*Mesochara* gr. *voluta* subgr. *stipitata* sensu Martín-Closas, 2000

*Mesochara maruchoensis* Simeoni et Musacchio, 1986

Fig. 27A–F

1986 *Mesochara* cf. *maruchoensis*, Musacchio et al. (Lám. 6, Figs. 4–6, 8–10)

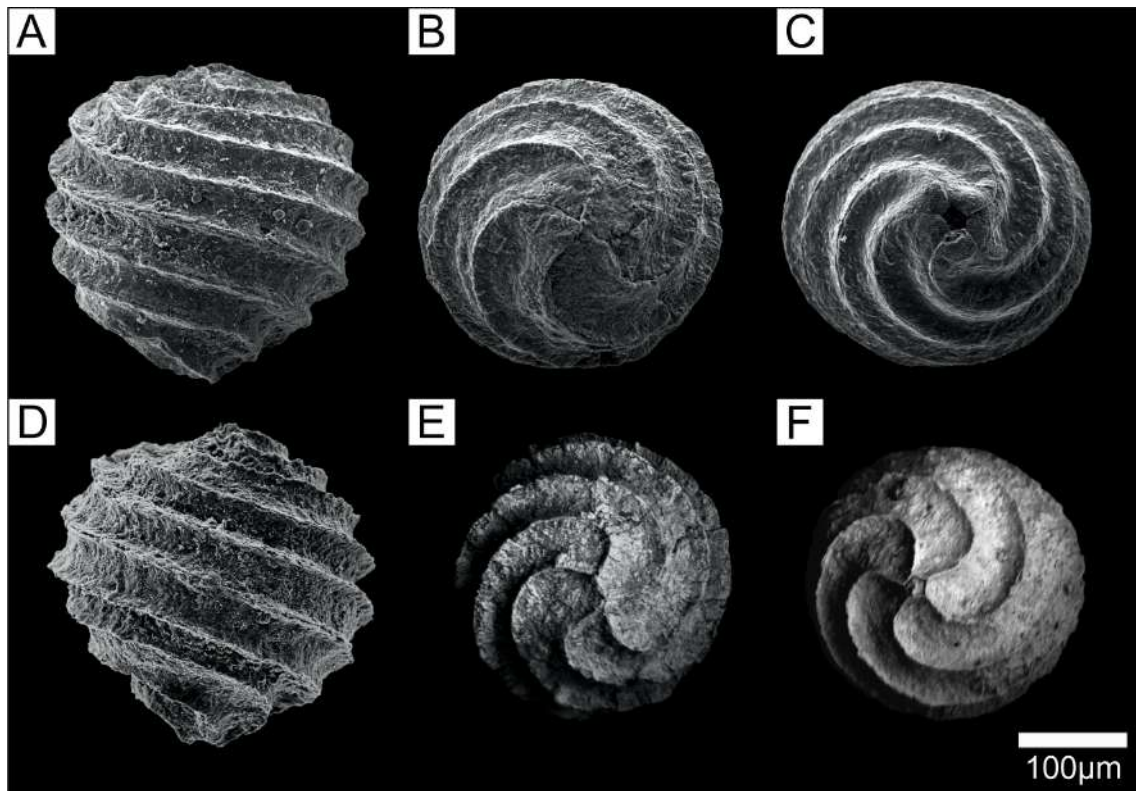
**Material.** Más de 60 girogonites del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de La Manea (Fig. 13B), con 19 ejemplares en la muestra S4M2, 12 en S1M3, 3 en S2M2, 15 en S4M3 y 14 en S6M1 (Tablas 2 y 3).

**Descripción.** Los girogonites son generalmente de tamaño pequeño, de 214 a 343  $\mu\text{m}$  de alto (media de 268  $\mu\text{m}$ , Fig. 28A), 190 a 317  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 250  $\mu\text{m}$ , Fig. 28B) y con un índice de isopolaridad de 96–114 (media de 109, Fig. 28D). Presentan formas ovaladas, obladas a proladas esferoidales (generalmente proladas esferoidales, Fig. 28E). Ápice ampliamente redondeado a ligeramente truncado, sin modificaciones periapicales (Fig. 27B, E). Con una base que se estrecha en una prolongación basal ancha y prominente. No se observó la placa basal. El poro basal es subpentagonal (Fig. 27C, F), de 20 a 30  $\mu\text{m}$  de ancho en vista externa. Las células espirales, con un grado variable de calcificación, no están ornamentadas y son principalmente cóncavas (40–60  $\mu\text{m}$  de ancho, Fig. 27A, D), con 5–7 vueltas espirales visibles en vista lateral (media de 6, Fig. 28C).

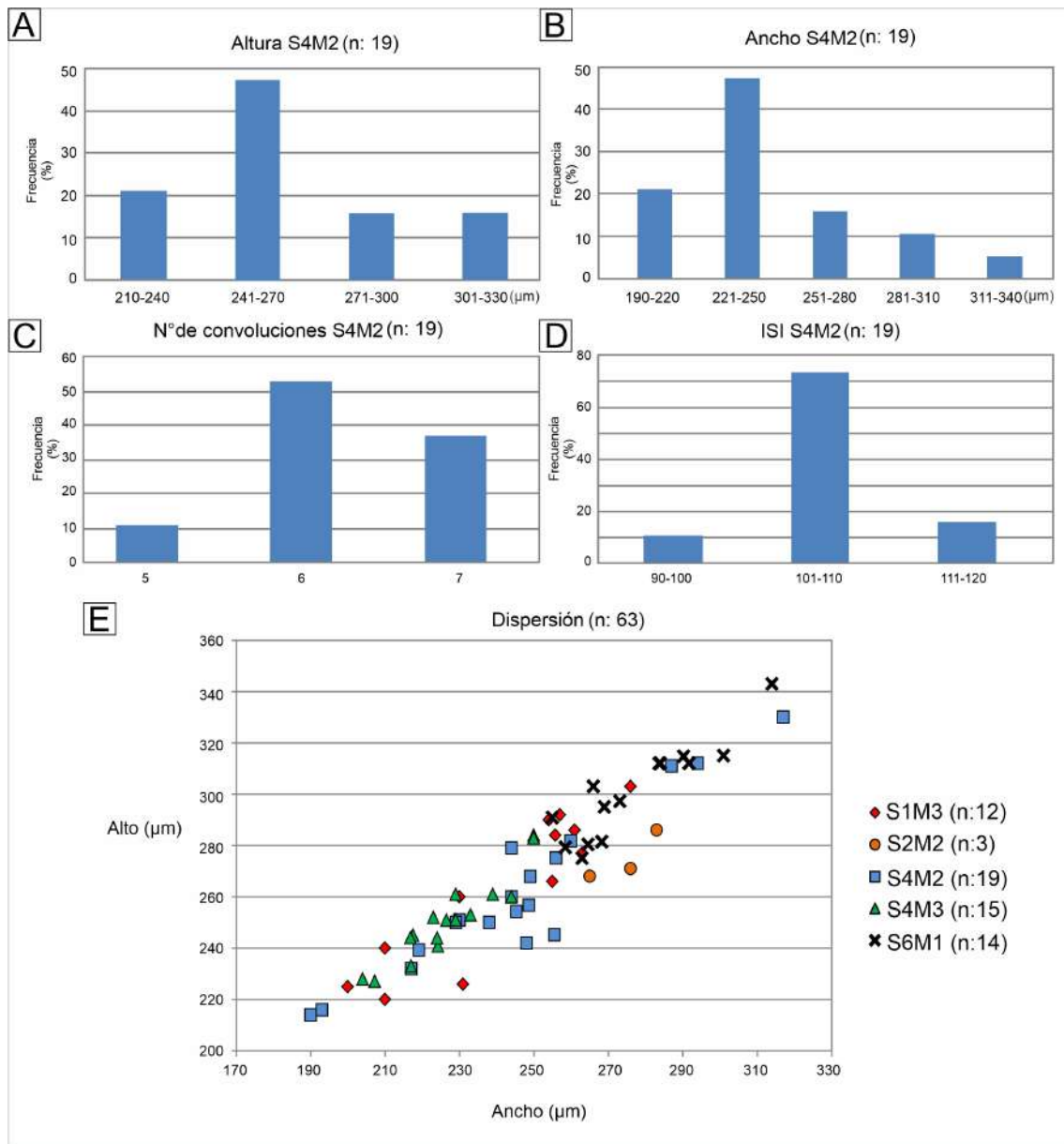
**Observaciones.** Musacchio et al. (1986) incluyeron la especie *Mesochara* cf. *maruchoensis* dentro del conjunto de ostrácodos de *Looneyellopsis* cf. *barrancalensis*, del intervalo Berriasiano–Hauteriviano. Esta especie fue considerada un marcador secundario de la Biozona del ostrácodo *Gomphocythere dorsoacuminata* del Hauteriviano temprano en la Cuenca Neuquina (Musacchio, 1989).

**Distribución.** *Mesochara maruchoensis* es una especie cuya distribución biogeográfica conocida se restringe a Argentina. Su registro se limita al Cretácico Inferior, siendo definida por primera vez por Simeoni y Musacchio (1986) en el Hauteriviano de la Formación Agrio, en la localidad El Marucho (Cuenca Neuquina). Además, Musacchio et al. (1986) registraron *Mesochara* cf. *maruchoensis* en Cerro Ferrarotti, dentro del ámbito de la Cuenca del Golfo San Jorge. Posteriormente, Musacchio (1995) reportó, aunque sin ilustrar, la presencia de *Mesochara maruchoensis* en depósitos del Cretácico

Inferior (“Neocomiano”) de la parte inferior de la Formación Los Adobes, en Sierra de La Manea.



**Figura 27.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). **A–F.** *Mesochara maruchoensis*, girogonites recuperados del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de La Manea. **A.** UNPSJB-MFC 226, muestra S2M2. **B.** UNPSJB-MFC 331, muestra S2M2. **A y D.** Vistas laterales. **B y E.** Vistas apicales. **C y F.** Vistas basales. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a).



**Fig. 28.** Valores biométricos de *Mesochara maruchoensis* del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de la Manea. **A.** Altura del girogonite. **B.** Ancho del girogonite. **C.** Número de convoluciones en vista lateral. **D.** Índice de isopolaridad=(alto/ancho) \*100. **E.** Gráfico de dispersión altura vs. ancho. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a).

*Mesochara stipitata* (Wang, 1965) Wang, 1981

Fig. 29A–Ñ

1965 *Tolypella stipitata* Wang, p. 482, pl. I, Figs. 19–42.

1981 *Mesochara stipitata* Wang, p. 320, pl. I, Figs. 8–13.

**Material.** Sobre un total de 953 ejemplares se recuperaron 681 girogonites del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de La Manea (Fig. 13B), la mayoría (263 especímenes) de las muestras S4M2, 44 de S1M3, 148 de S4M3, 1 de S4M4 y 226 de S6M1 (Tabla 2). Asimismo, en los niveles superiores de la Formación Pozo D-129, Cerro Chenques en Sierra Silva (Fig. 19), se extrajeron más de 272 girogonites en la muestra M3 (Tablas 2 y 3, Fig. 21A).

**Descripción.**

Los girogonites son pequeños, de 167 a 481  $\mu\text{m}$  de alto (media de 273  $\mu\text{m}$ ) y de 122 a 385  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 190  $\mu\text{m}$ ). El índice de isopolaridad varía de 113 a 205 (media de 133). Girogonites subprolados a escasamente perprolados (generalmente prolados). De seis a ocho vueltas en espiral son visibles en la vista lateral (Fig. 29A, D, H, I–M). Las células espirales son cóncavas, de 20 a 60  $\mu\text{m}$  de alto, generalmente sin ornamentación, pero ocasionalmente pueden mostrar una cresta sutural continua (Fig. 29C, J) o presentar nódulos sobre la sutura (29G). Ápice redondeado a puntiagudo, sin modificaciones periapicales (Fig. 29B, E, N). Base cónica, por lo general formando una columna basal robusta, característica de esta especie (Fig. 29D, G–I), que muestra un poro basal pentagonal (Fig. 29C, F y Ñ), de 15 a 30  $\mu\text{m}$  de ancho.

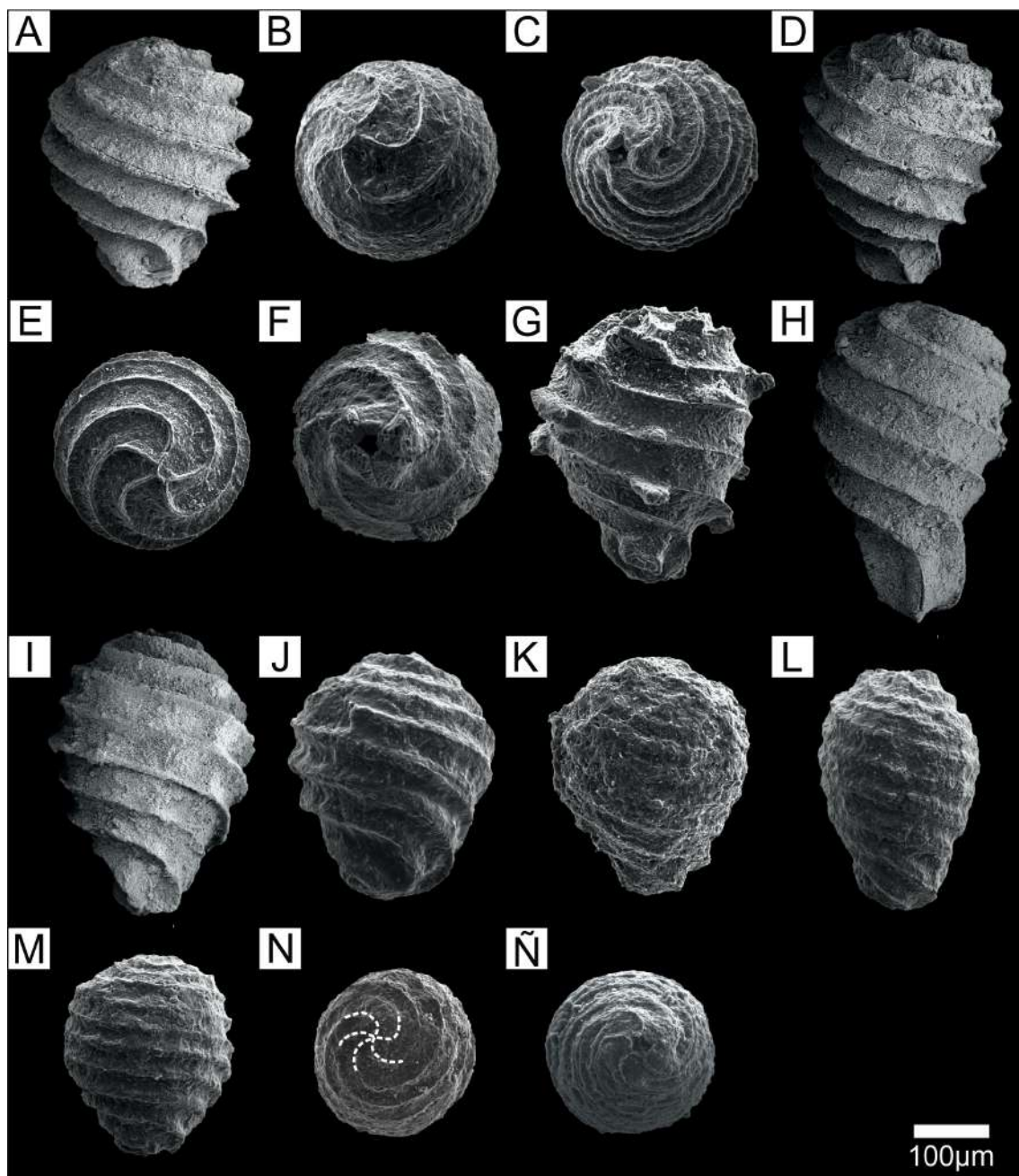
**Observaciones.** Li et al. (2018) proporcionaron una caracterización biométrica de una población representativa de *M. stipitata* y su polimorfismo intraespecífico, posteriormente Li et al. (2020) también analizaron girogonites de esta especie en la cuenca de Jiuquan, noroeste de China. En este sentido, los especímenes estudiados en Sierra de La Manea se comparan mejor con los estudiados por Li et al. (2020) en la Formación Xiagou. Particularmente, en el material aquí estudiado, se observan diferencias notables de tamaño en los girogonites recuperados de las dos unidades que brindaron ejemplares de esta especie.

En el Miembro Bardas Coloradas de la Formación Los Adobes en Sierra de La Manea los girogonites son pequeños a medianos, de 202 a 481  $\mu\text{m}$  de alto (media de 294  $\mu\text{m}$ , Fig. 30A) y de 136 a 385  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 207  $\mu\text{m}$ , Fig. 30B). El índice de isopolaridad varía de 113 a 205 (media de 134, Fig. 30D) con girogonites subprolados a perprolados (generalmente prolados, Fig. 30E). Las células espirales son cóncavas, de 40 a 64  $\mu\text{m}$  de alto, generalmente sin ornamentación y con 6 a 8 vueltas (media de 7, Fig. 30C) observables en vista lateral. En algunos especímenes de la Formación Los Adobes se observan nódulos sobre las suturas (Fig. 29G) y/o una columna basal muy robusta y prominente (Fig. 29H).

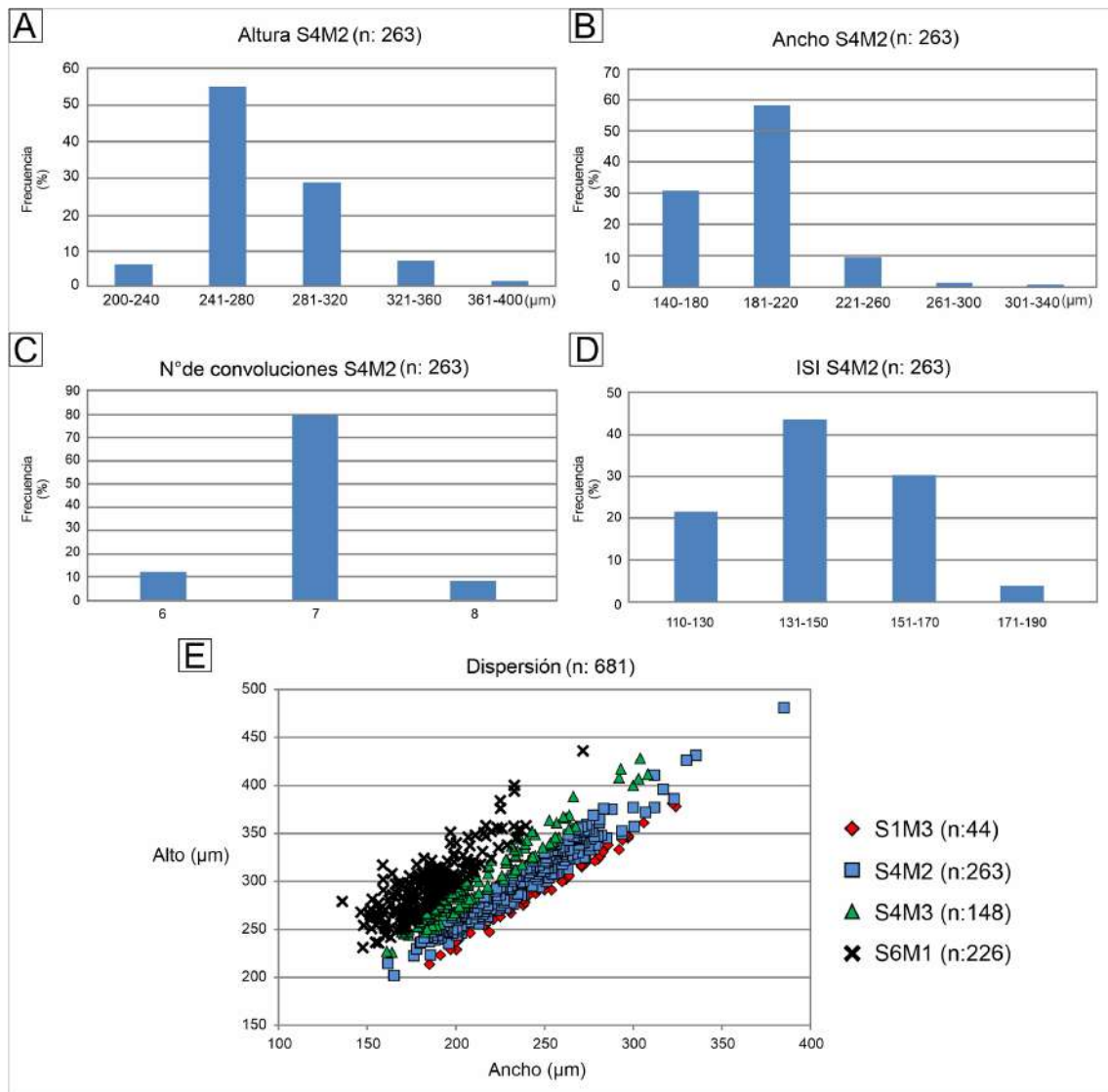
En cambio, los girogonites recuperados de la Formación Pozo D-129 son mucho más pequeños que los extraídos de la Formación Los Adobes. Estos presentan 167 a 248  $\mu\text{m}$  de alto (media de 205  $\mu\text{m}$ , Fig. 31A) y de 122 a 189  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 155  $\mu\text{m}$ , Fig. 31B), con un índice de isopolaridad que se mantiene dentro del rango de los estudiados en la Formación Los Adobes y que varía de 114 a 163, con una media de 131 (Fig. 31D). El alto de las células espirales también es menor, de aproximadamente 20 a 35  $\mu\text{m}$ , son cóncavas a planas (Fig. 29J–M) y exhibiendo entre 6 y 8 vueltas (Fig. 31C). La base es cónica, generalmente forma una delicada columna basal y muestra un poro basal pentagonal de 15 a 30  $\mu\text{m}$ .

Cabe señalar que el rango de altura de los girogonites en los ejemplares analizados (167–481  $\mu\text{m}$ ) es considerablemente más amplio que el reportado por Martín-Closas (2000) para el subgrupo *stipitata* (250–400  $\mu\text{m}$ ). No obstante, esta diferencia no necesariamente implica un problema taxonómico, ya que la variabilidad en el tamaño de los girogonites patagónicos podría estar relacionada con condiciones de estrés paleoambiental (véase sección 7.4, Paleoecología).

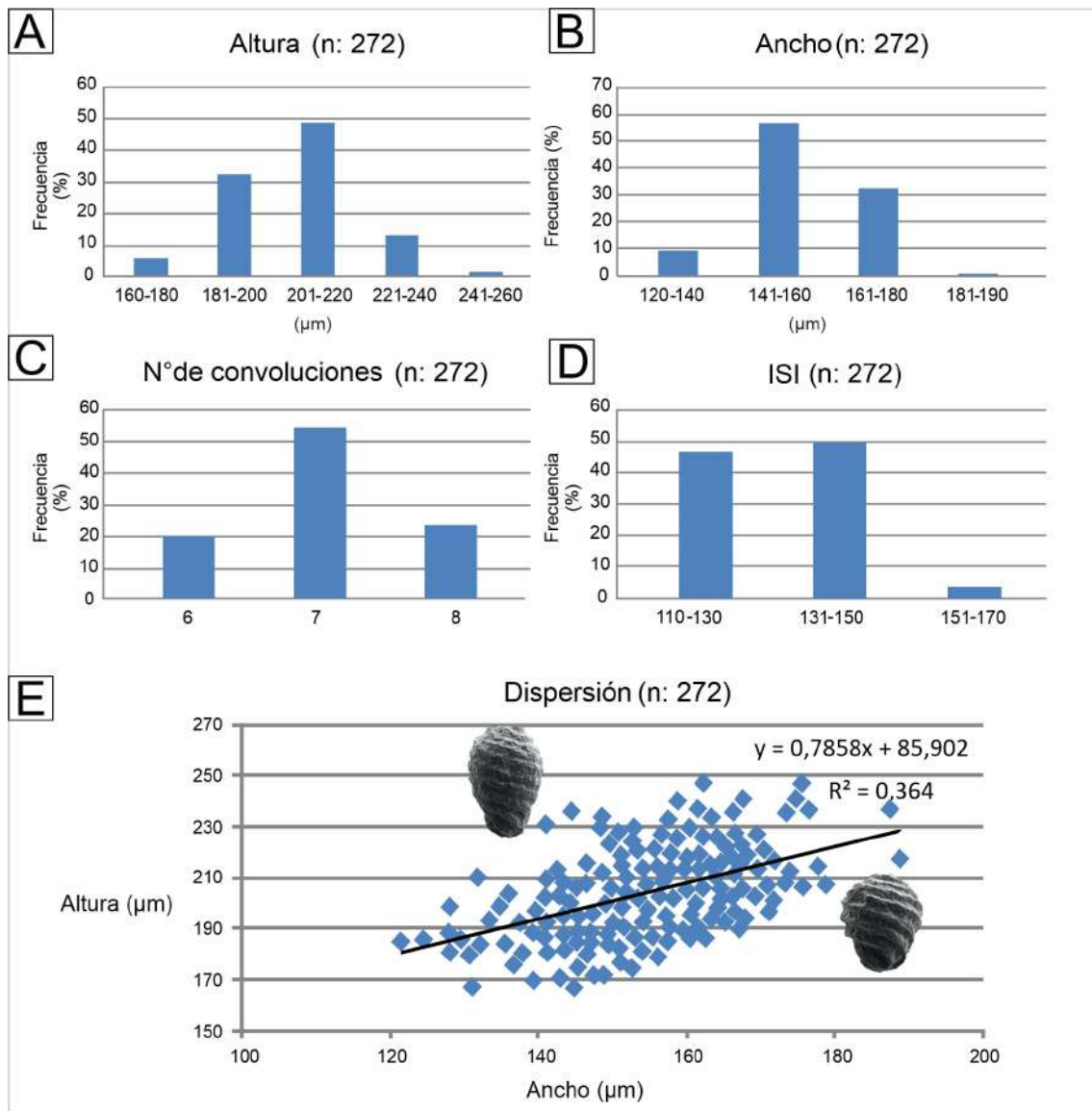
**Distribución.** Esta especie fue reportada originalmente en depósitos del Cretácico Inferior de China (Wang S., 1965; Wang Z., 1981; Li, 1988; Fu y Lu, 1997; Lu y Wang, 1999; Wang et al., 2000, 2003; Li et al., 2018, 2020), incluida Mongolia Interior (Peng et al., 2003; Yang et al., 2003). Posteriormente, también se encontró en Europa, en el Berriasiano del Noroeste de Alemania, en las unidades Serpulit y Purbeck (Feist y Schudack, 1991), en el Barremiano de Japón (Kubota, 2005) y en el Hauteriviano–Barremiano de Argentina (Simeoni y Musacchio, 1986; Musacchio, 1990).



**Figura 29.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). **A–I.** *Mesochara stipitata* del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de La Manea. **J–Ñ.** *Mesochara stipitata* de la Formación Pozo D-129 en Sierra Silva. **A–C.** UNPSJB-MFC 227, muestra S6M1. **D–F.** UNPSJB-MFC 332, S6M1. **G–I.** UNPSJB-MFC 333–335, muestras S4M2 y S6M1. **J.** UNPSJB-MFC 257, muestra M3. **K.** UNPSJB-MFC 256, muestra M3. **L.** UNPSJB-MFC 258, muestra M3. **M.** UNPSJB-MFC 255, muestra M3. **N y Ñ.** UNPSJB-MFC 259, muestra M3. **A, D, G–L.** Vistas laterales. **B, E y N.** Vistas apicales. **C, F y Ñ.** Vistas basales. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a, 2023).



**Figura 30.** Valores biométricos de *Mesochara stipitata* del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de la Manea. **A.** Altura del girogonite. **B.** Ancho del girogonite. **C.** Número de convoluciones en vista lateral. **D.** Índice de isopolaridad= $(\text{alto}/\text{ancho}) * 100$ . **E.** Gráfico de dispersión altura vs. ancho. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a).



**Figura 31.** Valores biométricos de *Mesochara stipitata* de la muestra M3 de la Formación Pozo D-129 en Sierra Silva. **A.** Altura del girogonite. **B.** Ancho del girogonite. **C.** Número de convoluciones en vista lateral. **D.** Índice de isopolaridad=(alto/ancho) \*100. **E.** Gráfico de dispersión altura vs. ancho. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2023).

*Mesochara* gr. *voluta sensu* Martín-Closas, 2000

subgr. indet.

*Mesochara adobensis* De Sosa Tomas et al., 2022a

Fig. 32A–L

Holotipo. Fig. 32A; muestra S4M3; UNPSJB-MFC 231.

Paratipos. Fig. 32B–G; muestras S4M2, S4M3; UNPSJB-MFC 232–237.

Repositorio. “Dr. Eduardo A. Musacchio” de la UNPSJB en Comodoro Rivadavia.

Localidad Tipo. Sierra de La Manea, Departamento de Paso de Indios, Provincia de Chubut, Argentina (43° 9'21.70"S; 68°48'11.78"O).

Horizonte estratigráfico. Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de La Manea.

Etimología. El epíteto específico hace referencia a la Formación Los Adobes, unidad estratigráfica que contiene los girogonites de la población tipo.

**Diagnosis específica.** Girogonites pequeños, de forma troncocónica a cilíndrica, con ápice truncado a ligeramente redondeado y base ancha truncada. Células espirales cóncavas a planas con 6–8 vueltas espirales visibles en vista lateral.

**Material.** Más de 190 especímenes del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes, en Sierra de La Manea. La mayoría de los especímenes (123) se recuperaron de la muestra S4M3, 66 en la muestra S4M2, 4 en S4M4 y 4 en S6M1 (Tablas 2 y 3).

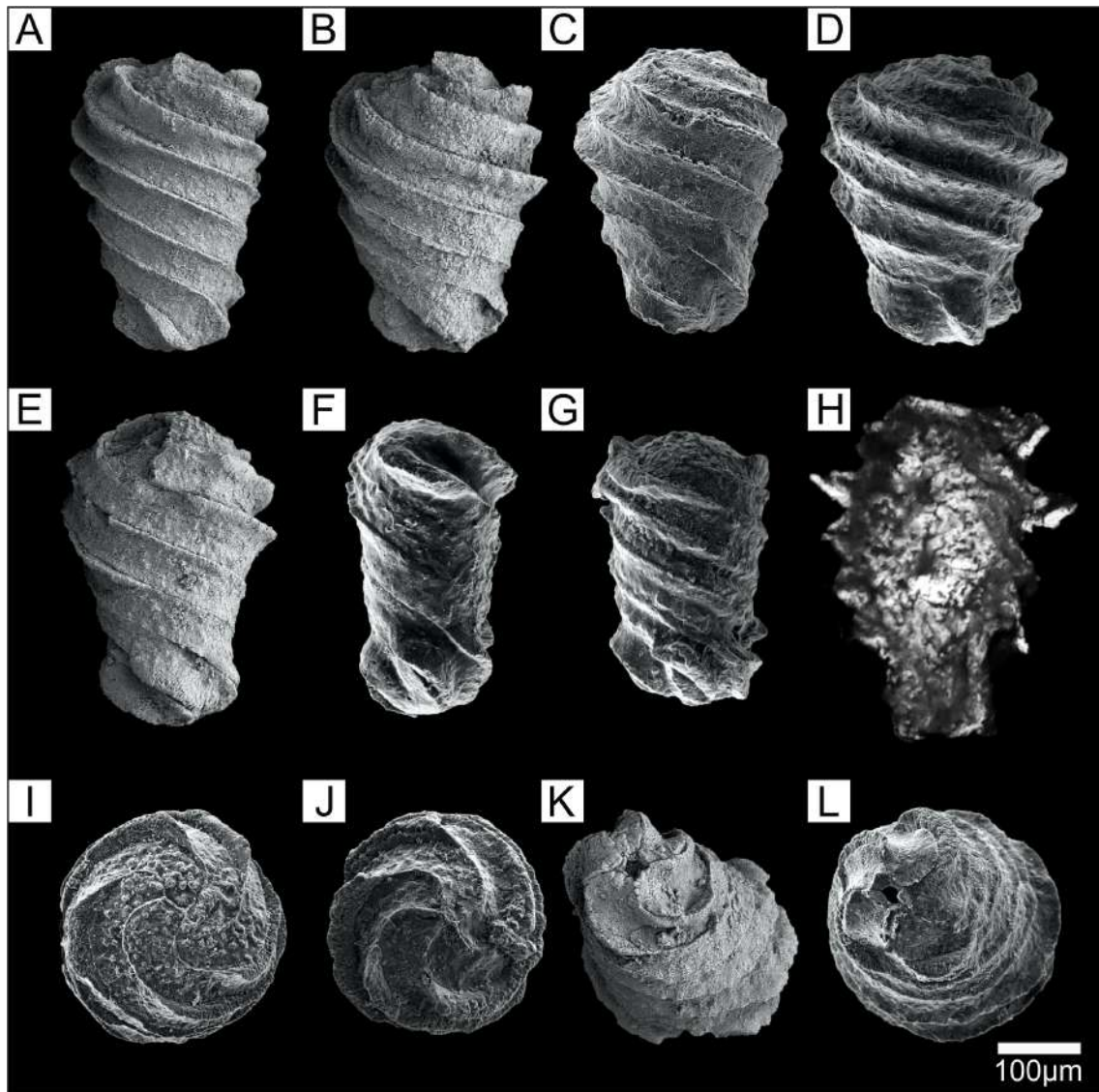
**Descripción.** Girogonites pequeños a medianos, de 242 a 496  $\mu\text{m}$  de altura (media de 352  $\mu\text{m}$ , Fig. 33A) y de 158 a 346  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 230  $\mu\text{m}$ , Fig. 33B). El índice de isopolaridad oscila entre 111 y 213 (media de 154, Fig. 33D). Forma general troncocónica a cilíndrica (Fig. 33E), generalmente con la parte superior ensanchada hacia el ápice. Pocos especímenes muestran una forma casi rectangular en vista lateral (Fig. 32F–G). Las células espirales son de cóncavas a planas, de 40 a 60  $\mu\text{m}$  de alto, generalmente sin ornamentación, pero con crestas intercelulares estrechas y continuas, ocasionalmente bicarenadas (Fig. 33K). Seis a ocho vueltas en espiral son visibles en vista lateral (media de 7, Fig. 33C). Las crestas intercelulares suelen disminuir de altura en la región apical (Fig. 32A–G) y se vuelven muy prominentes en la base. Ápice redondeado a truncado, sin modificación periapical (Fig. 32I–J). Base ancha truncada, con células espirales muy

anchas que se estrechan hacia arriba. Poro basal de forma pentagonal de 30–40  $\mu\text{m}$  de ancho (Fig. 32K–L). La placa basal no se pudo observar en secciones delgadas de girogonites seleccionados, pero estas secciones revelaron un canal basal estrecho, solo visible desde el interior del girogonite (Fig. 32H).

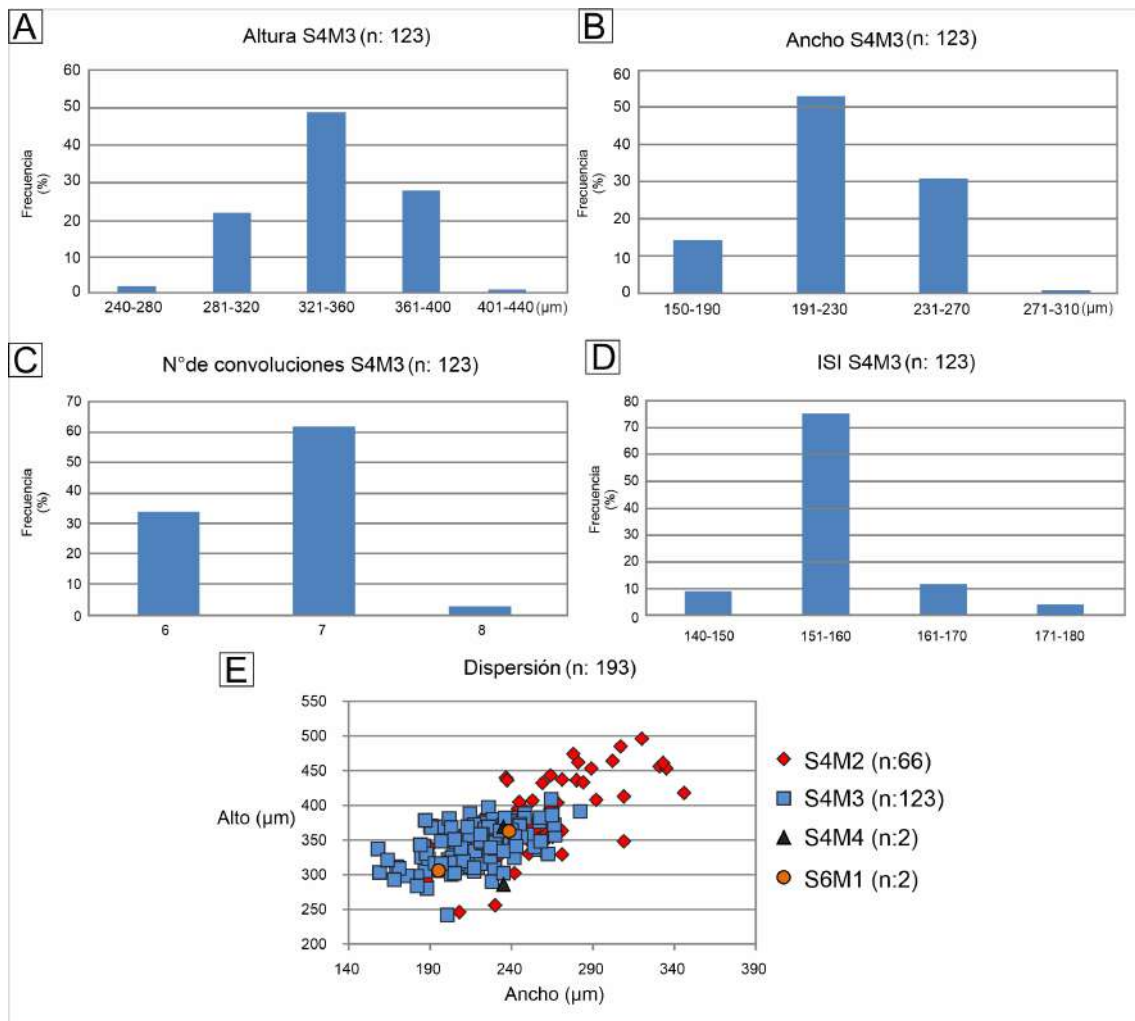
**Observaciones.** La presencia en *Mesochara adobensis* sp. nov. de girogonites troncocónicos y cilíndricos con todos los grados intermedios entre ambas formas, resulta en un polimorfismo intraespecífico moderado. Precisamente, la morfología única de estos girogonites, nunca antes observada en este género, permite diferenciar el nuevo taxón de las especies de *Mesochara* previamente conocidas.

El género monotípico *Stylochara* Jiang, Zhang et Meng, 1985, con la especie *S. xitanlouensis* Jiang et Zhang en Jiang et al. (1985) incluye también pequeños girogonites cilíndricos con ápice y base truncados. La principal diferencia con *Mesochara adobensis* es en la zona apical, que es redondeada a truncada y sin modificaciones periapicales en la nueva especie, mientras que se encuentra hundida y con un marcado adelgazamiento periapical en el género *Stylochara*.

**Distribución.** Por el momento solo ha sido registrada en el Miembro Bardas Coloradas, miembro superior de la Formación Los Adobes, en Sierra de La Manea, Cuenca de Cañadón Asfalto.



**Figura 32.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). **A–L.** *Mesochara adobensis* especímenes recuperados del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de la Manca. **A–G.** Vistas laterales, UNPSJB-MFC 231–237, muestras S4M3 y S4M2. **H.** Sección delgada de un girogonite, UNPSJB-MFC 238, muestra S4M2. **I–J.** Vistas apicales, UNPSJB-MFC 239–240, muestra S4M2. **K–L.** Vistas basales, UNPSJB-MFC 241–242, muestra S4M3. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a).



**Figura 33.** Valores biométricos de *Mesochara adobensis* del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes en Sierra de la Manea. **A.** Altura del girogonite. **B.** Ancho del girogonite. **C.** Número de convoluciones en vista lateral. **D.** Índice de isopolaridad=(alto/ancho) \*100. **E.** Gráfico de dispersión altura vs. ancho.

Género *Lamprothamnium* Groves, 1916

*Lamprothamnium? barcinensis* De Sosa Tomas et al., 2017a

(Figs. 34 y 35)

1975 *Stellatochara* aff. *S. mundula* (Peck) Peck, 1957 en Musacchio, p. 86, pl. 2, Fig. 6.

1995 *Porochara mundula* (Peck) en Musacchio, p.186, pl. I, Fig. 5.

Holotipo. Fig. 34C; UNPSJB-MFC 106.

Paratipos. Fig. 34A, B, D, E; UNPSJB-MFC 71, 74, 86, 90.

Repositorio. "Dr. Eduardo A. Musacchio" de la UNPSJB en Comodoro Rivadavia.

Localidad tipo. Paso de Indios, Departamento de Paso de Indios, Provincia Chubut, Argentina (43°51'13.28"S, 68°54'49.75"O).

Horizonte estratigráfico. Miembro Puesto La Paloma, Formación Cerro Barcino en la localidad de Paso de Indios.

Etimología. El epíteto específico alude a la Formación Cerro Barcino, unidad estratigráfica de la Cuenca de Cañadón Asfalto que proporcionó los girogonites de la población tipo.

**Diagnóstico específico.** Girogonites pequeños, de 293 a 498  $\mu\text{m}$  de altura (media de 385  $\mu\text{m}$ ) y de 202 a 393  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 269  $\mu\text{m}$ ), de forma alargada, con un ápice truncado y una base cónica. Tienen de 8 a 11 convoluciones lateralmente visibles. Las células espirales se unen en el centro de una depresión apical que cierra el ápice.

**Material.** Más de 700 ejemplares se recuperaron del Miembro Puesto La Paloma de la Formación Cerro Barcino en Paso de Indios (Sección 3 en Figs. 16A y 17A). La mayoría (600 ejemplares) en la muestra M36. Decenas de especímenes están presentes en las muestras M1, M6, M20 y M52 (Tablas 2 y 3). Se utilizaron cien girogonites bien conservados de la muestra M32 para el estudio biométrico (Fig. 36). En cambio, en los niveles superiores de la Formación Pozo D-129 (Fig. 21A) en Sierra Silva (Fig. 19) se registró una menor cantidad de ejemplares, específicamente 13 girogonites en la muestra M3 y 11 en la muestra M4 (Tablas 2 y 3), ubicadas en la base de la sección (Fig. 21A). En este caso no pudo realizarse el estudio biométrico debido a la escasez de material.

**Descripción.** Los girogonites asignados a esta especie son pequeños, de 177–498  $\mu\text{m}$  de altura (media de 385  $\mu\text{m}$ ) y 144–393  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 269  $\mu\text{m}$ ), con forma general prolada (Fig. 34) y un índice de isopolaridad de 115–160 (media de 144). Ápice truncado y base plana a ligeramente cónica. Una amplia depresión apical que parece un poro ancho cubre toda la zona apical truncada. En especímenes bien conservados, las células apicales se curvan bruscamente hacia la depresión y se unen centralmente en la parte inferior, cerrando el ápice (Fig. 34C, D, I). Las células espirales tienen un ancho de 25 a 53  $\mu\text{m}$ , sin ornamentación, de cóncavas a planas, con 8 a 11 convoluciones (Fig. 34) visibles en una vista lateral (Fig. 34A–B, F–H). La placa basal no se observó a pesar de la búsqueda intensiva en secciones delgadas orientadas (Fig. 35).

**Observaciones.** Los materiales estudiados y asignados a *Lamprothamnium? barcinensis* fueron previamente reportados por Musacchio (1972) y Musacchio y Chebli (1975) como *Stellatochara* aff. *S. mundula* Peck, 1957 en los niveles inferiores de la Formación Cerro Barcino en Paso de Indios. En estos estudios, las medidas mencionadas por Musacchio en Musacchio y Chebli (1975), mostraron una buena correspondencia en todos los parámetros biométricos con el material aquí presentado. Sin embargo, los girogonites estudiados por Musacchio presentan una altura ligeramente mayor, con una LPA entre 360  $\mu\text{m}$  y 515  $\mu\text{m}$  (media de 435  $\mu\text{m}$ ).

Posteriormente, Musacchio (1995, 2000) asignó este material a *Porochara mundula* (Peck). No obstante, los ejemplares mejor conservados obtenidos en los muestreos realizados en el marco de esta tesis, en las cercanías de la localidad estudiada por dicho autor, muestran con claridad que las células espirales convergen en el centro de la depresión apical (Fig. 34C–D), lo que permite su asignación a la familia Characeae, en lugar de a Porocharaceae.

Li et al. (2016) han discutido previamente la controvertida afinidad taxonómica de *Aclistochara mundula* Peck, 1941. Esta especie fue descrita por primera vez para pequeños girogonites del Cretácico Inferior de las Montañas Rocosas por Peck (1941) y el mismo autor los reasignó más tarde al género de porocaráceo *Stellatochara* como *Stellatochara mundula* Peck, 1957, considerando la presencia de un ápice truncado con un cuello corto. Wang Z. et al. (1976) transfirieron la especie al nuevo género *Euaclistochara* como *Euaclistochara mundula*, argumentando que el ápice no presentaba el cuello apical cilíndrico corto característico del género *Stellatochara*. Sin embargo, al mismo tiempo, la especie fue reasignada al género *Porochara* como *Porochara mundula*

(Peck, 1941) por Shaïkin (1976), teniendo en cuenta la amplia depresión apical que se interpretó como un poro. Posteriormente, esta atribución taxonómica ha sido seguida por la mayoría de los autores (por ejemplo, Feist et al., 2005). Los girogonites estudiados en los niveles inferiores de la Formación Cerro Barcino son muy similares al material tipo de *Aclistochara mundula* Peck, 1941, pero el ápice cerrado ahora documentado en los girogonites patagónicos distingue a ambas poblaciones, ya que no pudo ser verificado en el material tipo América del Norte al cual se tuvo acceso para este trabajo.

Si estudios futuros muestran que el material tipo de *A. mundula* Peck también exhibe un ápice cerrado, *L.? barcinensis* tendría que ponerse en sinonimia con *A. mundula* y esta última especie reasignarse a *Lamprothamnium*. Asimismo, la atribución de los girogonites estudiados del género *Lamprothamnium* está sujeta a la confirmación de que la placa basal no está dividida, ya que los girogonites mesozoicos con caracteres apicales similares, pero con una placa basal multipartita, están actualmente asignados al género *Aclistochara* Peck, 1937 (Feist et al., 2005). Soulié Märsche (1979, 1989) destacó las posibles relaciones filogenéticas entre estos dos géneros en función de su afinidad apical. Sin embargo, en el momento en que propuso su hipótesis, la placa basal multipartita de *Aclistochara* en el sentido de *Aclistochara* Peck 1937 emend. Schudack 1993 se desconocía. Li et al. (2016) demostraron recientemente que los girogonites del Maastrichtiano de China, que anteriormente se habían atribuido a *Euaclistochara mundula*, en realidad tenían un ápice cerrado y una placa basal unicelular y, por lo tanto, deberían considerarse como caráceas en lugar de porocaráceas. En consecuencia, los clasificaron dentro del género *Lamprothamnium* como *L. ellipticum* (Wang Z. et Lu H. en Wang Z. et al. 1985) Li et Martín-Closas en Li et al. (2016). Esta última especie comparte con *L.? barcinensis*, la mayoría de los caracteres apicales. Sin embargo, ambas especies difieren en la forma general, que es subprolada (media de ISI 118) en la población tipo de *L. ellipticum*, mientras que es claramente prolada en *L.? barcinensis* (media de ISI 144). Esta diferencia está relacionada con el mayor ancho de los girogonites de China (312–330 µm en la población tipo). Además, *Lamprothamnium ellipticum* muestra células espirales más anchas y una base más redondeada.

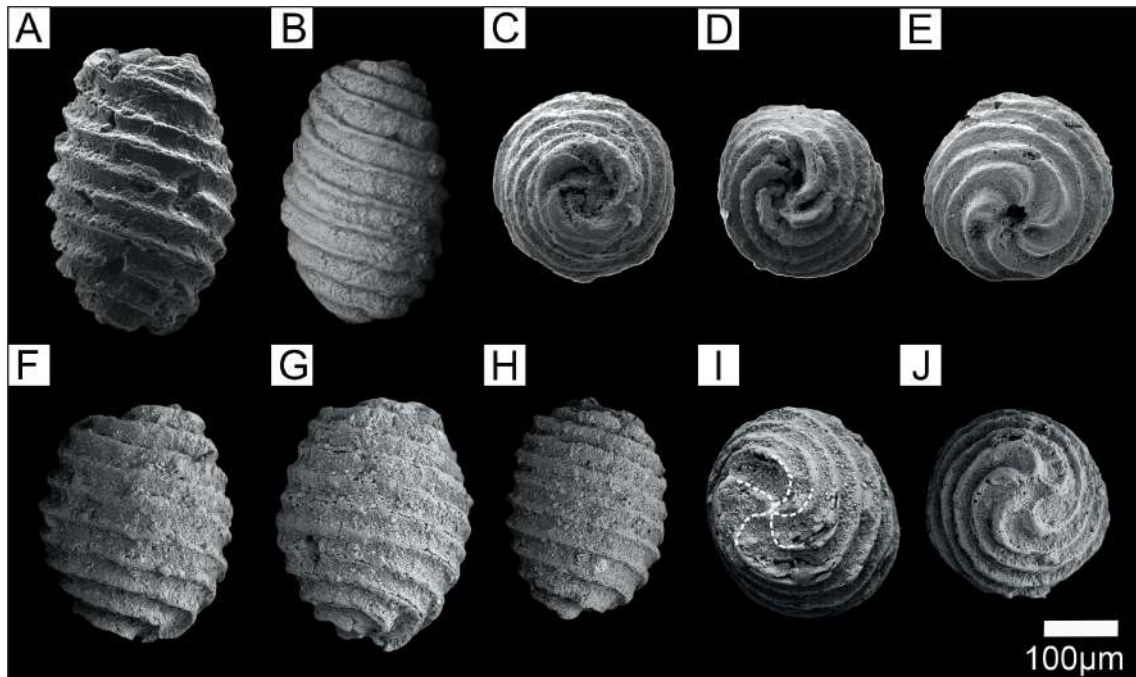
Particularmente, en Patagonia, los ejemplares estudiados muestran marcadas diferencias de tamaño según la unidad de la que se recuperaron. Los girogonites de la Formación Cerro Barcino estudiados en la localidad de Paso de Indios son pequeños, de 293–498 µm de altura (media de 385 µm, Fig. 36A) y 202–393 µm de ancho (media de 269 µm, Fig. 36B), con forma general alargada (Fig. 36E) y un índice de isopolaridad de 131–160

(media de 144, Fig. 36D), con formas proladas. Las células espirales tienen un ancho de 25 a 53  $\mu\text{m}$ , sin ornamentación, de cóncavas a planas, con 8 a 11 convoluciones (Fig. 36C) visibles en una vista lateral. Se realizaron 40 secciones delgadas, longitudinales a tangenciales de girogonites de *Lamprothamnium? barcinensis* provenientes de la Formación Cerro Barcino y la placa basal no se encontró preservada en ninguna de ellas (Fig. 35).

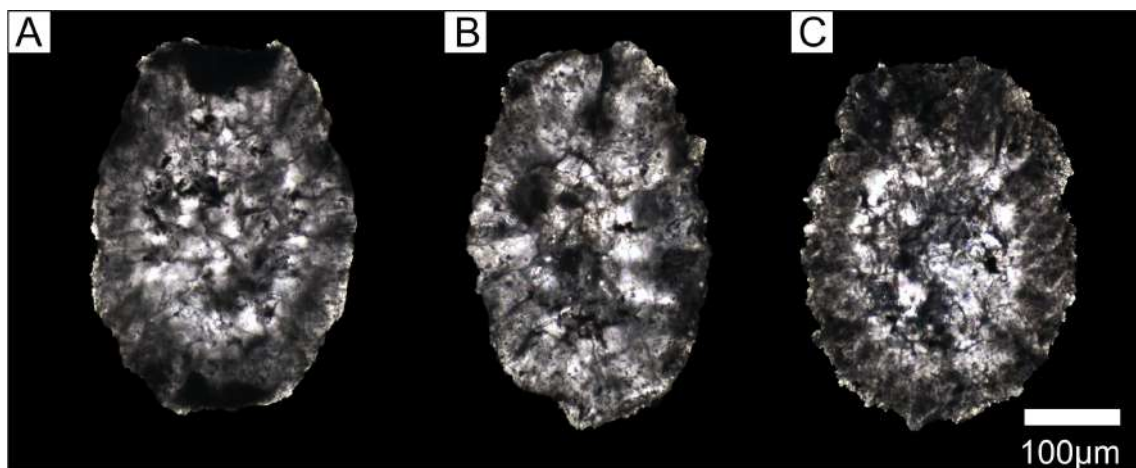
En la Formación Pozo D-129 se recuperaron muy pocos ejemplares como para realizar un estudio biométrico de detalle, pero dentro de la misma unidad se observan algunas diferencias. Se observó que los girogonites provenientes de la muestra M3 son muy pequeños, de 177 a 274  $\mu\text{m}$  de alto (media de 219  $\mu\text{m}$ ) y con 144 a 209  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 163  $\mu\text{m}$ ). El índice de isopolaridad también es menor, de 115–152 (media de 129). Estas fructificaciones generalmente tienen una forma subprolada a prolada.

Los girogonites en la muestra M4 son aún más pequeños que los especímenes en la muestra M3, con valores que rondan los 188–214  $\mu\text{m}$  de alto (media de 199  $\mu\text{m}$ ) y los 145–173  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 159  $\mu\text{m}$ ) y con un índice de isopolaridad de 120–138 (media de 124). En ambas muestras, los girogonites presentan entre 8 y 9 convoluciones (media de 9), que son visibles en la vista lateral pero que los diferencia de aquellos que están incluidos dentro de la Formación Cerro Barcino que presentan hasta 11 convoluciones en vista lateral. Las células espirales en los girogonites de la Formación Pozo D-129 miden aproximadamente 25–35  $\mu\text{m}$  de ancho, son de cóncavas a planas y carecen de ornamentación, siendo más angostas que las de los ejemplares de la Formación Cerro Barcino. Al igual que en los ejemplares estudiados en la Formación Cerro Barcino, en estos materiales tampoco se ha podido observar la placa basal.

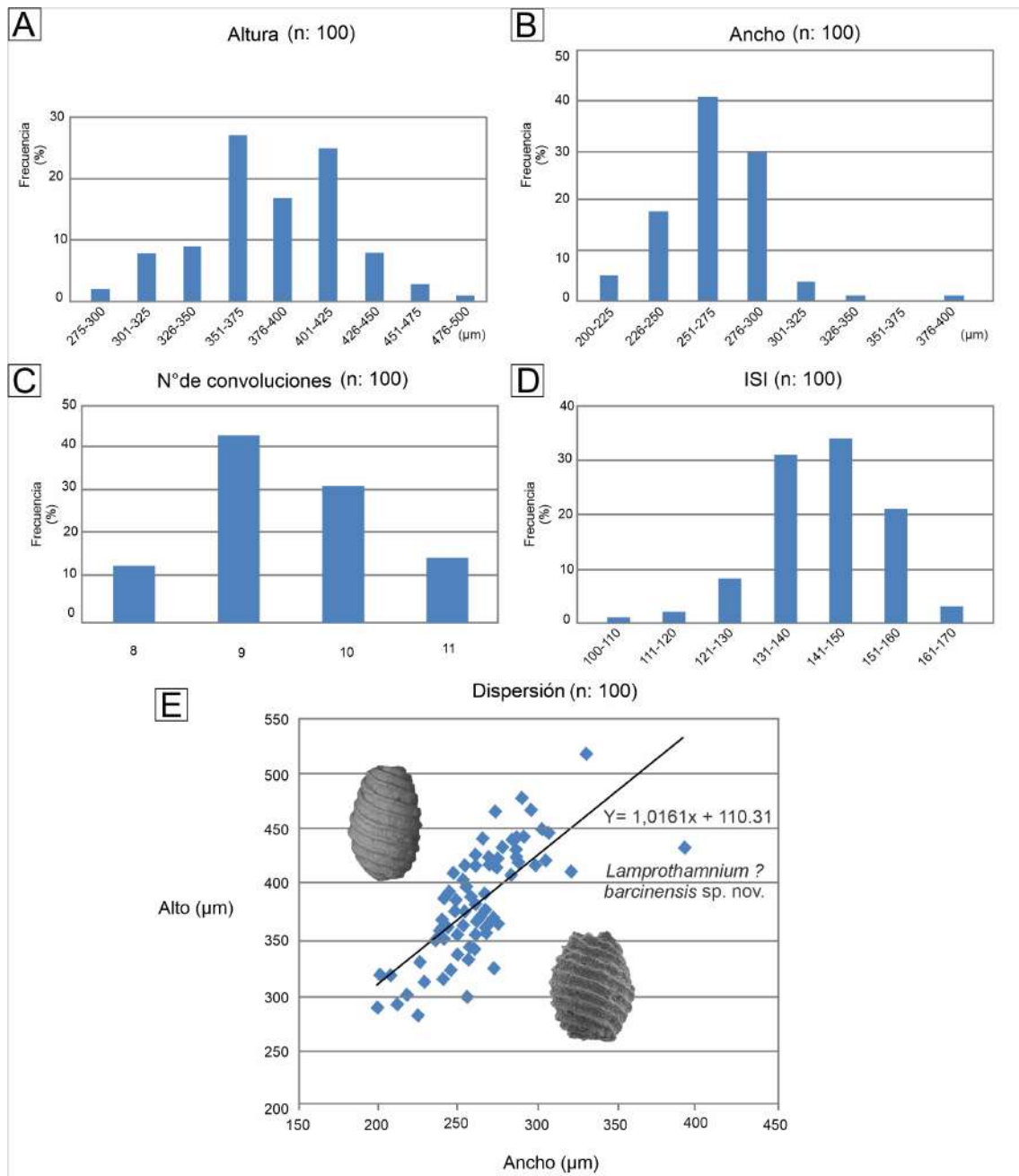
**Distribución.** Esta especie ha sido registrada en la Formación Pozo D-129, en el Cerro Chenques (Sierra Silva, Cuenca del Golfo San Jorge) y en el Miembro Puesto La Paloma, miembro inferior de la Formación Cerro Barcino, en las proximidades de la localidad de Paso de Indios, Cuenca de Cañadón Asfalto.



**Figura 34.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). A–E. *Lamprothamnium? barcinensis* recuperados del Miembro Puesto La Paloma, Formación Cerro Barcino en Paso de Indios. A–E. UNPSJB-MFC 71, 90, 86, 106 y 74 respectivamente, muestra M20. F–J. Especímenes provenientes de la Formación Pozo D-129, Cerro Chenques en Sierra Silva. F. UNPSJB-MFC 336, muestra M4. G. UNPSJB-MFC 260, muestra M4. H. UNPSJB-MFC 337, muestra M4. I–J. UNPSJB-MFC 261, muestra M4. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017a, 2023).



**Figura 35.** Microfotografías de microscopio óptico. A–C. Secciones delgadas, longitudinales a oblicuas de girogonites de *Lamprothamnium? barcinensis* provenientes de la Formación Cerro Barcino en Paso de Indios, realizadas con el objetivo de caracterizar la placa basal. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017a).



**Fig. 36.** Valores biométricos de *Lamprothamnium? barcinensis* de la muestra M36 del Miembro Puesto La Paloma, Formación Cerro Barcino próximo a Paso de Indios. **A.** Altura del girogonite. **B.** Ancho del girogonite. **C.** Número de convoluciones en vista lateral. **D.** Índice de isopolaridad=(alto/ancho) \*100. **E.** Gráfico de dispersión altura vs. ancho. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017a).

Subfamilia Nitelloididae Braun en Migula, 1897

Género *Sphaerochara* Mädler, 1952 emend. Soulié-Märsche, 1989

***Sphaerochara verticillata*** (Peck, 1937) Peck, 1957

(Fig. 37A–G)

1937 *Chara verticillata* nov. sp. Peck, pp. 84–85, pl. 14, Figs. 30–33.

1957 *Sphaerochara verticillata* (Peck) Peck, p. 36, pl. 7, Figs. 1–12.

1962 *Peckisphaera verticillata* (Peck) nov. comb. Grambast, p. 78.

2000 *Sphaerochara verticillata* (Peck) Peck, 1957, Martín-Closas, p. 66–67, pl. 4, Figs. 7–12.

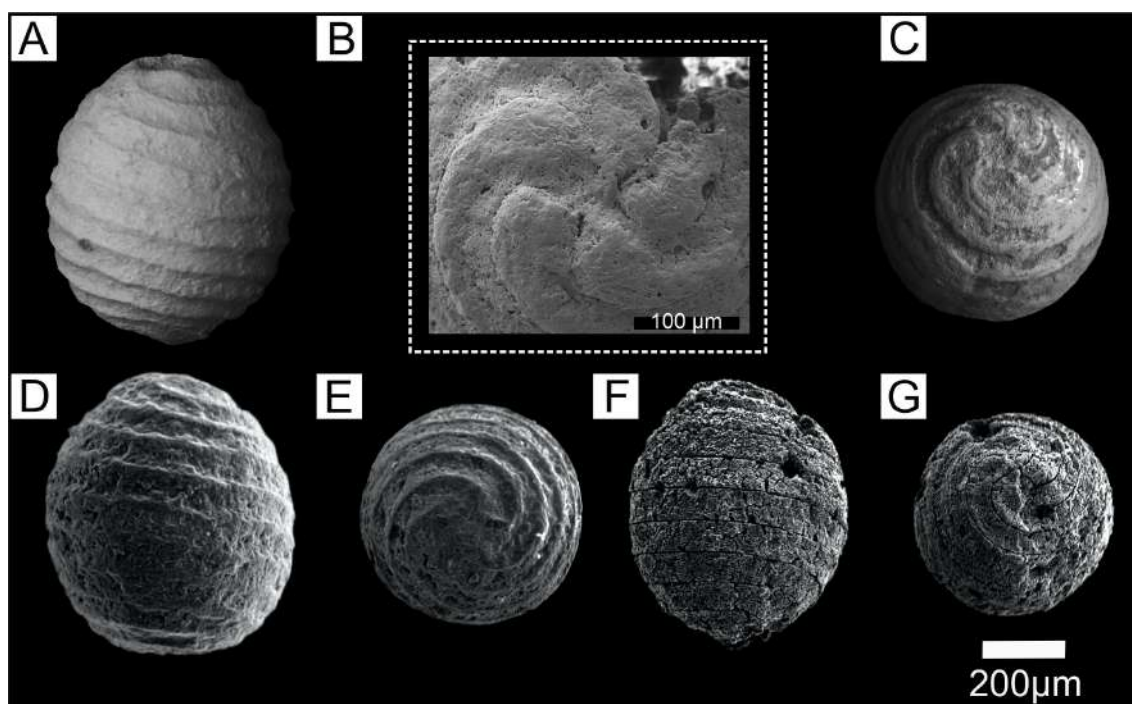
**Material.** Más de 70 girogonites del Miembro Puesto La Paloma, Formación Cerro Barcino en Paso de Indios. Pocos especímenes están presentes en las muestras M1, M6, M20, M36 y M52 (Tablas 2 y 3).

**Descripción.** Los girogonites son generalmente de tamaño mediano, de 500 a 700  $\mu\text{m}$  de alto (media de 600  $\mu\text{m}$ ) y de 450 a 580  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 520  $\mu\text{m}$ ). De forma prolada-esferoidal a prolada (Fig. 37A, D), con un índice de isopolaridad de 111 a 120 (media de 116). Ápice redondeado. Las células apicales no muestran modificaciones periapicales, pero son ligeramente más gruesas en el centro, donde forman una roseta (Fig. 37B, E, G). Las células espirales no están ornamentadas, son cóncavas a planas, con 9 a 10 circunvoluciones visibles en vista lateral, de aproximadamente 50  $\mu\text{m}$  de ancho. Base redondeada, que muestra una placa basal de forma pentagonal-estrellada (Fig. 37C) y de gran tamaño (50–80  $\mu\text{m}$ ), visible desde el exterior.

**Observaciones.** Musacchio (1972a) menciona un girogonite de *Peckisphaera* Grambast en Paso de Indios, sin proporcionar ninguna descripción o ilustración del espécimen.

**Distribución.** Esta especie ha sido reportada en el Kimmeridgiano–Tithoniano y en el Aptiano de Estados Unidos (Peck, 1957), en el Cretácico Tardío de Mongolia (Karczewska y Ziemińska-Tworzydło, 1970), en el Berriasiano temprano de Alemania (Schudack, 1993), y en el Barremiano tardío de Inglaterra (Feist et al., 1995). En España se cita en el Barremiano de Cueva de Juarros (Schudack, 1987) y en el Albiano medio de Foz Calanda (Martín-Closas, 2000, 2015). En el centro de Túnez, *Sphaerochara verticillata* var. *verticillata* se informó en el Aptiano de las localidades de Jebel Kebar,

Jebel Ksaïra y Jebel Koumine, mientras que *S. verticillata* var. *kebariensis* ocurre en el Aptiano tardío–Albiano temprano del miembro superior de la Formación Kebar (Trabelsi et al., 2010, 2016).



**Figura 37.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). A–G. *Sphaerochara verticillata*, girogonites recuperados del Miembro Puesto La Paloma, de la Formación Cerro Barcino en Paso de Indios. A, D, F. UNPSJB-MF 78, 401, 402, muestra M20. B. UNPSJB-MF 82, muestra M20. C. UNPSJB-MF 81, muestra M20. A, D, F. Vistas laterales. B, E, G. Vistas apicales. C. Vista basal mostrando la placa basal visible desde el exterior. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017a).

Familia: Clavatoraceae Pía, 1927

Subfamilia: Clavatoroidae Grambast, 1969 emend. Martín-Closas ex Schudack, 1993

Género: *Clavator* Reid et Groves, 1916 emend. Martín-Closas ex Schudack, 1993

***Clavator harrisii* var. *harrisii* Peck, 1941**

(Figs. 38A–S)

1941 *Clavator harrisii* nov. sp. Peck, pp. 292–294, pl. 42, Figs. 27–37.

1959 *Flabellochara harrisii* (Peck, 1941) nov. comb. Grambast, p. 559.

1996 *Clavator harrisii* (Peck, 1941) emend. Martín-Closas, p. 278–279.

**Material.** Se obtuvieron cientos de especímenes a partir de las muestras estudiadas, entre los cuales más de 150 utrículos muy bien conservados provienen de la muestra M36, correspondiente a la Formación Cerro Barcino, en la localidad de Paso de Indios, particularmente del Miembro Puesto La Paloma (Sección 3, Figs. 16A y 17A). Decenas de utrículos se recolectaron en las muestras M1, M6, M20 y M52, todas ellas procedentes del Miembro Puesto La Paloma, y más de 20 utrículos en la muestra MCC8, correspondiente al Miembro Cerro Castaño (Sección 2, Figs. 17A y 18, Tablas 2 y 3). Por su parte, en los niveles superiores de la Formación Pozo D-129, en Sierra Silva (Figs. 19 y 21A), se recuperaron poco más de 20 utrículos con un grado de conservación variable, correspondientes a la muestra M4 (Tablas 2 y 3).

**Descripción.** Los utrículos estudiados son de tamaño mediano, de 420 a 765  $\mu\text{m}$  de altura (media de 675  $\mu\text{m}$ ) y 322 a 668  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 581  $\mu\text{m}$ ), presentando dos capas calcificadas, una interna nodulosa (Fig. 38Q) y una externa estructural (por ejemplo, Fig. 38A–E). La capa estructural es la que incluye las impresiones de las células brácteas del utrículo, allí es donde estas fructificaciones presentan una simetría bilateral, formada por dos “abanicos” opuestos de células extendidas. Cada “abanico” tiene una célula central larga de la que emergen 7–9 células lanceoladas articuladas a la célula central (cuatro o más de cada lado). Además, cuenta con dos células más pequeñas que flanquean la célula central. Tanto las células centrales del abanico como las células laterales que lo flanquean parten del poro basal (Fig. 38H, S), que corresponde al pedicelo de la fructificación, en el que se articularía también el girogonite.

El ápice puede aparecer libre de la capa estructural y mostrar un poro apical de morfología petaloide, propio del girogonite clavatoroide. Algunos utrículos de un verticilo fértil

pueden calcificar unidos a los del verticilo inmediatamente superior, formando pares de utrículos fósiles superpuestos (Fig. 38I, J, M)

**Observaciones.** La mayoría de los utrículos recuperados de las muestras analizadas se encuentran bien calcificados, aunque algunos presentan una calcificación débil (Fig. 38F, Q). En estos casos, consisten principalmente en una fina película translúcida de la capa externa estructural, que permite visualizar la capa nodular subyacente (Fig. 38Q). Musacchio (en Musacchio y Chebli, 1975) describió en la Formación Cerro Barcino, en la localidad de Paso de Indios, cincuenta utrículos con características comparables a *Flabellochara* aff. *harrisi* (Peck) Grambast (sinónimo entonces utilizado de *Clavator harrisii*).

En los utrículos analizados en esta tesis se observaron algunas pequeñas diferencias, principalmente en cuanto al tamaño. Los ejemplares procedentes de la Formación Cerro Barcino, en la localidad de Paso de Indios, presentan fructificaciones de entre 587 y 765  $\mu\text{m}$  de altura (media de 692  $\mu\text{m}$ ) y entre 544 y 668  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 602  $\mu\text{m}$ ). Cada utrículo está formado por dos “abanicos” opuestos compuestos por 7 a 8 células extendidas.

En cambio, los utrículos procedentes de la Formación Pozo D-129, en Sierra Silva, son de menor tamaño, con alturas entre 420 y 514  $\mu\text{m}$  (media de 444  $\mu\text{m}$ ) y anchos entre 322 y 403  $\mu\text{m}$  (media de 369  $\mu\text{m}$ ). Cada utrículo está formado por una capa estructural externa de simetría bilateral, compuesta habitualmente por 7 a 9 células brácteas lanceoladas articuladas a la célula central.

**Distribución.** Esta especie y su variedad han sido registradas en varias cuencas del Barremiano–Albiano medio de España (Martín-Closas, 2015; Pérez-Cano et al., 2023 y referencias allí citadas), así como en el Aptiano inferior de la localidad de Jebel Koumine, en el centro de Túnez (Trabelsi et al., 2016). No obstante, esta variedad, frecuentemente reportada como *Flabellochara harrisi*, presenta una distribución geográfica amplia a nivel mundial (Martín-Closas, 2015).

Tanto en la Fm Pozo D-129 como en la Formación Cerro Barcino las muestras contienen morfotipos intermedios entre las variedades anagenéticas *C. harrisii* var. *harrisii* y *C. harrisii* var. *zavialensis*. Es así como pueden observarse especímenes pertenecientes a estas variedades en ambas unidades litoestratigráficas (Figs. 38 y 39).

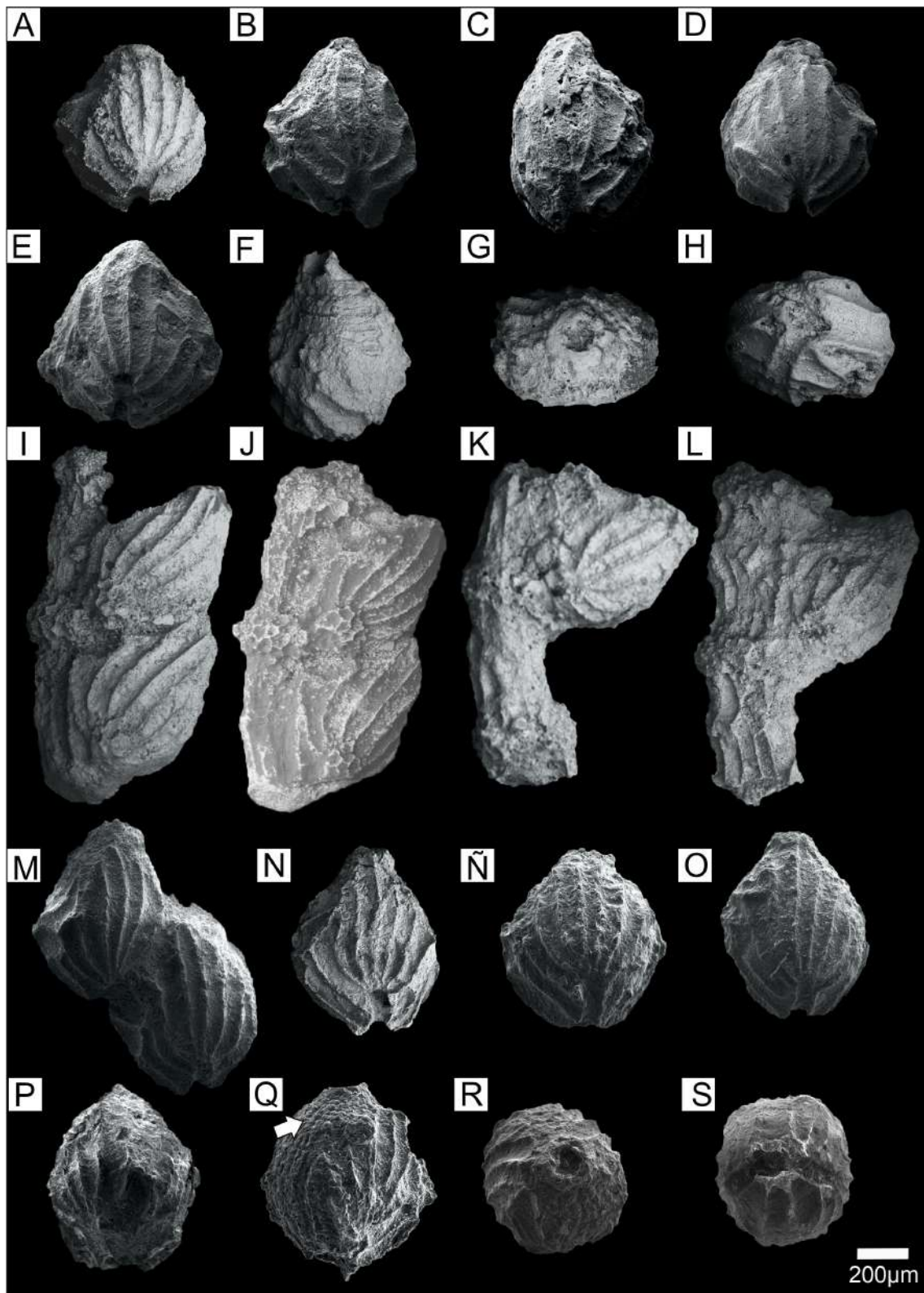


Figura 38. Continúa en página siguiente.

**Figura 38.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). **A–S.** Fructificaciones aisladas de *Clavator harrisii* var. *harrisii* y en conexión orgánica con los filoides. **A–L.** Material recuperado de la Formación Cerro Barcino en Paso de Indios. **M–S.** Material extraído de la Formación Pozo D-129. **A–B.** UNPSJB-MFC 127 y 338 respectivamente, M20. **C–E.** UNPSJB-MFC 339–341, MCC8. **F.** Utrículo débilmente calcificado, UNPSJB-MFC 83, M20. **G.** UNPSJB-MFC 128, M20. **H.** UNPSJB-MFC 129, M20. **I.** UNPSJB-MFC 94, M36. **J.** UNPSJB-MFC 344, M36. **K.** UNPSJB-MFC 93, M36. **L.** UNPSJB-MFC 345, M36. **M.** UNPSJB-MFC 262–263, M4. **N.** UNPSJB-MFC 264, M4. **Ñ.** UNPSJB-MFC 265, M4. **O.** UNPSJB-MFC 342, M4. **P.** UNPSJB-MFC 346, M4. **Q.** Observe la capa nodular indicada por la flecha; UNPSJB-MFC 266, M4. **R y S.** UNPSJB-MFC 272, M4. **A–F, I–Q.** Vistas laterales. **G, R.** Vistas apicales. **H, S.** Vistas basales. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017a, 2023).

*Clavator harrisii* var. *zavialensis* (Grambast-Fessard, 1980) Martín-Closas, 1996  
(Fig. 39A–G)

1980 *Stenochara zavialensis* nov. sp. Grambast-Fessard, p. 44, pl. 3, Figs 10–13.

1996 *Clavator harrisii* var. *zavialensis* (Grambast-Fessard, 1980) nov. comb. Martín-Closas, pp. 278–279, fig. 12.

2005 *Luzochara zavialensis* nov. comb. Pereira et Cabral, p. 176.

**Material.** En total se recuperaron 7 ejemplares de esta variedad. Dos especímenes en la muestra MCC8, del Miembro Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino en Cerro Castaño (Sección 2, Figs. 17A y 18, Tablas 2 y 3) y cinco ejemplares en la muestra M4 de los niveles superiores de la Formación Pozo D-129, en Sierra Silva (Figs. 19 y 21A, Tablas 2 y 3).

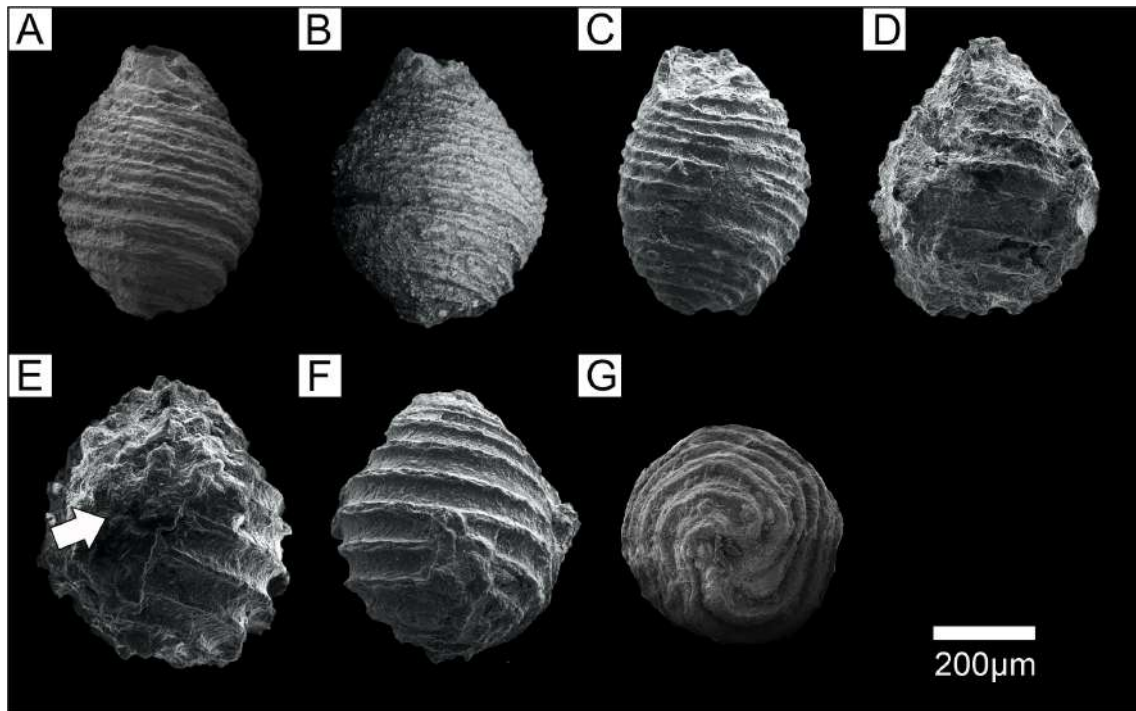
**Descripción.** Los girogonites clavatoroides extraídos tienen forma de botella, presentan una altura promedio aproximadamente de 349–643  $\mu\text{m}$  (media de 481  $\mu\text{m}$ ) y 387–561  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 411  $\mu\text{m}$ ), con un índice de isopolaridad de 115–131 (media de 122). En vista lateral, se observan nueve células espirales, estrechas, cóncavas, con suturas bicarenadas y de aproximadamente 30  $\mu\text{m}$  de ancho (Figs. 39A–C). En el ápice, las células se vuelven cilíndricas y se erigen hacia arriba para formar una pequeña proyección alrededor del poro apical. La base es redondeada. No se observó la placa basal (Fig. 39G), pero se sabe que en esta especie es unicelular (Martín-Closas, 1988).

**Observaciones.** Este morfotipo de fructificación, notablemente menos calcificado, representa la forma más derivada del linaje evolutivo de *Clavator harrisii* (Martín-Closas, 1996, 2000). Posteriormente, Pereira y Cabral (2005) propusieron el género *Luzochara* para incluir ejemplares desprovistos de cubierta utricular. Sin embargo, dicha asignación taxonómica no refleja con precisión la relación filogenética demostrada entre estas fructificaciones y *Clavator harrisii* (Martín-Closas, 2000; Trabelsi et al., 2010).

En los materiales analizados, el ejemplar asignado a *Clavator harrisii* var. *zavialensis*, procedente de la Formación Pozo D-129 (Fig. 39C), carece completamente de utrículo y presenta un tamaño y morfología muy similares a los ejemplares registrados en el Miembro Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino, en la Cuenca de Cañadón Asfalto (Fig. 39A–B). En cambio, los especímenes ilustrados en la Figura 39D–E

conservan aún un porcentaje considerable de la capa estructural. Esta variabilidad en el grado de cobertura utricular ya había sido observada en la población tipo de *C. harrisii* var. *zavialensis* de Zavial (Portugal) por Martín-Closas (2000) y se interpreta como un caso de polimorfismo simple dentro de un mismo taxón, resultado de distintos grados de calcificación. Esta tendencia sugiere una reducción progresiva de la calcificación a lo largo del intervalo Barremiano–Albiano (Martín-Closas, 1996; Pérez-Cano et al., 2020). En el estudio morfométrico de esta variedad se mantiene la relación de menor tamaño en los especímenes procedentes de la Formación Pozo D-129. Por ejemplo, los girogonites extraídos del Miembro Cerro Castaño presentan una altura de 519–643  $\mu\text{m}$  (media de 630  $\mu\text{m}$ ) y un ancho de 432–561  $\mu\text{m}$  (media de 507  $\mu\text{m}$ ), con un índice de isopolaridad (ISI) de 115–124 (media de 120). En cambio, los girogonites clavatoroides de la Formación Pozo D-129 miden entre 349 y 481  $\mu\text{m}$  de alto (media de 432  $\mu\text{m}$ ) y entre 287 y 411  $\mu\text{m}$  de ancho (media de 330  $\mu\text{m}$ ), con un ISI de 116–138 (media de 124).

**Distribución.** Los representantes más antiguos de *C. harrisii* var. *zavialensis*, aun formando poblaciones mixtas con sus variedades anagenéticas anteriores, *Clavator harrisii* var. *reyi* y *C. harrisii* var. *harrisii* fueron encontrados en el Aptiano inferior de la sección Río de Mouro (Cuenca Lusitana, Portugal) por Pereira y Cabral (2005, Pl. 1), quienes los asignaron a *Luzochara reyi* y *Flabellochara harrisii* respectivamente. Recientemente, Pérez-Cano et al. (2023) informaron sobre un conjunto que incluía *C. harrisii* var. *harrisii*, *C. harrisii* var. *reyi* y *C. harrisii* var. *zavialensis* en la parte superior del Aptiano inferior de la sección Arrifes en la Cuenca del Algarve, sur de Portugal. Poblaciones más homogéneas de *Clavator harrisii* var. *zavialensis* se encuentran junto con *Clavator harrisii* var. *harrisii* en depósitos del Aptiano superior–Albiano medio procedentes de España en Foz Calanda (Teruel) y Vilanova de Meià (Lleida), según lo informado por Martín-Closas (2000, 2015). También se ha informado en depósitos del Aptiano superior y del Albiano inferior de las localidades de Jebel Kebar, Jebel Koumine y Jebel Ksaïra en el centro de Túnez (Trabelsi et al., 2010; Trabelsi y Martín-Closas, 2012; Trabelsi et al., 2016). Grambast-Fessard (1980) también informó de esta variedad en los depósitos albianos de Zavial (Portugal), donde tiene su estratotipo. En la Patagonia fue identificado por primera vez en el marco de esta tesis en el Miembro Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino en la Cuenca de Cañadón Asfalto (De Sosa Tomas et al., 2017a).



**Figura 39.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). **A–G.** *Clavator harrisii* var. *zavalensis*. **A–B, G.** Especímenes recuperados del Miembro Cerro Castaño, Formación Cerro Barcino en el Cerro Castaño. **C–F.** Fructificaciones extraídas de la Formación Pozo D-129, Cerro Chenques en Sierra Silva. **A.** UNPSJB-MFC 96, MCC8. **B.** UNPSJB-MFC 343, MCC8. **C.** UNPSJB-MFC 271, M4. **D.** UNPSJB-MFC 267, M4. **E y F.** Mismo ejemplar fotografiado en lados opuestos, con la flecha se indican los restos del utrículo; UNPSJB-MFC 268, M4. **G.** UNPSJB-MFC 130, MCC8. **A–F.** Vistas laterales. **G.** Vista basal. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017a, 2023).

## Talos de carofitas

En el Miembro Bardas Coloradas de la Formación Los Adobes se recuperaron más de 200 porciones calcificadas de tubos cilíndricos (300  $\mu\text{m}$  de ancho medio) de las muestras S4M2, S4M3 y S6M1 (Fig. 13B). Estos se atribuyen aquí a entrenudos de talos acortados de carofitas (Fig. 40A–C; Tablas 2 y 3). Hasta el momento, no se han hallado fructificaciones adheridas a estos restos vegetativos en esta unidad. Sin embargo, considerando que el conjunto de girogonites asociado a los talos está compuesto exclusivamente por especies del género *Mesochara*, es probable que ambos tipos de restos estén relacionados. Esta hipótesis deberá confirmarse mediante la recuperación de ejemplares con talos y fructificaciones anatómicamente conectados, atribuibles a este género de caráceas primitivas. Otras macroalgas registradas en el análisis palinológico de la misma formación, en particular las representantes de Zygnematales, se descartan como posibles productoras de estos talos, ya que no presentan procesos de calcificación.

En la Formación Pozo D-129, en Cerro Chenques (Sierra Silva; Fig. 19), se recuperaron escasas porciones de talo de carofitas. En particular, en la muestra M4 (Fig. 21A), los fragmentos calcificados corresponden a entrenudos corticados cilíndricos, de entre 400 y 530  $\mu\text{m}$  de longitud y aproximadamente 200  $\mu\text{m}$  de ancho. Las células corticales son rectas, miden unos 40  $\mu\text{m}$  de ancho y se manifiestan como surcos cóncavos en la superficie del talo (Fig. 40L–M). Entrenudos de filoides atribuibles a *Clavator harrisii* var. *harrisii*, comparables con los restos aquí descritos, se ilustran en la Fig. 40D–K, correspondientes al Miembro Puesto La Paloma de la Formación Cerro Barcino, en la Cuenca de Cañadón Asfalto. Sin embargo, la mala conservación, sumada a la ausencia de nudos u otros caracteres diagnósticos (por ejemplo, rosetas de células aciculares), impide una asignación taxonómica precisa de estos restos vegetativos.

A continuación, se describe el único morfogénero reconocido en los depósitos estudiados.

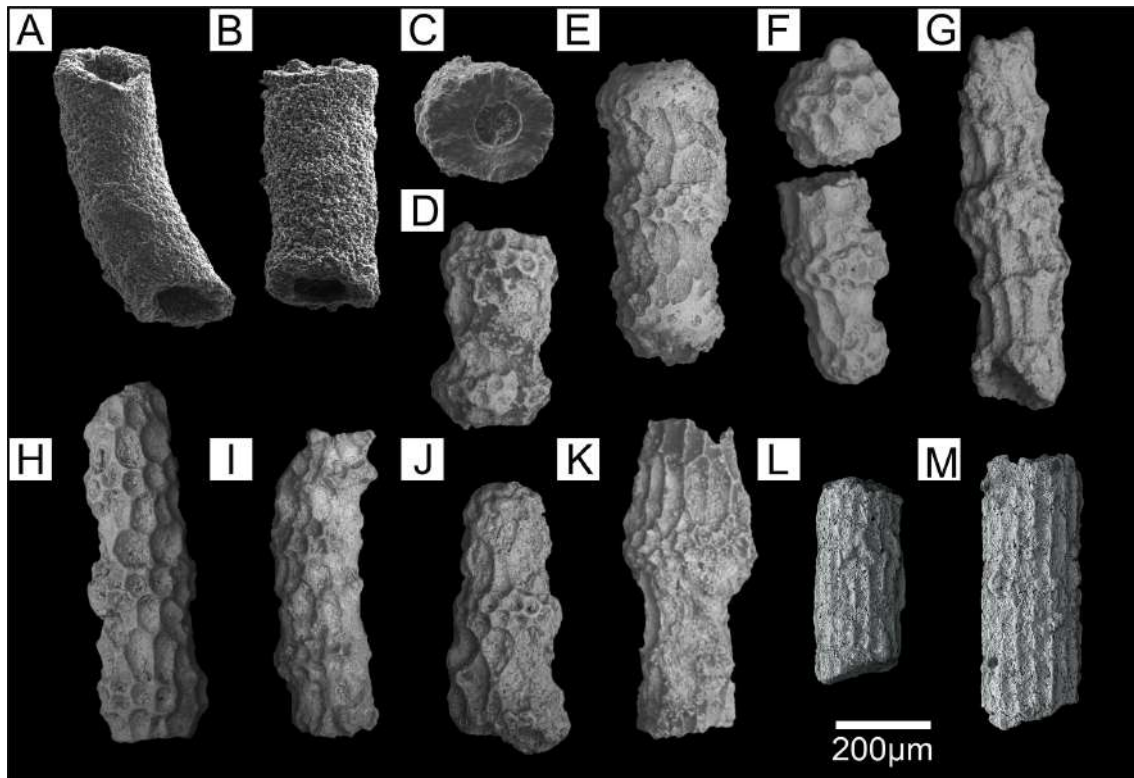
***Clavatoraxis* sp.**

(Fig. 40D–K)

**Material.** Se recuperaron más de 190 porciones de la muestra M36 y seis porciones de la muestra M1 del Miembro Puesto La Paloma (Sección 3 en Fig. 17A, Tablas 2 y 3).

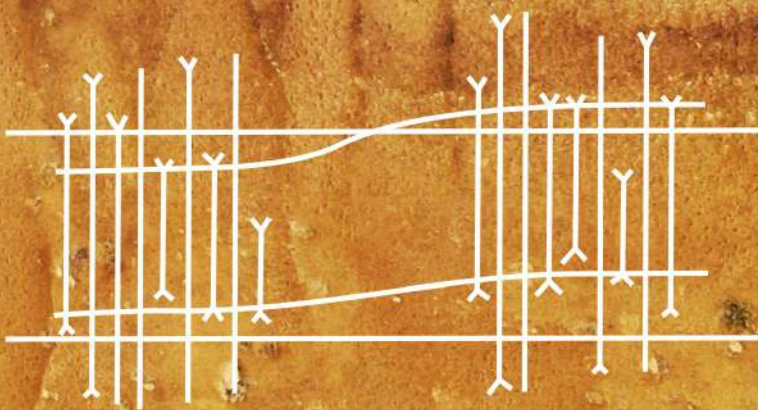
**Descripción.** Porciones calcificadas de talos verticilados, organizados en nodos con células en rosetas hemisféricas y aciculares (Fig. 40E–F) y entrenudos corticados sin rosetas. En vista lateral, las células corticales se entrelazan formando una línea en zig-zag (Fig. 40G, K). La longitud media de los entrenudos (medida entre dos nodos) es de 540  $\mu\text{m}$  y la longitud media de los nodos es de 200  $\mu\text{m}$  (Fig. 40). Las células internodales tienen 150  $\mu\text{m}$  de diámetro.

**Observaciones.** Estas porciones de talos probablemente correspondan a restos de filoides y no a ejes de primer orden, como demuestran Martín-Closas y Diéguez (1998). Estos autores atribuyeron a las clavatoráceas los filoides que muestran rosetas aciculares en los nudos y entrenudos corticados sin rosetas. De hecho, cuatro especímenes con fructificaciones de *Clavator harrisii* aquí ilustrados (Fig. 38I–L), en conexión anatómica con sus filoides muestran caracteres morfológicos idénticos a los de *Clavatoraxis* sp.



**Figura 40.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). **A–M.** Porciones de talos de carofitas. **A–C.** Talos acortizados indeterminados, procedentes del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes (Sierra de La Manea). **D–K.** *Clavatoraxis* sp., Miembro Puesto La Paloma, Formación Cerro Barcino (Paso de Indios). **L–M.** Talos cortizados indeterminados, recuperados de la Formación Pozo D-129 (Cerro Chenques, Sierra Silva). **A–B.** UNPSJB-MFC 228–229, muestra S4M3. **C.** UNPSJB-MFC 230, muestra S4M2. **D.** UNPSJB-MFC 347, M36. **E.** UNPSJB-MFC 123, muestra M36. **F.** UNPSJB-MFC 124, muestra M36. **G.** UNPSJB-MFC 125, muestra M36. **H.** UNPSJB-MFC 126, muestra M36. **I.** UNPSJB-MFC 348, muestra M36. **J.** UNPSJB-MFC 349, muestra M36. **K.** UNPSJB-MFC 350, muestra M36. **L.** UNPSJB-MFC 269, muestra M4. **M.** UNPSJB-MFC 270, muestra M4. **A–B, D–M.** Vistas longitudinales de los talos. **C.** Sección transversal del entrenudo. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017a, 2022, 2023).

## 7.2-RESULTADOS: BIOESTRATIGRAFÍA



## **7. 2-Bioestratigrafía**

En esta sección se presenta el ordenamiento bioestratigráfico de las asociaciones de carofitas reconocidas en las unidades continentales cretácicas estudiadas en ambas cuencas: CCA y CGSJ. La Figura 41 muestra la distribución estratigráfica de las especies identificadas en las distintas localidades y la correlación propuesta basada en el análisis de las asociaciones de carofitas.

### **7. 2. 1-Cuenca de Cañadón Asfalto**

#### **7. 2. 1. a-Formación Los Adobes- Miembro Bardas Coloradas**

En esta unidad, las especies reconocidas dentro de la asociación no constituyen buenos indicadores bioestratigráficos. No obstante, resulta particularmente relevante la presencia de *Mesochara stipitata*, cuyo rango de distribución estratigráfica se encuentra, hasta el momento, limitado al Cretácico Inferior. Li Sha et al. (2018) incluyeron esta especie en el intervalo Berriasiano–Barremiano en distintas regiones del mundo (Japón, China, Alemania y Argentina). Posteriormente, su identificación en la Formación Xiagou (Li Sha et al., 2020) sugirió una extensión de su biocrón hasta el Aptiano temprano. Las relaciones estratigráficas y los antecedentes cronoestratigráficos disponibles (ver apartado 5. 1. a-Antecedentes cronoestratigráficos) permitieron proponer, en el marco de esta tesis, una edad barremiana como la más probable para los depósitos que contienen las asociaciones de carofitas aquí estudiadas (De Sosa Tomas et al., 2022a). Además, esta asociación homogénea resulta particularmente destacable para el intervalo considerado, ya que durante el Cretácico Temprano las asociaciones de carofitas estuvieron dominadas por la familia Clavatoraceae, especialmente en lagos de latitudes bajas de las cuencas peritéticas. En cambio, en latitudes más altas, los ensambles de carofitas estuvieron conformados principalmente por caráceas primitivas, con una diversidad reducida de clavatoráceas. Desde esta perspectiva biogeográfica, la asociación de carofitas estudiada en la Formación Los Adobes (CCA) es muy representativa, ya que está compuesta exclusivamente por varias especies del género *Mesochara*, una carácea considerada el ancestro de las especies modernas de la subfamilia Charoidae.

Como información adicional, en las muestras palinológicas estudiadas en los niveles con carofitas no se registraron granos de polen de angiospermas primitivas, que en Argentina se reconocen a partir del Barremiano tardío. En cambio, se identificaron abundantes granos de polen de gimnospermas (ver apartado 7. 4-Sedimentología, tafonomía y

paleoecología), lo cual es consistente con el registro de maderas gimnospermas en el Miembro Bardas Coloradas, en la localidad de Aguada La Piedra (Brea et al., 2016).

### **7. 2. 1. b-Formación Cerro Barcino-Miembro Puesto La Paloma y Miembro Cerro Castaño**

En las asociaciones estudiadas se destaca la presencia de *Clavator harrisii*, una especie que representa un linaje evolutivo de importancia bioestratigráfica en el Cretácico Temprano, caracterizado por distintas variedades que evidencian una descalcificación progresiva del utrículo (considerada un carácter apomórfico a lo largo del intervalo Barremiano–Albiano, Martín-Closas, 1996). La variedad *harrisii*, la más temprana registrada en esta unidad, presenta utrículos bien calcificados o parcialmente calcificados, y se ha documentado formando asociaciones homogéneas principalmente desde el Barremiano hasta el Albiano medio en Europa (Martín-Closas, 2000). El morfotipo *reyi*, de aparición más tardía (Barremiano tardío–Aptiano temprano), se caracteriza por utrículos débilmente calcificados, mientras que los girogonites permanecen completamente calcificados. Por su parte, la variedad más moderna, *zavialensis* (Aptiano temprano–Albiano medio, según Pérez-Cano et al., 2023), incluye principalmente girogonites desprovistos de utrículo y con células cóncavas, excepto en el ápice, donde forman un engrosamiento de células tubulares conocido como *Ringstruktur*, según la denominación de Schudack (1993).

La flora clavatoroide de los niveles inferiores de la Formación Cerro Barcino incluye formas con estados variables de calcificación. Los utrículos de la variedad *harrisii* dominan claramente los ensambles, mientras que en el Miembro Cerro Castaño sólo se encuentran unos pocos ejemplares de *C. harrisii* var. *zavialensis*. La ausencia de *C. harrisii* var. *reyi* en Argentina contrasta con la abundancia de este morfotipo en las cuencas peritetianas de edades similares.

Las especies *Clavator harrisii*, *Sphaerochara verticillata* y *Mesochara symmetrica*, reportadas en esta tesis (Fig. 41), han sido registradas también en depósitos no marinos del Aptiano en las Montañas Rocosas de América del Norte (Peck, 1957). Los ejemplares de *Clavator harrisii* provenientes de esa localidad muestran utrículos débilmente calcificados y Peck (1957, Lámina 2, Fig. 17) incluso ilustró un girogonite bien calcificado pero desprovisto de utrículo, que probablemente correspondería a la variedad *reyi*.

Asimismo, las floras de carofitas de la Formación Cerro Barcino pueden compararse con las registradas en la Formación Escucha, en la Cordillera Ibérica Oriental (España), y en la Formación Kebar (Túnez), estudiadas por Martín-Closas (1988), Tibert et al. (2013) y Trabelsi et al. (2010, 2016), respectivamente. Estas tres floras comparten varios taxones, entre ellos *Clavator harrisii*, incluyendo las variedades *harrisii* y *zavialensis*, así como *Sphaerochara verticillata*.

En función de las variedades registradas de *Clavator harrisii* y de la correlación de las asociaciones estudiadas con floras del Cretácico Inferior de América del Norte, Europa y el norte de África, se atribuyeron los niveles fértiles de la Formación Cerro Barcino, en la zona de Paso de Indios, al intervalo estratigráfico Aptiano–Albiano inferior (De Sosa Tomas et al., 2017a) en el marco de esta tesis. Esta asignación resulta coherente con las edades de cristalización obtenidas mediante dataciones U-Pb en circones publicadas posteriormente (Krause et al., 2020; Umazano et al., 2025; Villegas et al., en prensa).

Hasta el momento, no se han reconocido girogonites clavatoroides de la variedad *Clavator harrisii* var. *zavialensis* en el Miembro Puesto La Paloma, lo que sugiere que una edad aptiana sería la más probable para el miembro inferior de la Formación Cerro Barcino.

Además de fructificaciones y talos de carofitas, en muestras correspondientes al Miembro Puesto La Paloma se registró la presencia de palinomorfos, entre los que se identificaron granos de polen de angiospermas primitivas (ver apartado 7. 4-Sedimentología, tafonomía y paleoecología).

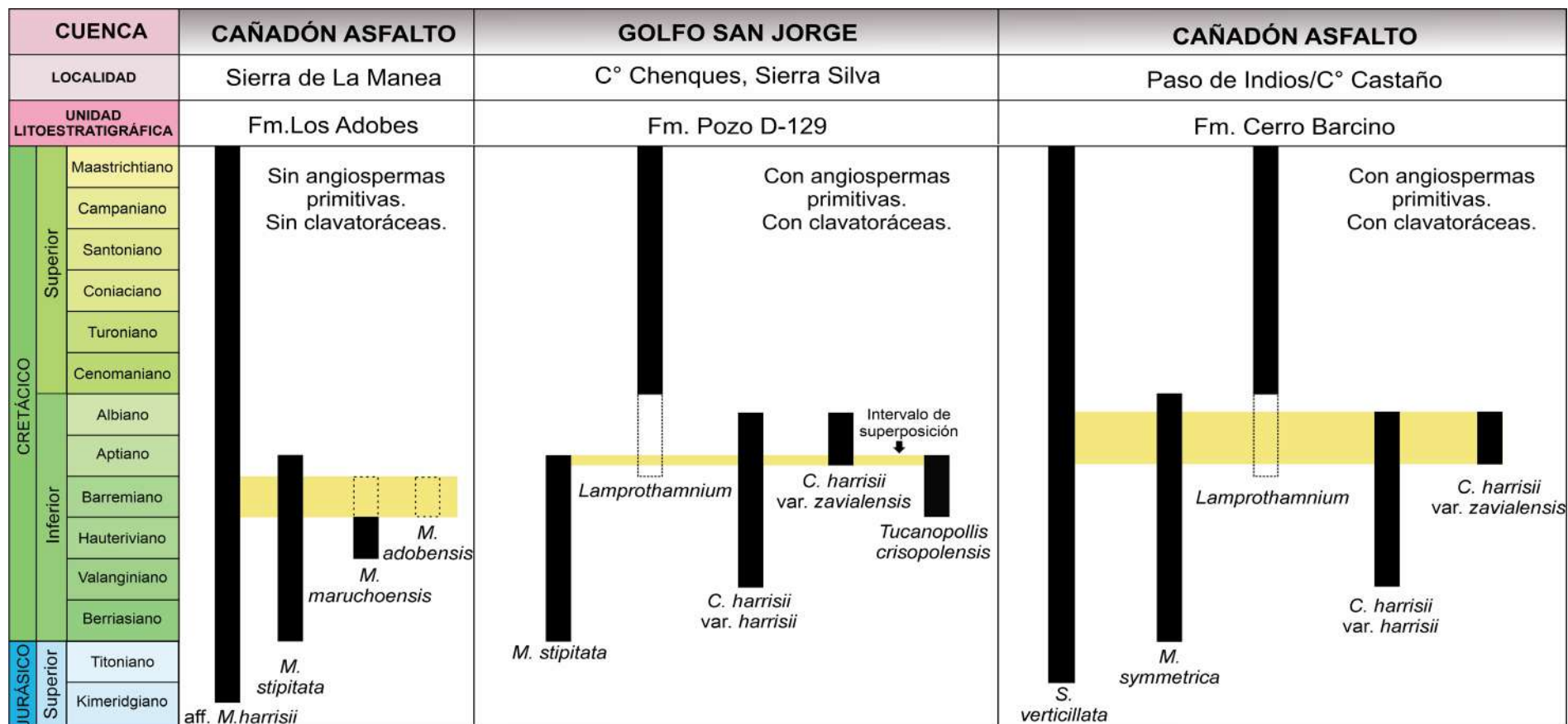
## 7. 2. 2-Cuenca del Golfo San Jorge

### 7. 2. 2. a- Formación Pozo D-129

En los depósitos cuspidales de esta unidad aflorantes en Sierra Silva se identificaron cuatro taxones de carofitas: *Mesochara stipitata*, *Lamprothamnium? barcinensis*, *Clavator harrisii* var. *harrisii* y *C. harrisii* var. *zavialensis*. La especie *M. stipitata* ha sido registrada principalmente en depósitos del Barremiano de Asia y Europa. Recientemente, Li et al. (2020) extendieron su distribución estratigráfica al Aptiano inferior de China. Esta especie fue identificada también en el Barremiano de Argentina, como se mencionó previamente, en ensambles compuestos exclusivamente por especies de Characeae pertenecientes al género *Mesochara*, en la Formación Los Adobes (De Sosa Tomas et al., 2022a).

El género *Lamprothamnium*, también perteneciente a las Characeae, cuenta con sus primeros representantes bien documentados en el Cretácico Superior de China (*L. ellipticum*, Li y Martín-Closas en Li et al., 2016). La presencia de este género en depósitos del Cretácico Inferior de Texas (Soulié-Märsche, 1994) y de Argentina (De Sosa Tomas et al., 2017, 2023) sigue siendo incierta y requiere confirmación mediante la documentación de la placa basal simple.

*Clavator harrisii*, como ya se ha mencionado, se distribuye desde el Valanginiano hasta el Albiano y presenta una sucesión gradual (anagenética) de morfotipos con distintos grados de calcificación del utrículo, lo cual le confiere interés bioestratigráfico. Las poblaciones de *C. harrisii* en los niveles superiores de la Formación Pozo D-129 incluyen ejemplares con utrículo completo (var. *harrisii*), junto con girogonites desnudos correspondientes a la variedad *zavialensis*. Fructificaciones de *C. harrisii* var. *harrisii* dominan la asociación, mientras que sólo unos pocos ejemplares corresponden a la var. *zavialensis*. La superposición de los datos bioestratigráficos obtenidos en estudios palinológicos previos, junto con la información aportada por las carofitas aquí analizadas, permitió proponer una edad aptiana temprana para la sucesión estudiada (De Sosa Tomas et al., 2023; Fig. 41).



**Figura 41.** Distribución estratigráfica de las especies reconocidas en las localidades estudiadas. Los intervalos en línea punteada representan rangos inferidos a partir de relaciones estratigráficas y antecedentes cronoestratigráficos (*M. adobensis* y *M. maruchoensis*). En el caso de *Lamprothamnium*, el intervalo representado con línea discontinua representa la asignación sujeta a la documentación de la placa basal para los ejemplares estudiados en las cuencas patagónicas. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2023).



## 7.3 - RESULTADOS: PALEOBIOGEOGRAFÍA

## 7. 3-Paleobiogeografía

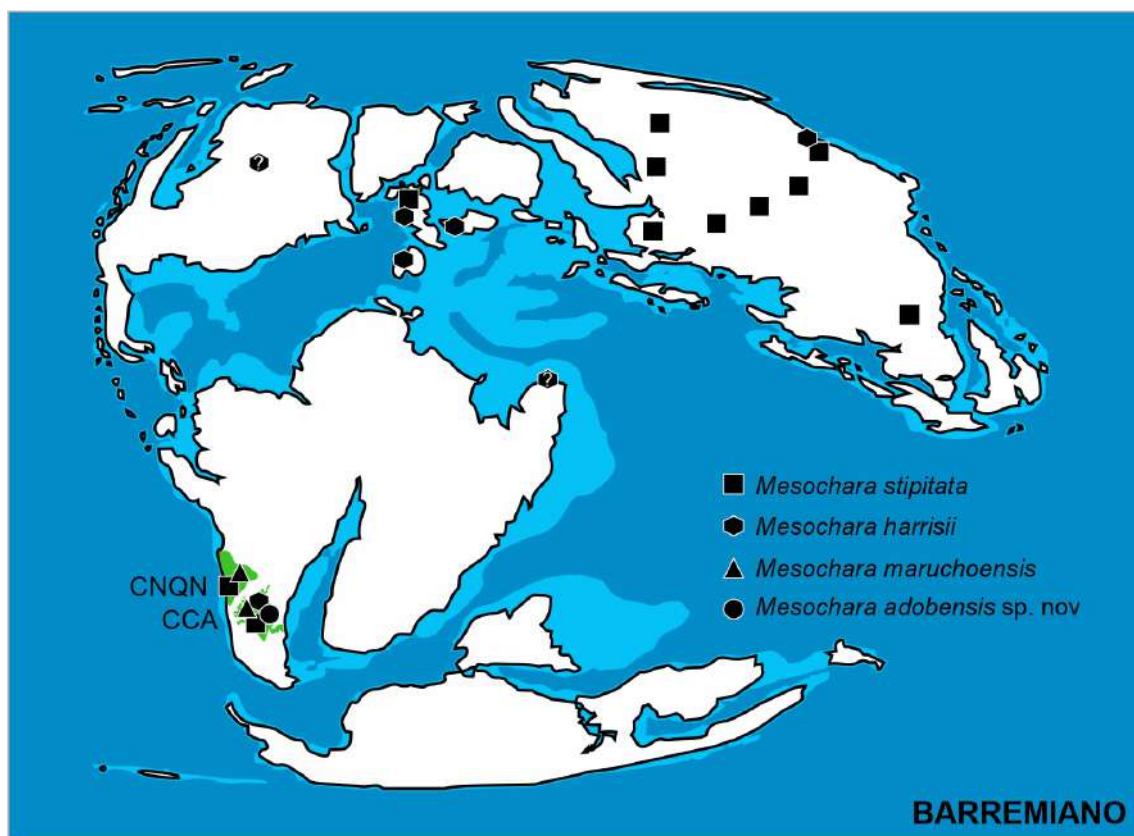
En esta sección se analizan las relaciones paleobiogeográficas de las especies reconocidas en las asociaciones de carofitas estudiadas, las cuales fueron recuperadas de unidades cretácicas no marinas aflorantes en las cuencas de Cañadón Asfalto y del Golfo San Jorge. En ambas cuencas se destaca la abundancia y diversidad de especies de caráceas ancestrales, representadas por los géneros *Sphaerochara*, *Mesochara* y *Lamprothamnium*. Este rasgo parece distinguir de manera clara a las floras de carofitas del Barremiano–Aptiano de Patagonia respecto de sus equivalentes en las cuencas peritéticas, donde la familia dominante es Clavatoraceae.

### 7. 3. 1-Cuenca de Cañadón Asfalto

#### 7. 3. 1. a-Formación Los Adobes- Miembro Bardas Coloradas

La asociación de carofitas estudiada incluye cuatro especies del género *Mesochara*. Entre ellas se encuentran *Mesochara adobensis* y *Mesochara maruchoensis*, especies consideradas hasta el momento endémicas de Patagonia (Fig. 42), siendo esta última registrada tanto en la Cuenca de Cañadón Asfalto como en la Cuenca Neuquina (Simeoni y Musacchio, 1986; Musacchio, 1995). En cambio, las otras especies de *Mesochara* reconocidas en el ensamble (*Mesochara stipitata* y aff. *Mesochara harrisii*) presentan una distribución cosmopolita o subcosmopolita, con múltiples registros en la región del Tetis, en Asia y posiblemente en América del Norte.

*Mesochara stipitata*, bien representada en el intervalo Barremiano–Aptiano de Chubut, es una especie con amplia distribución geográfica. Su primer registro proviene del Berriasiano de Alemania (Feist y Schudack, 1991), y posteriormente ha sido identificada en China (Cuenca de Jiuquan), Japón y América del Sur (cuencas Neuquina, Cañadón Asfalto y Golfo San Jorge) durante el intervalo Hauteriviano–Aptiano temprano (Musacchio, 1990, 1993; Kubota, 2005; Li et al., 2018, 2020; De Sosa Tomas et al., 2022a). Esta distribución es comparable a la observada en otras especies cosmopolitas, como *Atopochara trivolvis* y *Clavator harrisii* (Martín-Closas y Wang, 2008; Martín-Closas, 2015). En cuanto a aff. *Mesochara harrisii*, este constituye el primer registro de la especie en Sudamérica, extendiendo su distribución geográfica al Gondwana occidental (Fig. 42).



**Figura 42.** Distribución geográfica de las especies recuperadas del Miembro Bardas Coloradas de la Formación Los Adobes, en la CCA. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a). Abreviaturas: CNQN: Cuenca Neuquina; CCA: Cuenca de Cañadón Asfalto.

### 7. 3. 1. b-Formación Cerro Barcino-Miembro Puesto La Paloma y Miembro Cerro Castaño

En esta unidad, correspondiente a depósitos del Cretácico Temprano de Chubut, se registraron asociaciones más diversas, con taxones bien representados pertenecientes a los géneros *Clavator*, *Sphaerochara*, *Mesochara* y *Lamprothamnium?* (Fig. 43). Cabe destacar que la especie *Lamprothamnium?* *barcinensis* probablemente sea endémica de la Patagonia argentina. Este taxón fue identificado originalmente en la Formación Cerro Barcino (De Sosa Tomas et al., 2017a) y posteriormente también fue registrado en los niveles superiores de la Formación Pozo D-129 (De Sosa Tomas et al., 2023).

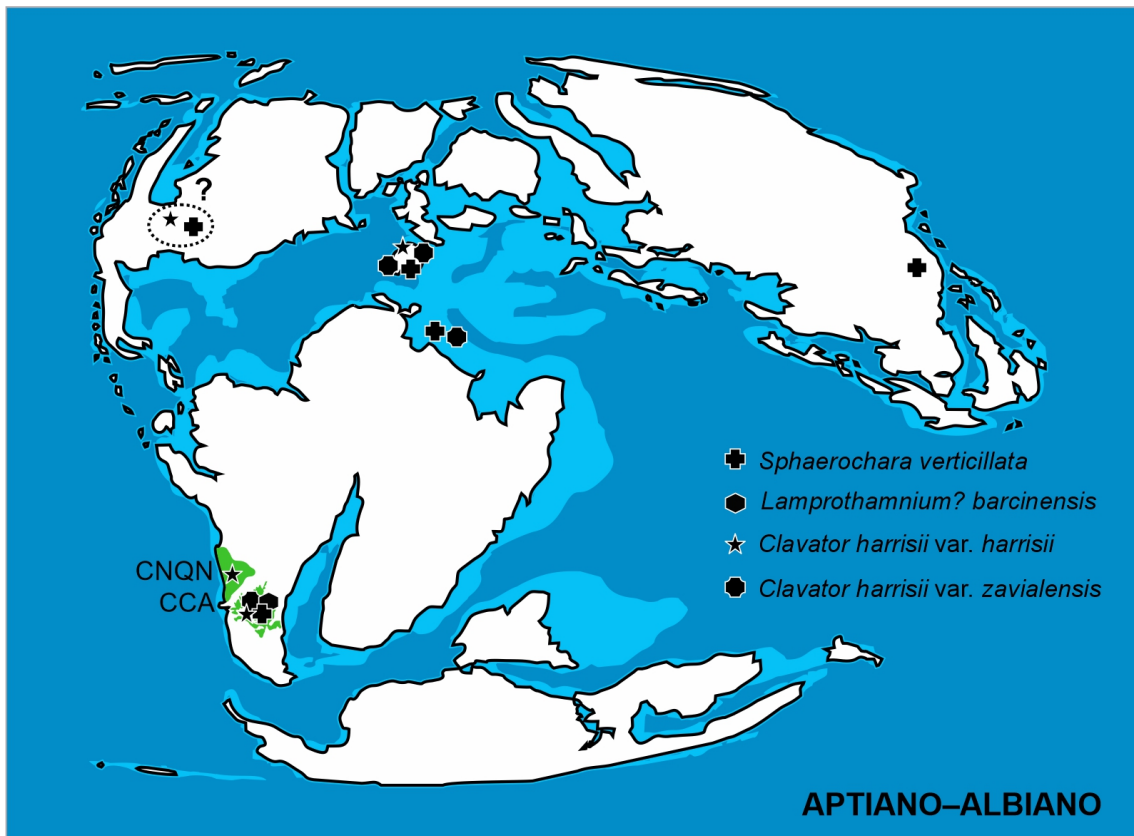
En la Formación Cerro Barcino, esta especie se encuentra asociada a otras de distribución cosmopolita o subcosmopolita, como *Sphaerochara verticillata* y *Clavator harrisii*, que permiten establecer correlaciones intercontinentales entre Asia, Europa, África y América del Sur y posiblemente también con América del Norte (Fig. 43).

*Sphaerochara verticillata*, además de estar presente en la Formación Cerro Barcino, ha sido reconocida en depósitos que abarcan desde el Jurásico (Peck, 1947) hasta el Cretácico Superior (Karczewska y Ziemińska-Tworzydło, 1970; Schudack, 1987, 1993; Feist et al., 1995; Martín-Closas, 2000; Trabelsi et al., 2010, 2016).

Como se mencionó anteriormente, de particular interés para esta tesis es la especie evolutiva *Clavator harrisii*, descrita por primera vez en depósitos del Valanginiano en el ámbito de la región del Tetis, donde mostró una aparente distribución endémica, considerada el centro de diversificación de esta familia (Martín-Closas, 2015). Posteriormente, durante el Hauteriviano–Barremiano tardío, esta especie habría experimentado una expansión hacia el este, siendo reportada en varias provincias de China, además de Europa y el norte de África. Durante el Aptiano, *C. harrisii* fue registrada en Europa, Asia, África, América del Norte y América del Sur (Martín-Closas y Serra-Kiel, 1991; Musacchio, 2000; Martín-Closas y Wang, 2008; Martín-Closas, 2015; De Sosa Tomas et al., 2017a, 2023), alcanzando su máxima distribución cosmopolita.

Los registros sudamericanos indican que la variedad *C. harrisii* var. *harrisii* fue inicialmente reconocida en las cuencas patagónicas del Barremiano y Aptiano de Argentina (Musacchio, 1972; Musacchio y Chebli, 1975; Musacchio y Palamarczuk, 1975; Hechem et al., 1987). Más tarde, esta variedad fue reportada, aunque no ilustrada en la cuenca de Potiguar, Brasil (Musacchio y Viviers, 1993).

De especial interés resulta la variedad *C. harrisii* var. *zavialensis*, la forma más avanzada del linaje, que inicialmente se consideraba restringida al intervalo estratigráfico entre el Aptiano superior y el Albiano inferior en Portugal, España y Túnez. Esta hipótesis fue descartada tras su reconocimiento en los depósitos del Miembro Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino, CCA, donde fue descrita por primera vez fuera del dominio del Tetis (De Sosa Tomas et al., 2017a). Posteriormente, esta variedad fue identificada también en depósitos del Aptiano inferior de Portugal (Pérez-Cano et al., 2023) y en la Formación Pozo D-129, CGSJ (De Sosa Tomas et al., 2023). Estos hallazgos evidencian la prevalencia del carácter cosmopolita de la especie durante el intervalo Aptiano–Albiano temprano (Figs. 43 y 44).



**Figura 43.** Distribución geográfica de las diferentes especies recuperadas de los miembros Puesto La Paloma y Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino en la CCA. La línea punteada y el signo de interrogación indican un probable registro de las especies para el intervalo considerado. En verde se señala la posición aproximada de las cuencas estudiadas. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017a). Abreviaturas: CNQN: Cuenca Neuquina; CCA: Cuenca de Cañadón Asfalto.

## 7.3. 2-Cuenca del Golfo San Jorge

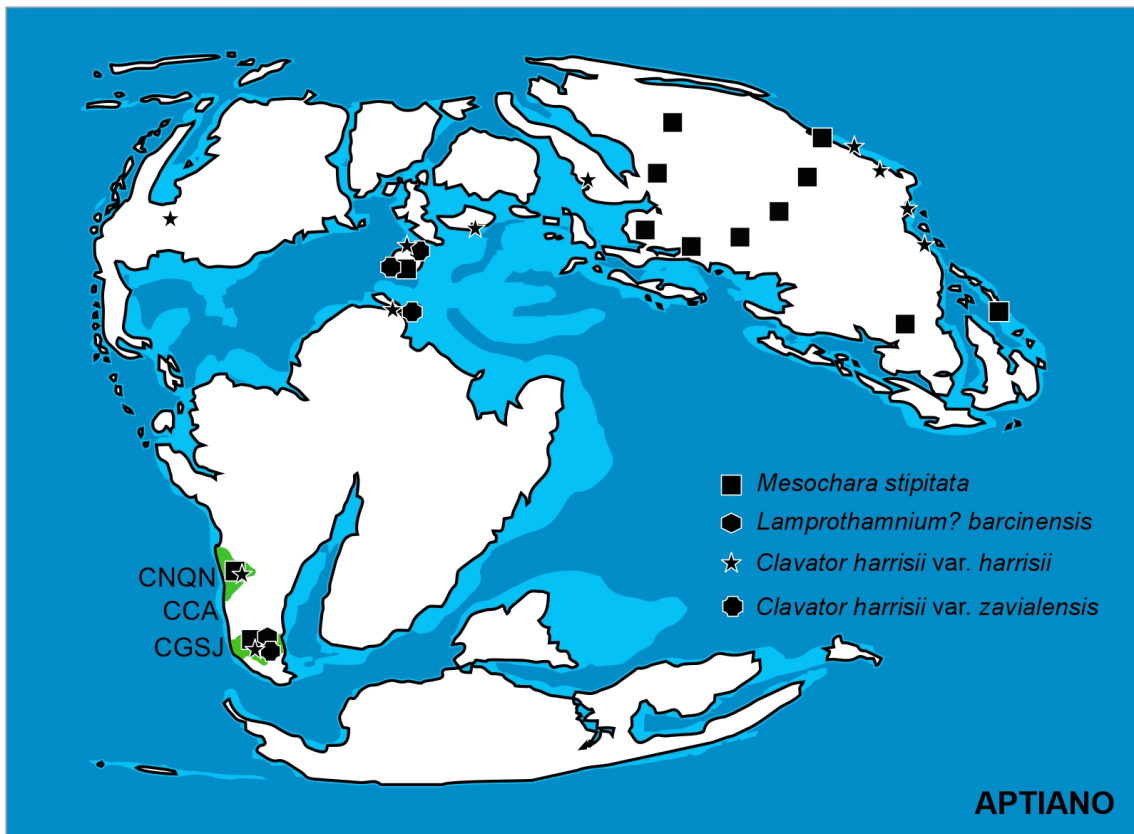
### 7.3. 2. a-Formación Pozo D-129

En esta unidad se reconocieron fructificaciones de *Mesochara stipitata*, *Lamprothamnium? barcinensis* y *Clavator harrisii*, con representantes de dos de sus variedades (var. *harrisii* y var. *zavialensis*). También se registra la aparición conjunta de taxones de carácter endémico (*L.? barcinensis*) junto con aquellos de distribución cosmopolita (*M. stipitata* y *C. harrisii*), lo que parece ser un rasgo compartido por las asociaciones de carofitas de las unidades cretácicas de Patagonia (Fig. 44). Las especies cosmopolitas o subcosmopolitas resultan de interés para la correlación intercontinental entre Asia, Europa, América del Norte y América del Sur para el Aptiano temprano en este caso particular.

Como se mencionó, el archipiélago peritetiano habría sido un centro de diversificación de las Clavatoraceae. Solo unos pocos taxones de esta familia llegaron al este de Asia (por ejemplo, China) y al continente americano, alcanzando su máxima extensión biogeográfica durante el intervalo Barremiano–Aptiano (Martín-Closas y Serra-Kiel, 1991; Musacchio, 2000; Martín-Closas y Wang, 2008; Martín-Closas, 2015; De Sosa Tomas et al., 2017a).

El registro de la variedad *C. harrisii* var. *zavialensis* en este caso corresponde al registro más austral (Fig. 44). Asimismo, el registro de *Mesochara stipitata* en la Formación Pozo D-129 de la Cuenca del Golfo San Jorge reafirma su presencia en el Cretácico Inferior de la Patagonia y representa, hasta el momento, su distribución más austral.

Otros grupos de microfósiles estudiados en la misma sección aflorante de la Formación Pozo D-129 incluyen taxones característicos del norte de Gondwana, como *Tucanopollis crisopolensis* y *Stellatopollis* (Vallati, 2013). Esta afinidad paleobiogeográfica fue considerada por Carignano et al. (2017), quienes observaron una notable semejanza entre los ostrácodos presentes en esta unidad y las faunas coetáneas registradas en depósitos del Cretácico en Brasil y África.



**Figura 44.** Distribución geográfica de las diferentes especies recuperadas de los niveles superiores de la Formación Pozo D-129 en la CGSJ. En verde se indica la posición aproximada de las cuencas estudiadas. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2023). Abreviaturas: CNQN: Cuenca Neuquina; CCA: Cuenca de Cañadón Asfalto; CGSJ: Cuenca del Golfo San Jorge.

*Chara horrida*, imagen tomada de  
Sven Dahlke

7.4-RESULTADOS:  
SEDIMENTOLOGÍA  
TAFONOMÍA  
Y PALEOECOLOGÍA

## **7. 4-Sedimentología, tafonomía y paleoecología**

En esta sección se integran la información y los resultados obtenidos para las cuatro formaciones analizadas en las localidades indicadas en la Figura 12. Tal como se mencionó previamente, las formaciones Los Adobes, Cerro Barcino y Pozo D-129 resultaron fértiles en carofitas (De Sosa Tomas et al., 2017a, 2022a, 2023). En estas unidades se registraron, además otros grupos de microfósiles que incluyen palinomorfos, megasporas de licofitas, ostrácodos y gasterópodos, los cuales son ilustrados y analizados en este apartado con el objetivo de contribuir a la reconstrucción paleoambiental e inferir las condiciones paleoecológicas en los sistemas lacustres estudiados.

Si bien no se han recuperado carofitas en la Formación Lago Colhué Huapi, se identificaron numerosos restos paleobotánicos (incluyendo megaflores, mesofósiles y palinomorfos) que resultaron de gran interés para la interpretación paleoambiental (Vallati et al., 2016, 2017; De Sosa Tomas et al., 2017c; Vallati et al., 2020).

### **7. 4. 1-Cuenca de Cañadón Asfalto**

#### **7. 4. 1. a-Formación Los Adobes- Miembro Bardas Coloradas**

En la localidad de Sierra de La Manea (1 en Fig. 12, Figs. 13 y 45) se estudiaron depósitos interpretados como los niveles superiores del Miembro Bardas Coloradas de la Formación Los Adobes. En esta zona prevalecen pequeñas lomadas o “morros” (Fig. 14A–C) y geoformas de aspecto “*badland*” (Fig. 14D). Los depósitos asociados a estas geoformas incluyen litologías apropiadas para la búsqueda de carofitas, como pelitas grises a verdosas o gris-amarillentas. Sin embargo, no siempre presentan buenos afloramientos para levantar un perfil. Por ese motivo se diferencian los SITIOS muestreados (por ejemplo, S1, S2, S4, S6) del PERFIL estudiado (P1, 43°10'35.00"S; 68°48'50.00"O). En el perfil aquí ilustrado (Fig. 45), se indica con un asterisco el nivel estratigráfico equivalente a los depósitos muestreados en los otros sitios.

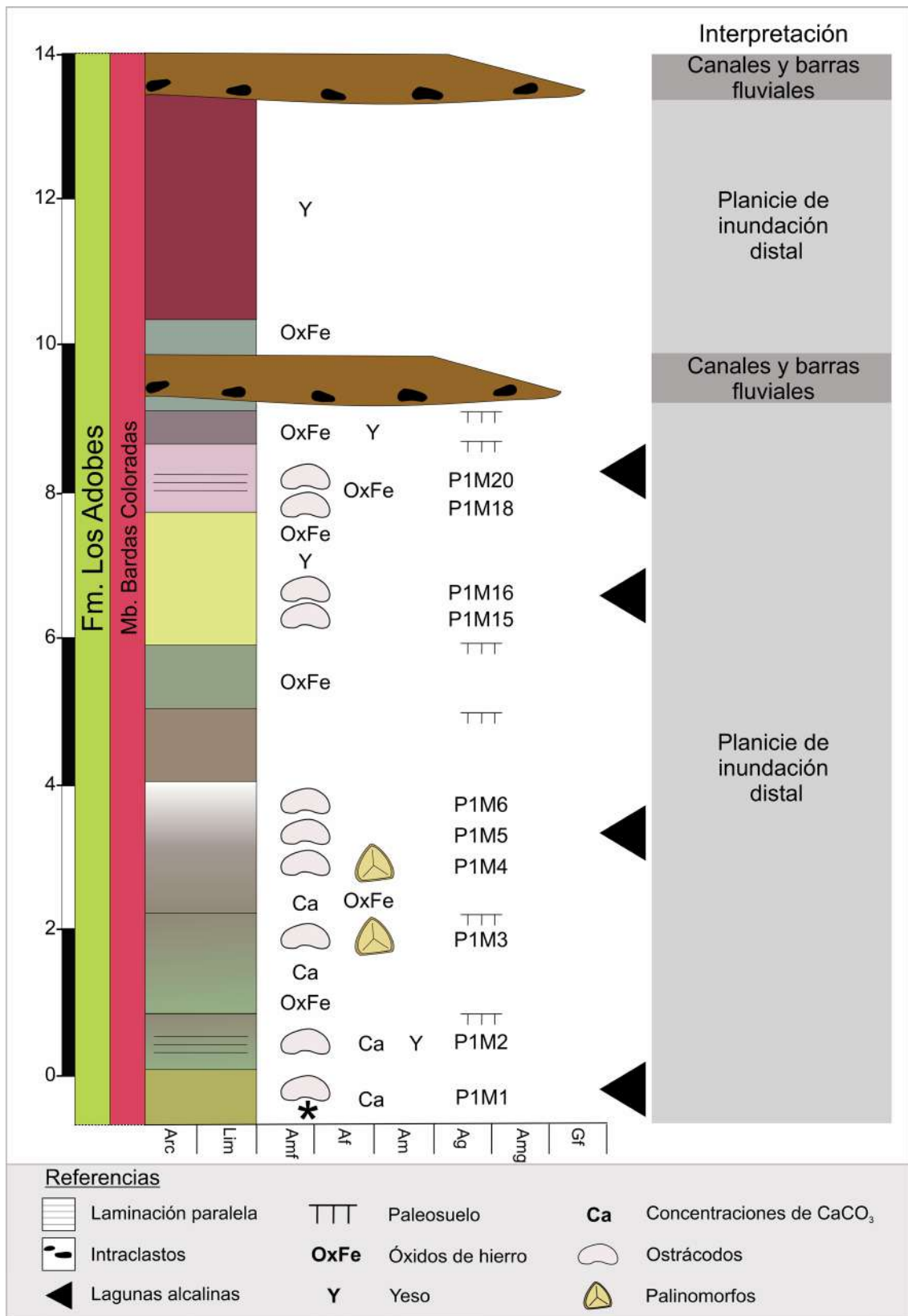
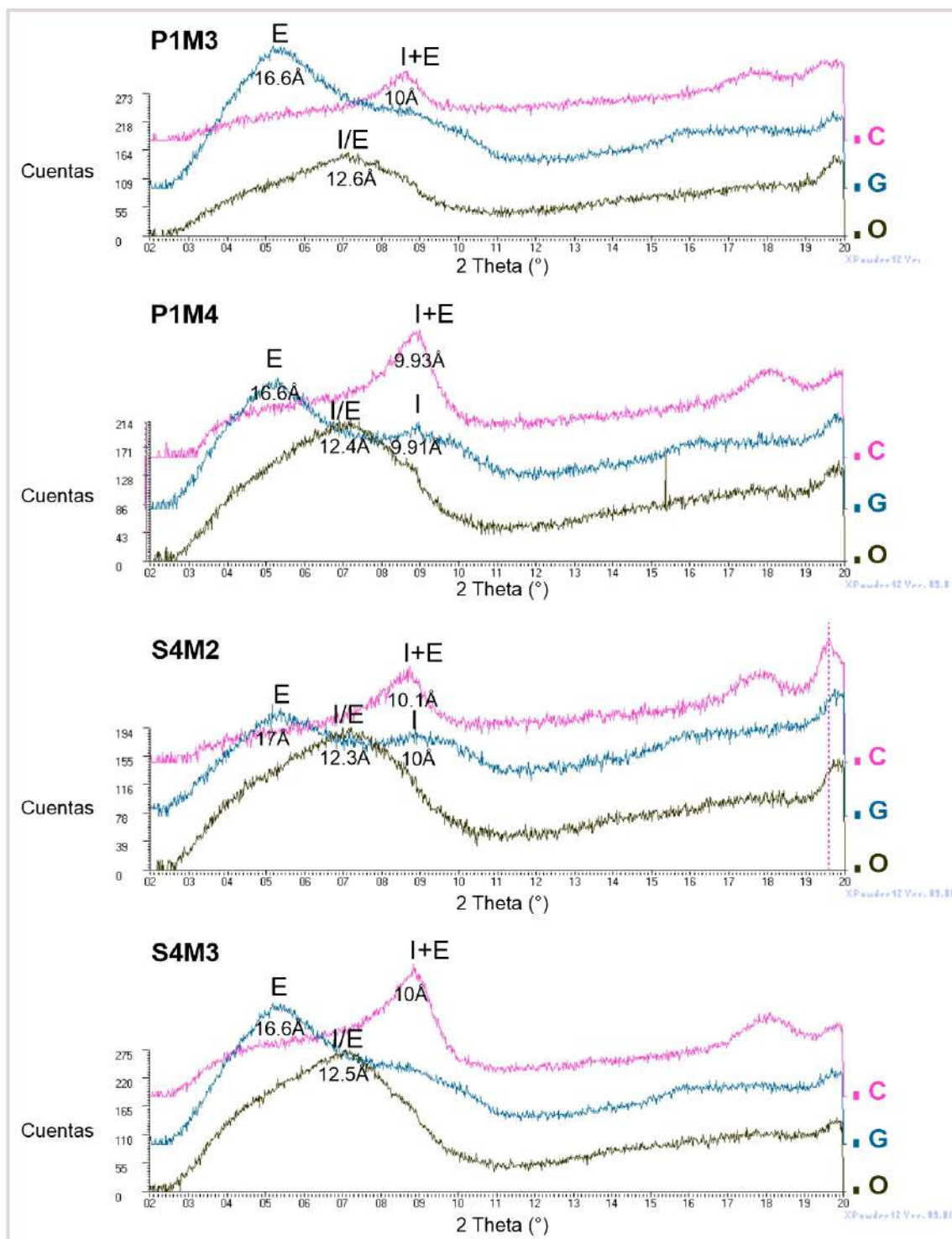


Figura 45. Continúa en página siguiente.

**Figura 45.** Perfil estratigráfico estudiado en Sierra de La Manea (CCA) con las interpretaciones paleoambientales. Los colores representados en los intervalos del perfil con igual tamaño de grano corresponden a la coloración observada en campo. El \* indica en el perfil el nivel equivalente de donde provienen las carofitas de los sitios (S1, S2, S4 y S6). Abreviaturas: Arc: arcilla; Lim: limo; Amf: arena muy fina; Af: arena fina; Am: arena media; Ag: arena gruesa; Amg: arena muy gruesa; Gf: grava fina. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a).

La sección estudiada tiene ~14 m de espesor, con base no expuesta, y consiste en una sucesión monótona de pelitas, sólo interrumpida en la parte superior por dos capas que presentan una base erosiva y tendencia granodecreciente hacia arriba, que va desde un conglomerado a arenisca gruesa (Fig. 45). Las pelitas se encuentran formando cuerpos tabulares y generalmente macizos, que en ocasiones contienen laminaciones paralelas, en algunos casos muy bien conservadas. Cambian de color verdoso a rojizo y ambos coexisten a menudo dentro de una misma capa, generando un patrón moteado irregular. Alternadamente, estas pelitas contienen glauconitas de hierro (III), así como concentraciones de carbonato de calcio y abundante yeso fibroso. Como se mencionó, los depósitos muestreados forman parte de una sucesión homogénea de pelitas poco consolidadas que le dan a los afloramientos un aspecto de tipo “*badlands*” (Fig. 14).

Para determinar la composición mineralógica específica de las arcillas de estos niveles se realizaron estudios de difracción de rayos X (Fig. 46) sobre muestras fértiles en carofitas y palinomorfos. Los difractogramas corresponden a las muestras fértiles en palinomorfos M3 y M4 del Perfil 1 (P1M3 y P1M4), así como a las muestras fértiles en carofitas de la Sección 4 (S4M2 y S4M3). En los cuatro difractogramas se observan curvas con perfiles asimétricos y picos de alta intensidad, característicos de la presencia de interstratificados irregulares de illita/esmectita (I/E) con máximos en torno a 12,3–12,6 Å y un claro predominio de esmectita. Esta interpretación se basa en los desplazamientos observados en las muestras sometidas a tratamientos de glicolado y calcinado. En los preparados glicolados, la expansión de la esmectita se manifiesta con picos entre 16,6 y 17 Å, mientras que, en los preparados calcinados, la contracción térmica de la esmectita genera que colapse la estructura a ~10 Å. Este último valor, que coincide con el plano basal de la illita, es el reflejo conjunto de la esmectita colapsada y la fracción de illita (I+E) presente en la fase interstratificada (Środoń, 1984; Moore y Reynolds, 1989).



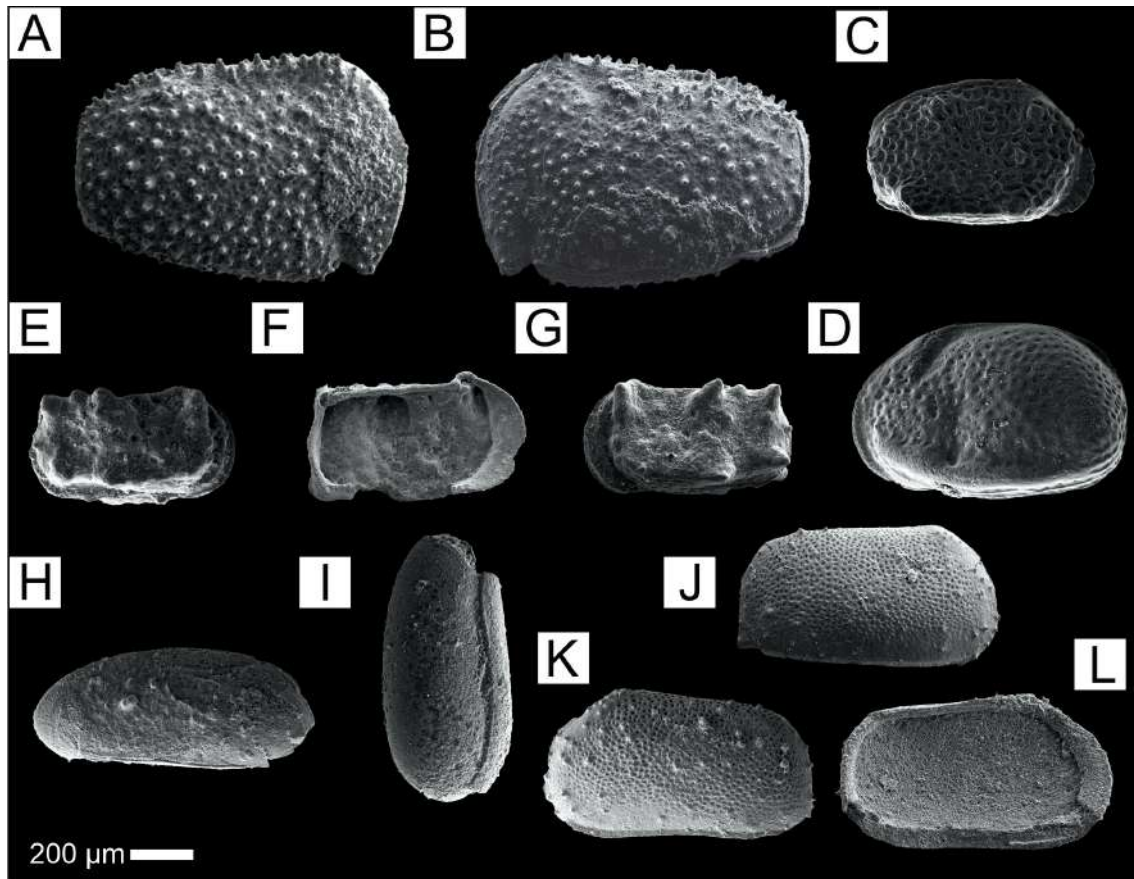
**Figura 46.** Difractogramas de DRX (obtenidos con el programa X Powder 12) correspondientes a las muestras P1M3, P1M4, S4M2 y S4M3 del Miembro Bardas Coloradas en Sierra de La Manea. Para cada muestra se presentan preparados orientados, glicolados y calcinados (indicados con las letras O, G y C respectivamente). Abreviaturas minerales: E: esmectita; I: illita; I/E: interstratificado irregular de illita/esmectita; I+E: illita sumada a la esmectita colapsada.

Considerando los aspectos sedimentológicos y mineralógicos mencionados, se interpreta que estos depósitos corresponden a lagunas temporales, poco profundas y de baja energía, desarrolladas en sectores distales de planicies de inundación (Fig. 45). La sucesión monótona de pelitas, junto con la presencia dominante de esmectita e interestratificados illita/esmectita (Fig. 46), resulta coherente con condiciones de sedimentación estable, baja energía y sometidas a procesos de meteorización química y formación de paleosuelos.

Los cambios de color observados en las pelitas, desde tonos verdosos a rojizos, a menudo en forma de moteado irregular, se interpretan como el resultado de procesos de gleyzación, posiblemente asociados a la alternancia estacional entre saturación por nivel freático alto y exposición subaérea. Este patrón sugiere la acción de procesos redox en paleosuelos hidromórficos desarrollados sobre depósitos de grano fino. Condiciones similares han sido documentadas previamente en paleosuelos de la unidad suprayacente, la Formación Cerro Barcino (Krause et al., 2014; Villegas et al., 2023).

Asimismo, la presencia de carbonato de calcio pedogénico indica un clima semiárido, mientras que la ocurrencia de yeso fibroso, interpretado aquí tentativamente como primario, podría reflejar episodios aún más secos, con posible concentración salina por evaporación. El gradiente cromático vertical, desde tonos verdosos en la base hasta rojizos en los niveles superiores de la sección (Fig. 14D), sugeriría un aumento progresivo en las condiciones de oxidación del suelo a lo largo del tiempo, probablemente también influenciado por cambios climáticos.

Desde el punto de vista tafonómico, el bajo grado de abrasión observado en los girogonites y en los talos de carofitas indica un transporte muy limitado dentro de los cuerpos lagunares someros desarrollados en la planicie de inundación distal. Esto sugiere que estas plantas acuáticas vivieron, murieron y fueron enterradas en el mismo ambiente en el que se preservaron. La coocurrencia de estructuras vegetativas y fructificaciones bien conservadas respalda la interpretación de una asociación autóctona o, al menos, parautóctona. Esta interpretación se ve reforzada por el buen estado de preservación de los palinomorfos (Fig. 48) y de los ostrácodos (Fig. 47), estos últimos con ornamentación intacta y valvas articuladas, lo que indica que no estuvieron sometidos a transporte prolongado ni a retrabajo significativo.



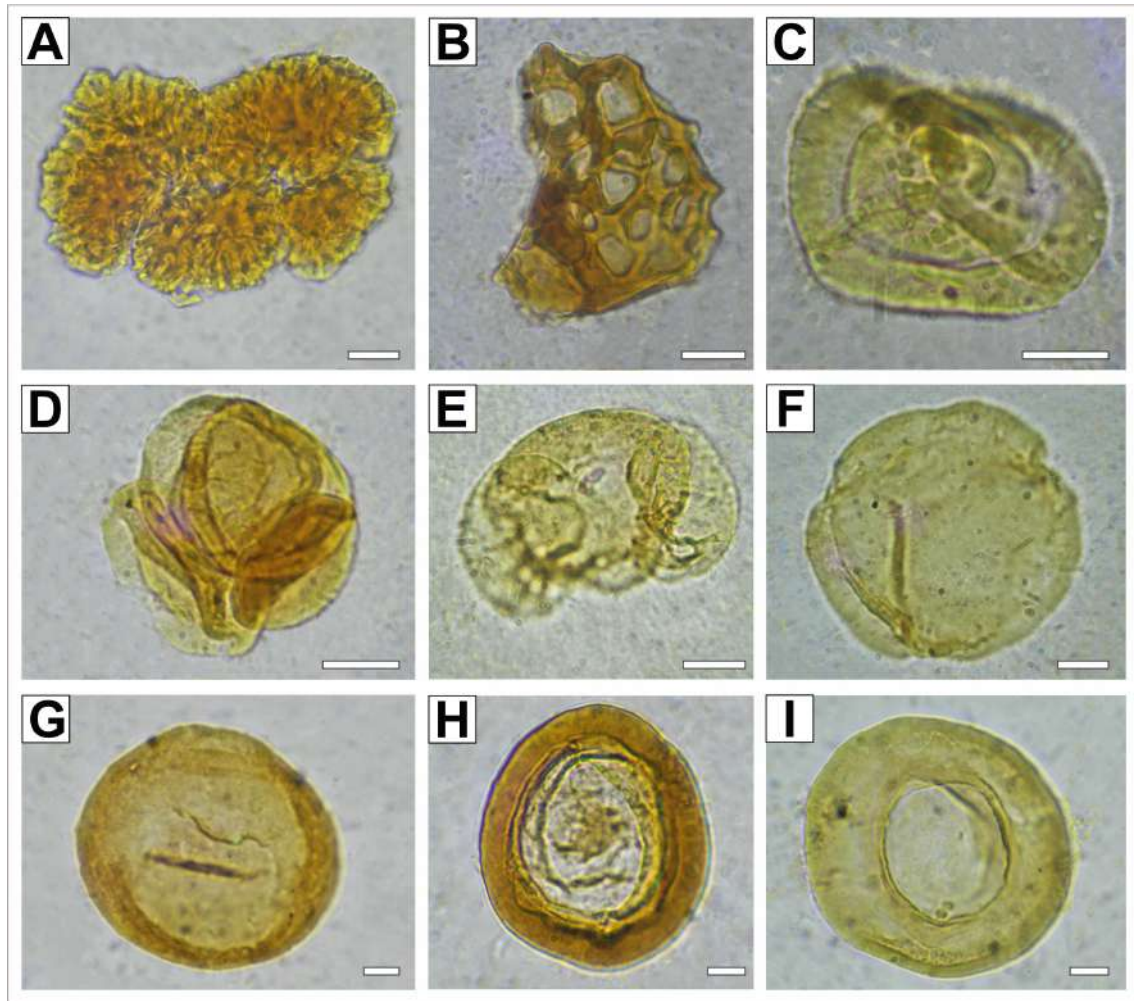
**Figura 47.** Microfotografías obtenidas mediante microscopio electrónico de barrido (MEB). A–L. Ostrácodos recuperados del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes, en el Sitio S6 de la Fig. 13B, muestra S6M1. **A, B.** Vistas laterales de *Cypridea papilata*, UNPSJB-MF 380. **C, D.** Vistas laterales de *Klieana* sp. (Cytherideidae), UNPSJB-MF 381–382. **E, G.** Vistas laterales de *Huillicythere* sp., UNPSJB-MF 383–384. **F.** Vista interna del ejemplar E. **H.** Vista lateral de *Alicenula leguminella*, UNPSJB-MF 385. **I.** Vista ventral de *Alicenula* aff. *leguminella* del ejemplar ilustrado en H. **J, K.** Vistas laterales de *Rayosoana?* Sp., UNPSJB-MF 386. **L.** Vista interna del ejemplar K. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022b).

Las muestras fértiles en carofitas brindaron una asociación con varias especies bien representadas del género *Mesochara* (ver apartado 7.1-Sistemática), una carácea típica del Mesozoico. Cientos de girogonites fueron recuperados del Miembro Bardas Coloradas en Sierra de La Manca (ver Tabla 3), los que a su vez se encontraban asociados con numerosos ejemplares de ostrácodos (Fig. 47). Algunas de las familias de crustáceos registradas (Darwinulidae, Fig. 47 H–I) poseen representantes actuales en ambientes dulceacuícolas. Además, se considera que ciertos taxones de la superfamilia Cypridoidea,

como el género extinto *Cypridea* (Fig. 47A–B) del Cretácico Temprano, habrían tenido huevos resistentes a la desecación, al igual que sus parientes modernos, lo que les habría permitido habitar cuerpos de agua temporales (Sames y Horne, 2012 y referencias allí citadas).

La palinoflora estudiada en muestras del Miembro Bardas Coloradas en Sierra de La Manca (S4M1, S7M1, P1M3 y P1M4) está principalmente dominada por granos de polen de cheirolepidiáceas, araucariáceas y podocarpáceas. Los granos de polen rimulados del género *Classopollis* (Fig. 48D), que pertenecen a la extinta familia de coníferas Cheirolepidiaceae, representan más del 60% del conjunto palinológico de la Formación Los Adobes, como se documenta en una sección cercana a Sierra de La Manca (Vallati, 2002). Las araucariáceas están representadas por *Cyclusphaera* (*C. psilata* Volkheimer y Sepúlveda, 1976; *C. cf. patagonica* y *Cyclusphaera* sp.; Fig. 48H–I), *Araucariacites australis* Cookson, 1947 y *Balmeiopsis limbatus* (Balme) Archangelsky, 1977 (Fig. 48G), taxones comunes en los bosques de Gondwana del Cretácico Temprano (Archangelsky y del Fueyo, 2010). Algunos granos de polen con sacos aéreos como *Callialasporites* spp. (Fig. 48F), *Microcachryidites antarcticus* Cookson, 1947, *Trisaccites* sp. y *Podocarpidites* spp. (Fig. 48E) representarían a las Podocarpaceae, mientras que *Alisporites similis* (Balme) Dettmann, 1963 tiene afinidad con las pteridospermas. Hasta el momento no se han identificado granos de polen de angiospermas en la palinoflora del Miembro Bardas Coloradas.

La asociación incluye también esporas de Bryophyta y Monilophyta, que están representadas por *Interulobites triangularis* Philips y Felix, 1971; *Taurocusporites segmentatus* Stover, 1962 (Fig. 48C); *Leptolepidites* sp.; *Klukisporites* sp. (Fig. 48B) y *Cyathidites* sp. El registro palinológico acuático incluye *Botryococcus* (Fig. 48A), un género de algas verdes coloniales (Botryococcaceae/Dictyosphaeriaceae) y escasas zigosporas de *Ovoidites elongatus* (Hunger) Krutzsch, 1959 (Zygnemataceae). Se destaca el dominio de quistes subsféricos de *Leiosphaeridia* (un taxón probablemente polifilético, ver Mays et al., 2021) en muestras previamente estudiadas de esta unidad (Vallati, 2002). Todos los taxones de palinomorfos identificados en esta unidad y en el marco de esta tesis se listan en la Tabla 4.



**Figura 48.** Microfotografías obtenidas mediante microscopio óptico. **A–I.** Palinomorfos seleccionados del Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes, en la Sierra de la Manea, provenientes del perfil P1 y del Sitio S7 (ver Fig. 13B). **A.** *Botryococcus* sp., UNPSJB-MF 243, muestra P1M3. **B.** *Klukisporites pseudoreticulatus*, UNPSJB-MF 244, muestra P1M3. **C.** *Taurocusporites segmentatus*, UNPSJB-MF 245, muestra P1M3. **D.** Tétrade de *Classopollis classoides*, UNPSJB-MF 246, muestra S7M1. **E.** *Podocarpidites* sp., UNPSJB-MF 247, muestra P1M3. **F.** *Callialasporites* sp., UNPSJB-MF 248, muestra P1M3. **G.** *Balmeiopsis limbatus*, UNPSJB-MF 249, muestra P1M4. **H.** *Cyclusphaera psilata*, UNPSJB-MF 250, muestra P1M4. **I.** *Cyclusphaera* cf. *patagonica*, UNPSJB-MF 251, muestra P1M3. Escala: 10 micrones. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2022a, b).

<b>Miembro Bardas Coloradas, Formación Los Adobes Sierra de La Manea</b>	
Taxón	Afinidad botánica conocida o probable
<i>Alisporites similis</i>	Spermatophyta; Pteridospermales
<i>Araucariacites australis</i>	Spermatophyta; Coniferales; Araucariaceae
<i>Balmeiopsis limbatus</i>	Spermatophyta; Coniferales; Araucariaceae
<i>Botryococcus</i> sp.	Chlorophyta; Trebouxiales; Botryococcaceae
<i>Callialasporites trilobatus</i>	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae
<i>Classopolis classoides</i>	Spermatophyta; Coniferales; Cheirolepidiaceae
<i>Cyathidites</i> sp.	Monilophyta; Filicopsida
<i>Cyclusphaera psilata</i>	Spermatophyta; Coniferales; Araucariaceae
<i>Cyclusphaera</i> cf. <i>patagonica</i>	Spermatophyta; Coniferales; Araucariaceae
<i>Cyclusphaera</i> sp.	Spermatophyta; Coniferales; Araucariaceae
<i>Interolubites triangularis</i>	Incertae sedis
<i>Klukisporites</i> sp.	Monilophyta; Schizaeales; Schizaeaceae
<i>Leiosphaeridia</i> sp.	Chlorophyta; Prasinophyceae
<i>Leptolepidites</i> sp.	Lycophyta?; Monilophyta?
<i>Microcachryiidites</i> cf. <i>cesarie</i>	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae
<i>Ovoidites elongatus</i>	Streptophyta; Zygnematales; Zygnemataceae
<i>Podocarpidites</i> spp.	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae
<i>Tauocusporites segmentatus</i> .	Bryophyta; Nothothyladales; Nothothyladaceae
<i>Trisaccites</i> sp.	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae

**Tabla 4.** Lista alfabética de los taxones de palinomorfos identificados en el Miembro Bardas Coloradas de la Formación Los Adobes, en la Sierra de La Manea. Se incluyen las afinidades botánicas conocidas o probables consideradas en las interpretaciones paleoambientales y paleoecológicas aquí presentadas. La asignación de afinidad botánica para las esporas dispersas y los granos de polen se basa en Zippi (1998), Guiry y Guiry (2007), Zhang et al. (2021) y referencias allí citadas.

La abundancia de girogonites y ostrácodos, junto con la diversidad moderada registrada y la autoecología de los taxones identificados, sugeriría que el ambiente de deposición habría correspondido a cuerpos de agua dulce, alcalinos y de baja energía, desarrollados en planicies de inundación fluvial. Los resultados obtenidos a partir del análisis de la palinoflora complementan las interpretaciones paleoambientales derivadas del estudio de los microfósiles calcáreos.

En este sentido, las muestras que contienen palinomorfos acuáticos también reflejan un ecosistema de agua dulce. Se destaca la presencia de *Botryococcus*, el alga planctónica mejor representada en la palinoflora analizada y particularmente abundante en la muestra S4M1, correspondiente a un nivel inferior al que contiene carofitas y ostrácodos en la sección estudiada (Fig. 45, Tabla 4). Las colonias observadas son de tamaño mediano y presentan un buen estado de conservación, lo que probablemente refleja una floración fitoplanctónica ocasional. Este género se distribuye principalmente en regiones templadas y tropicales, y su predominio podría indicar aguas poco profundas y condiciones mesotróficas tranquilas (Worobiec, 2014 y referencias allí citadas). La aparición de tales floraciones algales en estos cuerpos de agua indicaría episodios de alto contenido de nutrientes, alternados con períodos de baja concentración. Esta última situación sería la preferida por las carofitas (Blindow, 1992).

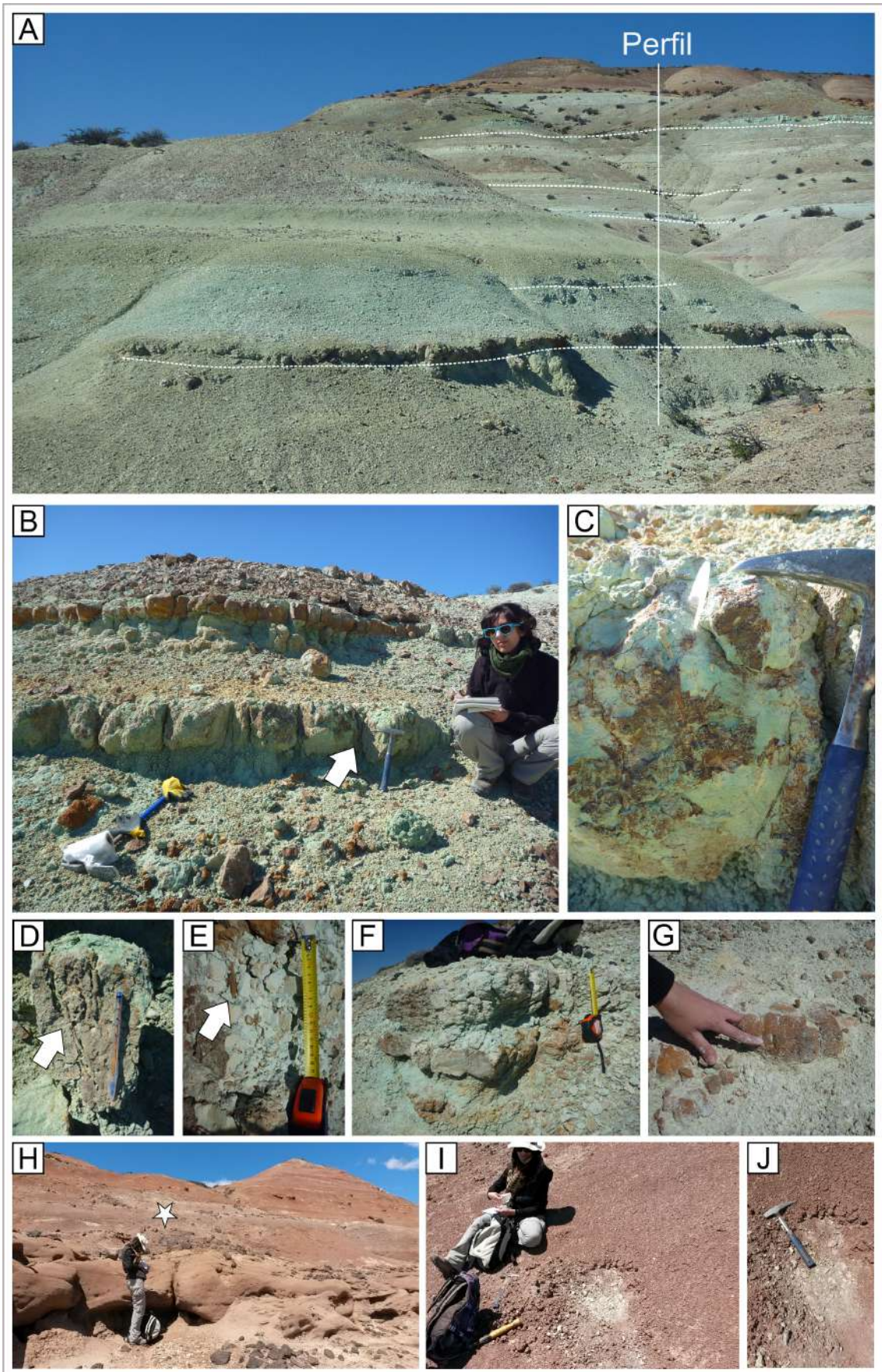
#### **7. 4. 1. b-Formación Cerro Barcino-Miembro Puesto La Paloma y Miembro Cerro Castaño**

En las localidades de Paso de Indios y Cerro Castaño (2 y 3 en Fig. 12) se estudiaron depósitos de los miembros Puesto La Paloma y Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino. Particularmente, en la localidad de Paso de Indios se realizó un perfil estratigráfico que incluye ambos miembros (Sección 3 en Fig. 49). La sección allí estudiada posee 25 metros de potencia aproximadamente y consiste en una sucesión que presenta 14 metros de pelitas tobáceas en su base, con la tonalidad verdosa típica del Miembro Puesto La Paloma. Estos depósitos se presentan principalmente macizos, con laminación paralela a 8 metros de la base de la sección, lo que se interpretan como la decantación de sedimentos volcaniclásticos suspendidos en un cuerpo de agua temporal. A partir de los 14 metros de la base de la sección, los niveles se vuelven más arenosos, con un contenido elevado de material volcaniclástico y una clara tendencia granocreciente hacia arriba. El perfil finaliza con un banco conglomerádico, de base erosiva atribuible a los Rodados Patagónicos.

Se destacan cinco niveles de paleosuelos hidromórficos, localizados tanto en la base de la sección como entre los 13 y 16 metros del perfil (Fig. 49). En el afloramiento, estos niveles se manifiestan como resaltos que sobresalen respecto de los estratos subyacentes, caracterizados por un menor tamaño de grano (Fig. 50A–B). Los niveles de paleosuelos aquí estudiados presentan, además, intensa bioturbación, atribuible principalmente a la acción de raíces, con desarrollo de rizolitos de distintos tamaños (Fig. 50D–E). También evidencian procesos de oxidación, observables a través de moteados y pátinas de óxidos de hierro (Fig. 50C, F y G).

En la localidad de Cerro Castaño (Sección 2 en Fig. 49), se estudió una sección estratigráfica parcial, seleccionada por su potencial para contener niveles portadores de carofitas en un contexto de prospección preliminar. El perfil comienza con un banco de arenisca fina rojiza muy consolidada de 5 metros de potencia, seguido por un banco de arenisca de mediana a gruesa de 0,80 metros (Fig. 50H), que presenta base irregular y estructuras entrecruzadas de bajo ángulo. La suprayacen niveles de limolitas con coloraciones grises a rojizas (Fig. 50I–J), de aproximadamente un metro de potencia. El perfil culmina con areniscas gruesas a medianas, que incluyen intercalaciones tobáceas de tonalidades blanquecinas (Fig. 50H).





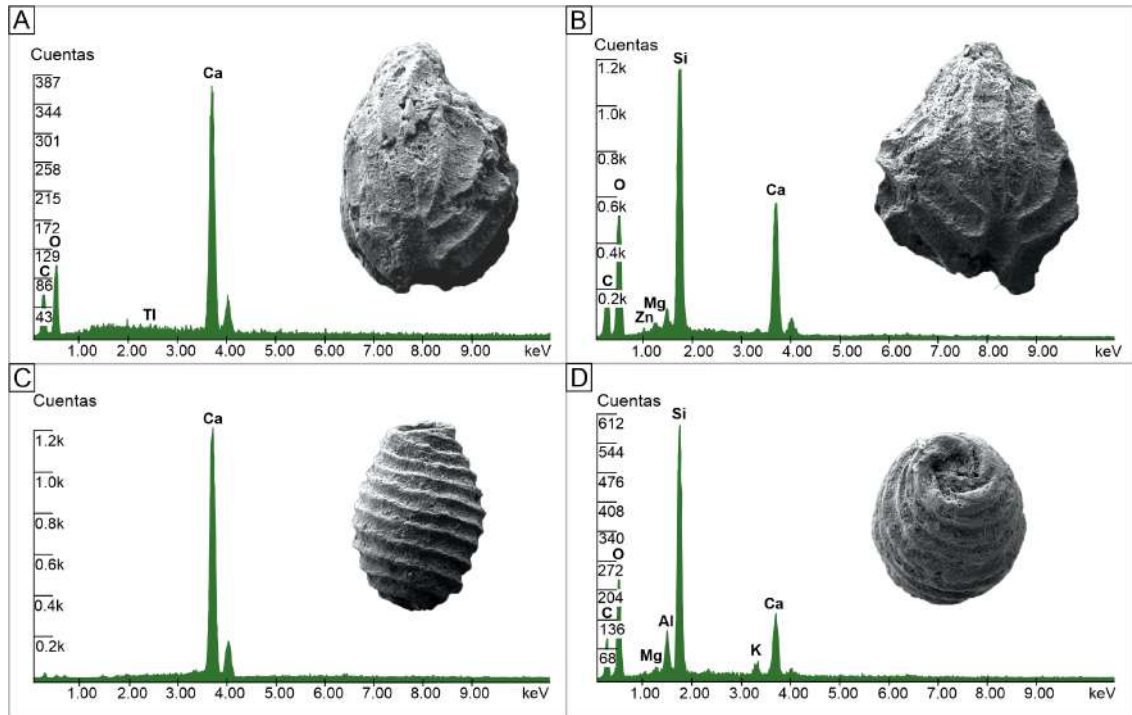
**Figura 50.** Continúa en página siguiente.

**Figura 50. A–G.** Niveles de paleosuelos en el Miembro Puesto La Paloma, Formación Cerro Barcino. **A.** Fotografía del afloramiento estudiado en la Sección 3 de la Fig. 16A, con indicación de cinco niveles de paleosuelos en línea punteada. **B.** Detalle del aspecto de los paleosuelos. **C.** Detalle del paleosuelo indicado con la flecha en B. **D.** Rizolitos de gran longitud. **E.** Rizolitos de menor longitud. **F y G.** Presencia de óxidos de hierro. **H–J.** Niveles muestreados del Miembro Cerro Castaño en el cerro homónimo, Sección 2 de la Fig. 16A. **H.** Foto de afloramiento, con la estrella se indica la posición relativa de los niveles muestreados. **I–J.** Foto de detalle de la litología muestreada. Escalas: piqueta, 30 cm; lapicera, 15 cm; altura de la persona, 170 cm.

En especímenes recuperados de muestras provenientes de los miembros Puesto La Paloma y Cerro Castaño se realizaron microanálisis con espectroscopía de rayos X de dispersión de electrones. Estos estudios se realizaron sobre un total de ocho especímenes de los cuales se seleccionaron cuatro espectros (Fig. 51) para ilustrar los principales elementos químicos presentes en las fructificaciones. Se pudieron reconocer ejemplares con contenido en silicio elevado y otros elementos en menor proporción como calcio, oxígeno, carbono, aluminio, potasio, magnesio y zinc (Fig. 51B, D). Otros, en cambio, exhiben picos bien marcados de calcio, oxígeno y carbono como elementos mayoritarios (Fig. 51A, C).

Las cantidades significativas de silicio, aluminio y potasio registradas en la superficie de los utrículos y girogonites (Fig. 51B, D) podrían explicarse por el hecho de que estas fructificaciones provienen de una unidad compuesta principalmente de material tobáceo de composición ácida (ver apartado 5-Marco geológico y antecedentes). En este sentido, los picos bien definidos de dichos elementos probablemente reflejen la presencia de cenizas volcánicas adheridas a la superficie de los especímenes. Alternativamente, la señal podría corresponder a minerales de alteración, como los del grupo de las zeolitas, comúnmente asociados a ambientes con depósitos piroclásticos diagenizados. Esta última interpretación se ve respaldada por el difractograma de la Figura 52, en el que se verifica la presencia de analcima (zeolita) en la muestra M36, también proveniente del Miembro Puesto La Paloma. Por el contrario, los ejemplares que presentan un alto contenido de calcio, oxígeno y carbono (Fig. 51A, C) corresponderían a mediciones realizadas directamente sobre la composición original de las estructuras reproductivas, formadas por carbonato de calcio de origen biogénico.

En conjunto, los resultados sugieren que al menos parte de los especímenes conserva su composición carbonática primaria, mientras que otros muestran evidencias de recubrimiento superficial o alteración post-depositacional, posiblemente vinculada a la abundancia de componentes tobáceos en el Miembro Puesto La Paloma.



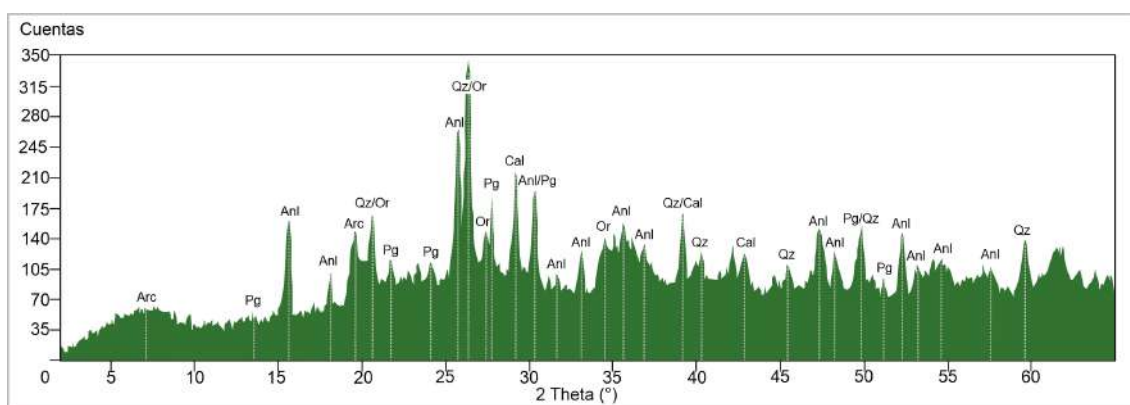
**Figura 51.** Microanálisis químico obtenido mediante espectro EDX (espectroscopía de rayos X de dispersión de electrones) realizado sobre cuatro especímenes. **A, B.** Utrículos, recuperados de las muestras MCC8 (Miembro Cerro Castaño, Sección 2 en Fig. 16A) y M20 (Miembro Puesto La Paloma, Sección 3 en Fig. 16A) respectivamente. **C, D.** Girogonites extraídos de la muestra M20 (Miembro Puesto La Paloma). Se indican los picos correspondientes a los principales elementos que componen cada ejemplar.

Considerando los aspectos sedimentológicos mencionados para el Miembro Puesto La Paloma, se interpreta aquí que los depósitos portadores de los microfósiles estudiados representarían cuerpos de agua temporales y poco profundos con importante influencia piroclástica. Vale destacar que diversos autores relacionan la ocurrencia de zeolitas diagenéticas junto con halita y trona, en sedimentos piroclásticos depositados en cuerpos de agua salino-alkalinos poco profundos y pobremente drenados, con alternancia de desecación y lluvias ocasionales, propias de un clima semiárido o árido (Teruggi, 1962; Surdan y Shepard, 1978; Iñiguez Rodríguez et al., 1987; Zalba et al., 2011). La

intercalación de cinco niveles de paleosuelos también indicaría fases prolongadas de exposición subaérea durante los periodos más secos. La presencia de analcima (zeolita de morfología isométrica, aluminosilicato hidratado de sodio) en los depósitos estudiados (Fig. 52) coincide con los registros de estos autores. Se interpreta un mismo origen sedimentario-diagenético para la analcima hallada en las muestras con carofitas, como producto de la alteración química de las tobas del Miembro Puesto La Paloma.

Con respecto a las arcillas, están claramente representadas por el pico de alrededor de 12 Å (Fig. 52), correspondiente a un interestratificado irregular de illita-esmectita.

Por otra parte, los estudios sedimentológicos realizados en el Miembro Cerro Castaño sugieren que los niveles fértiles en carofitas representan lagunas poco profundas en planicies de inundación distal, también con influencia piroclástica, pero en menor medida que en el Miembro Puesto La Paloma.



**Figura 52.** Difractograma de muestra total realizado sobre la muestra M36 correspondiente al Miembro Puesto La Paloma, de la Formación Cerro Barcino en la Sección 3 de la Fig. 16A. Se indican los valores de los picos principales, correspondientes a arcillas (Arc), analcima (Anl), calcita (Cal), cuarzo (QZ), ortosa (Or) y plagioclasa (Pg). El análisis se realizó sobre una muestra en polvo sin fraccionamiento por tamaño de partícula ni eliminación de la fracción amorfa, manteniendo así su composición mineralógica natural. No se aplicaron tratamientos previos como orientación, glicolización o calcinación.

Desde el punto de vista tafonómico, la buena preservación de las asociaciones de carofitas, junto con la aparición de abundantes porciones de talos aislados y restos vegetativos en conexión orgánica con utrículos sugieren una asociación autóctona o parautóctona con transporte limitado de estos restos vegetales. Otros microfósiles

asociados también muestran buena preservación. Así, las valvas de los ostrácodos se presentan generalmente articuladas (Fig. 53) y las megasporas de licofitas mantienen su delicada ornamentación (Fig. 54). En cuanto a los palinomorfos recuperados (Fig. 55), son relativamente escasos, pero presentan una preservación regular.

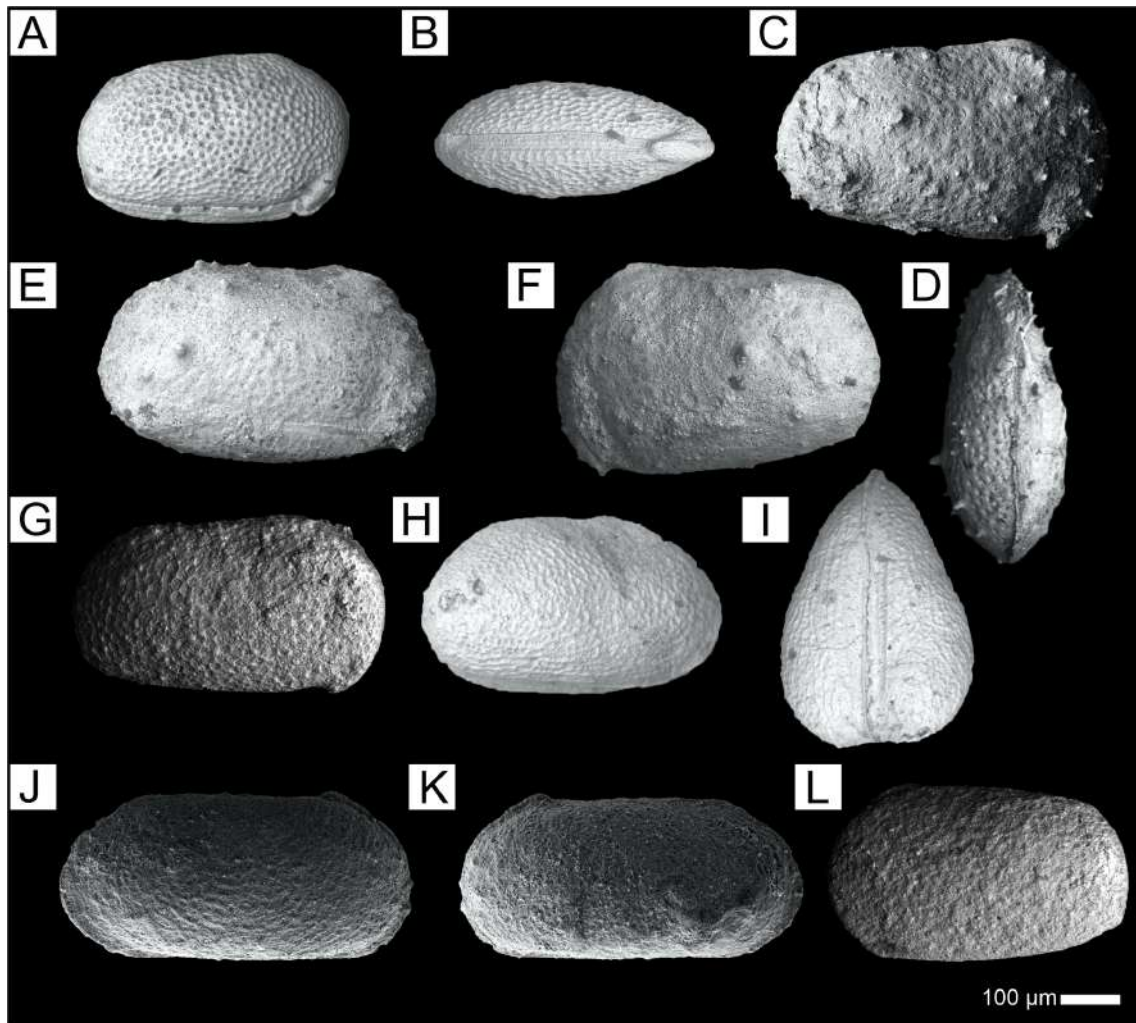
Asimismo, desde el punto de vista paleoecológico, se destaca que las especies actuales de *Lamprothamnium* habitan en aguas salobres y son consideradas plantas halófilas (Burne et al., 1980; Soulié-Märsche, 1989). Esta afinidad ecológica concuerda con estudios mineralógicos realizados en los miembros Puesto La Paloma y Cerro Castaño de la Formación Cerro Barcino, donde se ha identificado un predominio de analcima junto con cuarzo, feldespatos y esmectitas (Iñíguez Rodríguez et al., 1987). La presencia de analcima ha sido interpretada como resultado de la alteración de materiales piroclásticos en ambientes lacustres salino-alcinos.

La gran abundancia de girogonites de caráceas de tamaño medio a pequeño en ambientes de planicies de inundación no es sorprendente. Varias floras del Cretácico, Paleógeno y actuales muestran esta misma estrategia reproductiva para permitir que las plantas se desarrollen en condiciones inestables para su crecimiento (Musacchio, 2010; Vicente et al., 2015). Estudios experimentales recientes sobre *Chara vulgaris* han demostrado que, bajo condiciones de alta intensidad lumínica y temperaturas elevadas, los girogonites producidos son significativamente más pequeños que en ambientes menos estresantes (Sanjuan et al., 2017). Aunque las variables climáticas que habrían generado las condiciones estresantes en los cuerpos de agua temporales y poco profundos del Cretácico Temprano de Patagonia central no fueran exactamente las mismas, el proceso de adaptación que controló el crecimiento de las caráceas habría sido similar. Si bien algunas estimaciones paleoclimáticas indicarían que durante la depositación del Miembro Puesto La Paloma las temperaturas medias anuales (MAT) habrían oscilado entre 7 y 9 °C y las precipitaciones medias anuales (MAP) entre 200 y 700 mm (Krause et al., 2014), las evidencias sedimentológicas y pedogenéticas sugieren condiciones locales propicias para el desarrollo de ambientes lagunares efímeros, someros y alcalinos. En este contexto, la presencia de paleosuelos hidromórficos y estructuras asociadas a oscilaciones del nivel freático (moteados, rizolitos y cambios de espesor a lo largo de la columna estratigráfica) reflejan un paisaje sujeto a pulsos de inundación, periodos de emersión y una alta estacionalidad hídrica. En este tipo de ambientes, los cuerpos de agua de poca profundidad pueden experimentar aumentos significativos de temperatura y de intensidad lumínica durante los meses más cálidos, generando condiciones de estrés para la biota

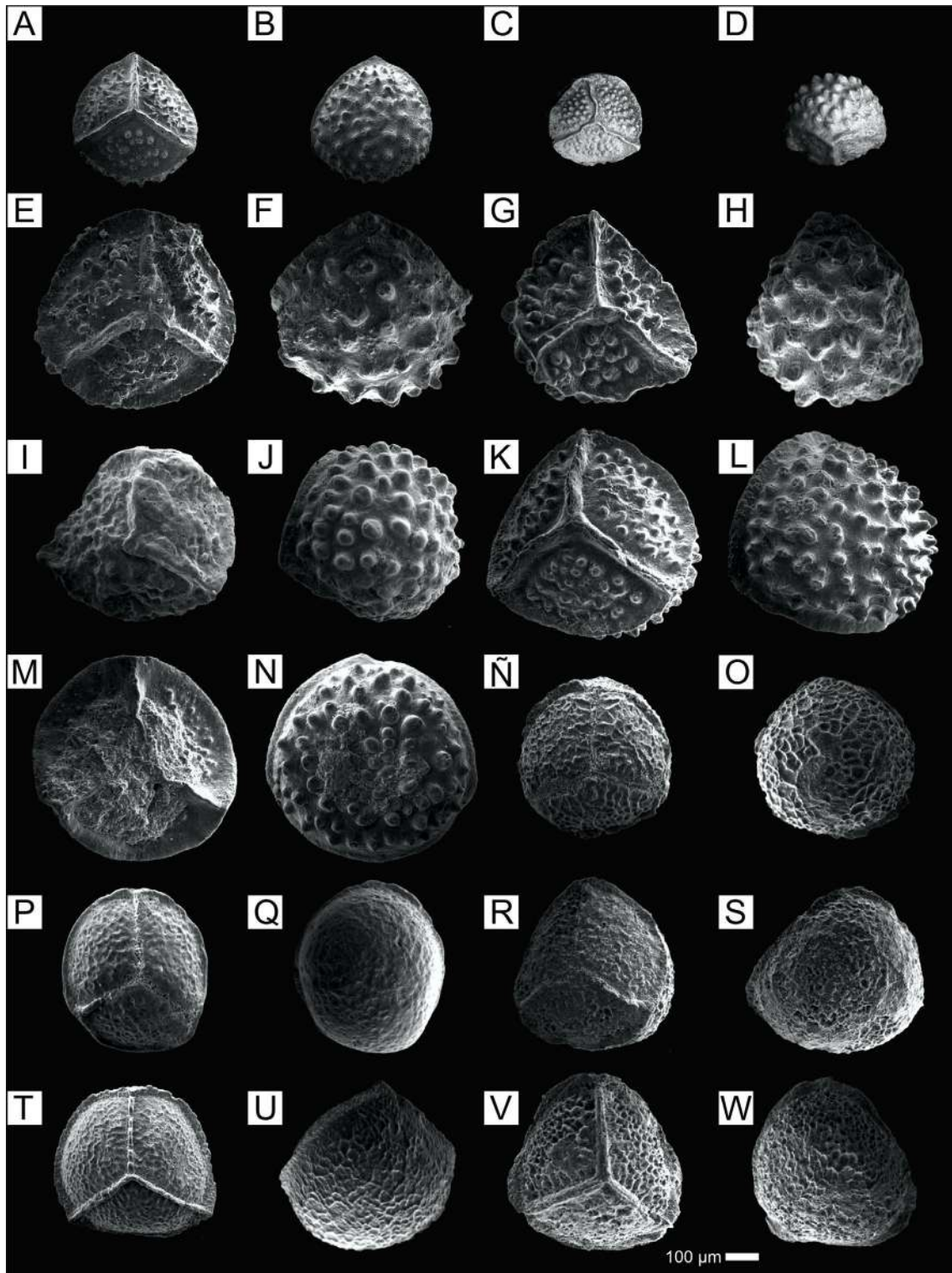
acuática. Por lo tanto, se propone que el pequeño tamaño de los girogonites hallados en el Miembro Puesto La Paloma podría representar una respuesta reproductiva adaptativa frente a condiciones ambientales fluctuantes y potencialmente adversas, propias de sistemas lagunares someros, temporales y alcalinos, como los aquí interpretados.

En el caso de los ejemplares de carofitas procedentes del Miembro Cerro Castaño, la evidencia sobre una posible reducción en el tamaño de los girogonites no es concluyente, principalmente debido a la escasa cantidad de especímenes recuperados. Esta limitación dificulta la posibilidad de realizar inferencias respecto de sus eventuales estrategias reproductivas. Desde el punto de vista sedimentológico, los registros indican que estas caráceas habrían habitado un ambiente lagunar somero y alcalino (Sección 2 en Fig. 49), caracterizado por un menor aporte de material piroclástico en comparación con el miembro infrayacente.

Las especies de carofitas estudiadas en el Miembro Puesto La Paloma se encuentran asociadas a abundantes ostrácodos (Fig. 53) que incluyen especies representativas de ambientes de agua dulce como aquellas incluidas dentro del género *Cypridea* (Fig. 53A–G). También se identificaron numerosas megasporas de licofitas mineralizadas (Fig. 54, Tabla 5), predominantemente por calcita y en menor proporción por analcima. Las dos especies presentes en los niveles aquí estudiados, *Henrisporites elegans* (Fig. 54A–N) y *Minerisporites cheblii* (Fig. 54Ñ–X), fueron previamente reconocidas por Gamero (1977) en depósitos de la misma unidad en proximidades de la localidad Paso de Indios. Este autor sugirió la afinidad de estas especies cretácicas con las licofitas isoetáceas, dada su similitud morfológica con las estructuras reproductivas femeninas de algunas especies de *Isoetes* actual. El género *Isoetes* incluye más de 200 especies (Larsén y Rydin, 2016) y es el único representante actual de las Isoetaceae. Es una planta generalmente semiacuática, que posee características morfológicas, fisiológicas y reproductivas que permiten su adaptación ecológica a diversos ambientes. En ese sentido, se considera que también puede ser una planta terrestre o vivir sumergida en lagos. Condiciones similares habrían prevalecido en el Miembro Puesto La Paloma con ocasionales cuerpos de agua salino-alcalinos poco profundos, basándonos en la información aportada por las carofitas y las interpretaciones sedimentológicas mencionadas previamente. Los mecanismos de respuesta al estrés ambiental reconocidos en especies de *Isoetes*, podría explicar la supervivencia de las licofitas cretácicas de la Formación Cerro Barcino bajo las condiciones inestables generadas por la caída de material piroclástico en lagunas efímeras (De Sosa Tomas et al., 2017a).



**Figura 53.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). A–L. Ostrácodos recuperados de la Formación Cerro Barcino, Miembro Puesto La Paloma, Sección 3 de la Fig. 49, muestra M36. **A.** Vista lateral de *Cypridea* aff. *diminuta* (UNPSJB-MF 359). **B.** Vista ventral de *Cypridea* aff. *Diminuta*, UNPSJB-MF 359. **C,** **E–F.** Vistas laterales de *C. amerikana*, UNPSJB-MF 360–362. **D.** Vista ventral de *C. amerikana* del ejemplar ilustrado en C, UNPSJB-MF 360. **G.** Vista lateral de *Cypridea feruglioi*, UNPSJB-MF 363. **H.** Vista lateral de caparazón femenino de *Metacypris herreriensis*, UNPSJB-MF 364. **I.** Vista ventral de caparazón femenino de *M. herreriensis* ilustrado en H. **J, K.** Vistas laterales de Ostracoda indet., UNPSJB-MF 365–366. **L.** Vista lateral de *Rayosoana?* sp., UNPSJB-MF 367.



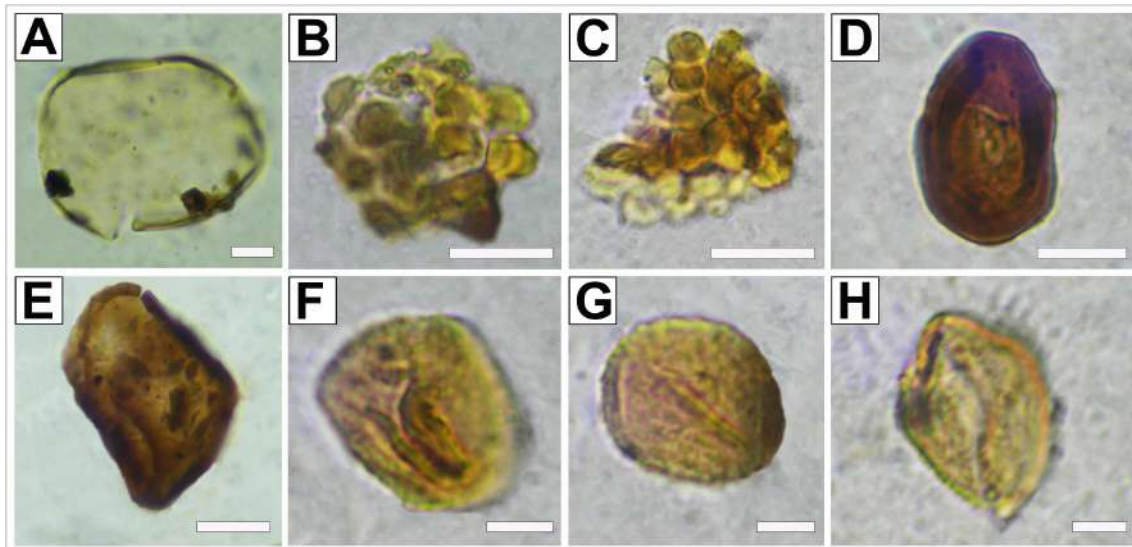
**Figura 54.** Continúa en página siguiente.

**Figura 54.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). A–W. Megasporas recuperadas del Miembro Puesto La Paloma de la Formación Cerro Barcino, Sección 3 de la Fig. 49, muestras M12, M20 y M36. A–N. Vistas proximales y distales respectivamente de *Henrisporites elegans*, UNPSJB-MF 368–374. Ñ–W. Vistas proximales y distales respectivamente de *Minerisporites cheblii*, UNPSJB-MF 375–379. Modificado de De Sosa Tomas y Vallati (2024).

La asociación palinológica reportada en los depósitos del Miembro Puesto La Paloma de la Formación Cerro Barcino (Tabla 5) incluye, entre los palinomorfos terrestres dominantes, granos de coníferas cheirolepidiáceas como *Classopollis simplex* (Danze-Corsin y Laveine) Reiser y Williams y *Classopollis classoides* Pflug (Fig. 55D). Asimismo, se destaca el registro de escasos granos de angiospermas como *Retimonocolpites* sp. (Fig. 55H), *Tucanopollis?* sp. y *Crassipollis* cf. *chaloneri* (Brenner) Góczán y Juhász (Fig. 55G). Este último taxón ha sido reportado en sedimentitas del Cretácico Inferior de la Formación Glen Rose (Texas, Tanrikulu et al., 2017) y de la Formación Escucha (Cadena Ibérica, Barrón et al., 2023). Los palinomorfos acuáticos incluyen zigosporas de Zygnemataceae (*Ovoidites* spp., Fig. 55A) y la especie de afinidad incierta *Retirotundia pseudoreticulata* (Krutzsch) Zippi (Fig. 55B–C), indicando la presencia de un cuerpo de agua dulce.

Las algas filamentosas Zygnemataceae sugieren aguas someras, ricas en oxígeno y de baja energía (Bowman et al., 2014). Las Zygnemataceae actuales se adaptan e incluso requieren tales condiciones efímeras para la germinación de las zigosporas (Zippi, 1998). Estas condiciones son frecuentes en los ambientes aquí interpretados para el Miembro Puesto La Paloma. Los ejemplares reconocidos en los depósitos estudiados muestran la típica dehiscencia de la espora de este taxón, sugiriendo condiciones óptimas para el desarrollo de estas algas.

La especie *Retirotundia pseudoreticulata* ha sido registrada en depósitos que representan cuerpos de agua dulce desde el Triásico hasta el Pleistoceno (Zavattieri et al., 2020). Estos palinomorfos esféricos, pequeños y con la pared dividida en secciones poligonales, muestran estasis morfológica y pueden ser fácilmente comparadas con formas actuales de afinidad incierta halladas en el Lago Plastic, Ontario (Zippi, 1998).



**Figura 55.** Microfotografías de microscopio óptico. Palinoflora recuperada en el sureste de la Sierra de La Manea, correspondiente al Miembro Puesto La Paloma de la Formación Cerro Barcino, Sitio 10 en Fig. 13A, muestra S10M1. **A.** *Ovoidites* sp., UNPSJB-MF 387. **B, C.** *Retirotundia* cf. *pseudoreticulata*, UNPSJB-MF 388. **D.** *Classopollis classoides*, UNPSJB-MF 389. **E.** *Balmeiopsis limbatus*, UNPSJB-MF 390. **F.** *Tucanopollis?* sp., UNPSJB-MF 391. **G.** *Crassipollis* cf. *chaloneri*, UNPSJB-MF 392. **H.** *Retimonocolpites* sp., UNPSJB-MF 393. Escalas: A-E: 10  $\mu$ m; F-H: 5  $\mu$ m. Modificado de De Sosa Tomas y Vallati (2019).

Miembro Puesto La Paloma, Formación Cerro Barcino			
Taxón	Afinidad botánica conocida o probable	Localidad	
		SM	PI
<i>Balmeiopsis limbatus</i>	Spermatophyta; Coniferales; Araucariaceae	x	
<i>Classopolis classoides</i>	Spermatophyta; Coniferales; Cheirolepidiaceae	x	
<i>Classopolis simplex</i>	Spermatophyta; Coniferales; Cheirolepidiaceae	x	
<i>Crassipollis</i> cf. <i>chaloneri</i>	Anthophyta, incertae sedis	x	
<i>Henrisporites elegans</i>	Lycophyta, Isoetales		x
<i>Minerisporites cheblii</i>	Lycophyta, Isoetales		x
<i>Ovoidites</i> spp.	Streptophyta; Zygnematales; Zygnemataceae	x	
<i>Retimonocolpites</i> sp.	Anthophyta; clado Chloranthaceae?	x	
<i>Retirotundia</i> cf. <i>pseudoreticulata</i>	Incertae sedis	x	
<i>Tucanopollis?</i> sp.	Anthophyta; clado Chloranthaceae?- <i>Ceratophyllum?</i>	x	

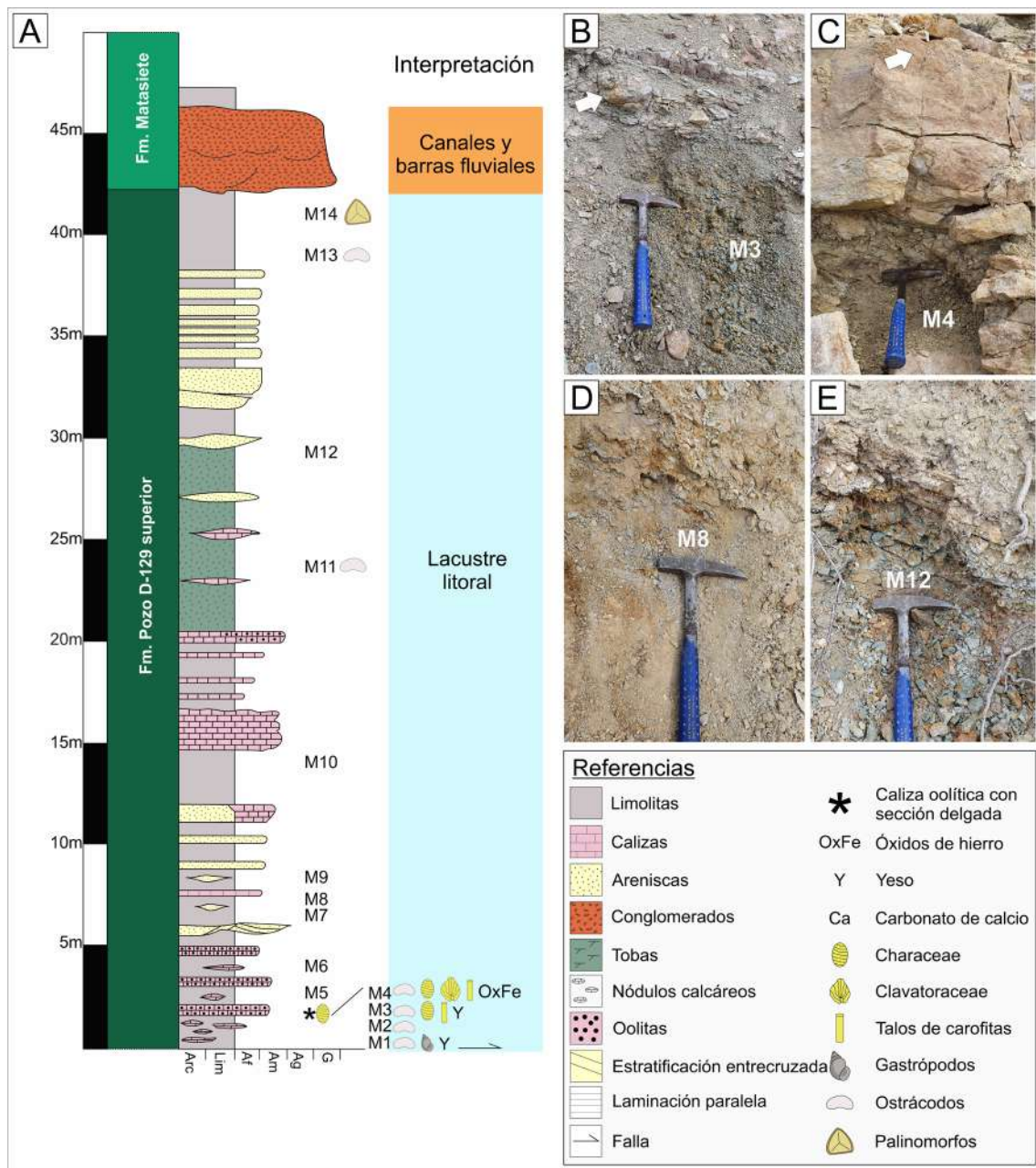
**Tabla 5.** Lista ordenada alfabéticamente de los taxones de palinomorfos identificados en el Miembro Puesto La Paloma de la Formación Cerro Barcino en las localidades de Sierra de La Manea (SM) y de Paso de Indios (PI). Se consideran las afinidades botánicas conocidas o probables para las interpretaciones paleoambientales y paleoecológicas aquí realizadas. Afinidad botánica de las esporas dispersas y los granos de polen según Zippi (1998), Doyle y Endress (2018), Zhang et al. (2021) y referencias allí citadas.

## 7. 4. 2-Cuenca del Golfo San Jorge

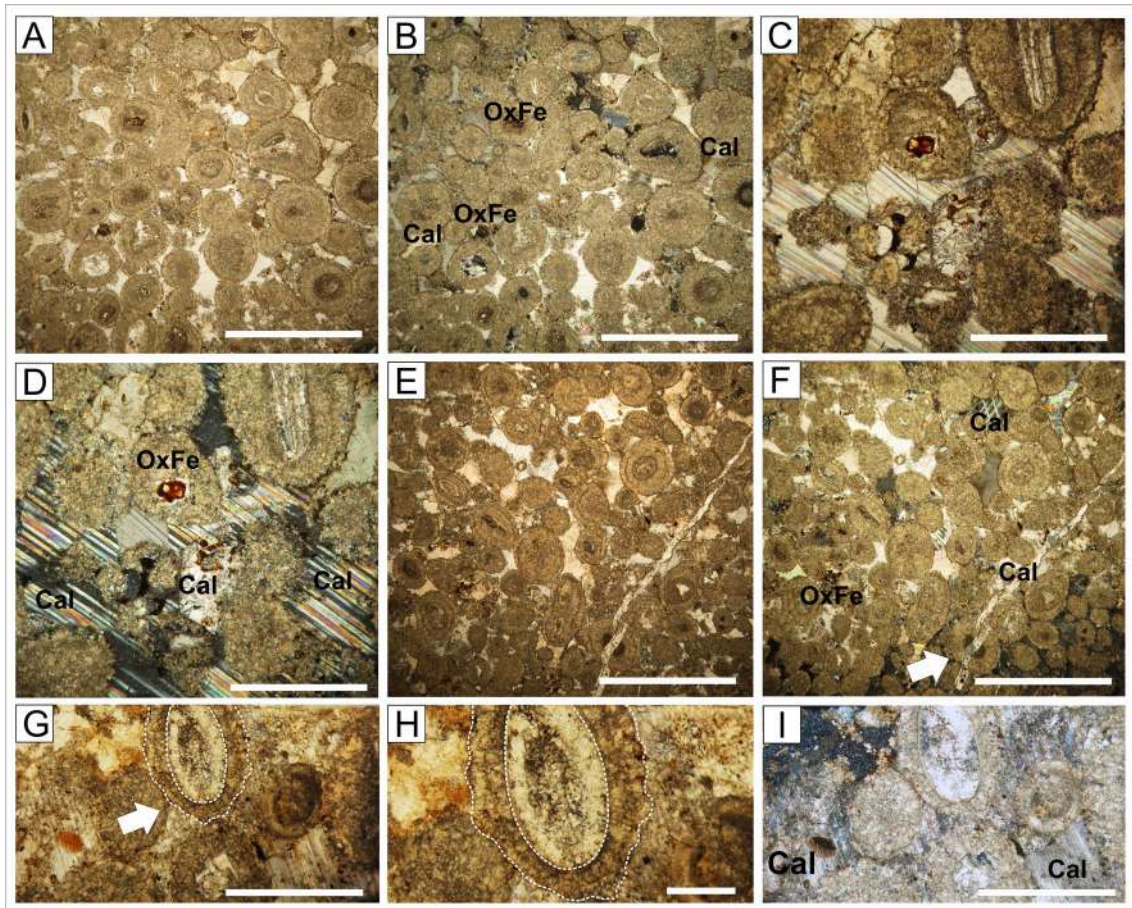
### 7. 4. 2. a-Formación Pozo D-129

En Sierra Silva (localidad 4 en Fig. 12, Fig. 19) afloran los niveles cuspidales de la Formación Pozo D-129. El perfil estudiado (Fig. 56A) comienza con capas de limolitas de color gris verdoso a verde azulado (Fig. 56B–C), generalmente masivas y tabulares. En ocasiones, presentan laminaciones paralelas mal conservadas y presencia de yeso y óxidos de hierro (Fig. 56D), estos últimos probablemente de origen secundario. Hacia arriba, la unidad muestra niveles arenosos cada vez más abundantes y con mayor participación piroclástica. Culminan la sección los canales conglomerádicos de la Formación Matasiete (Fig. 56A).

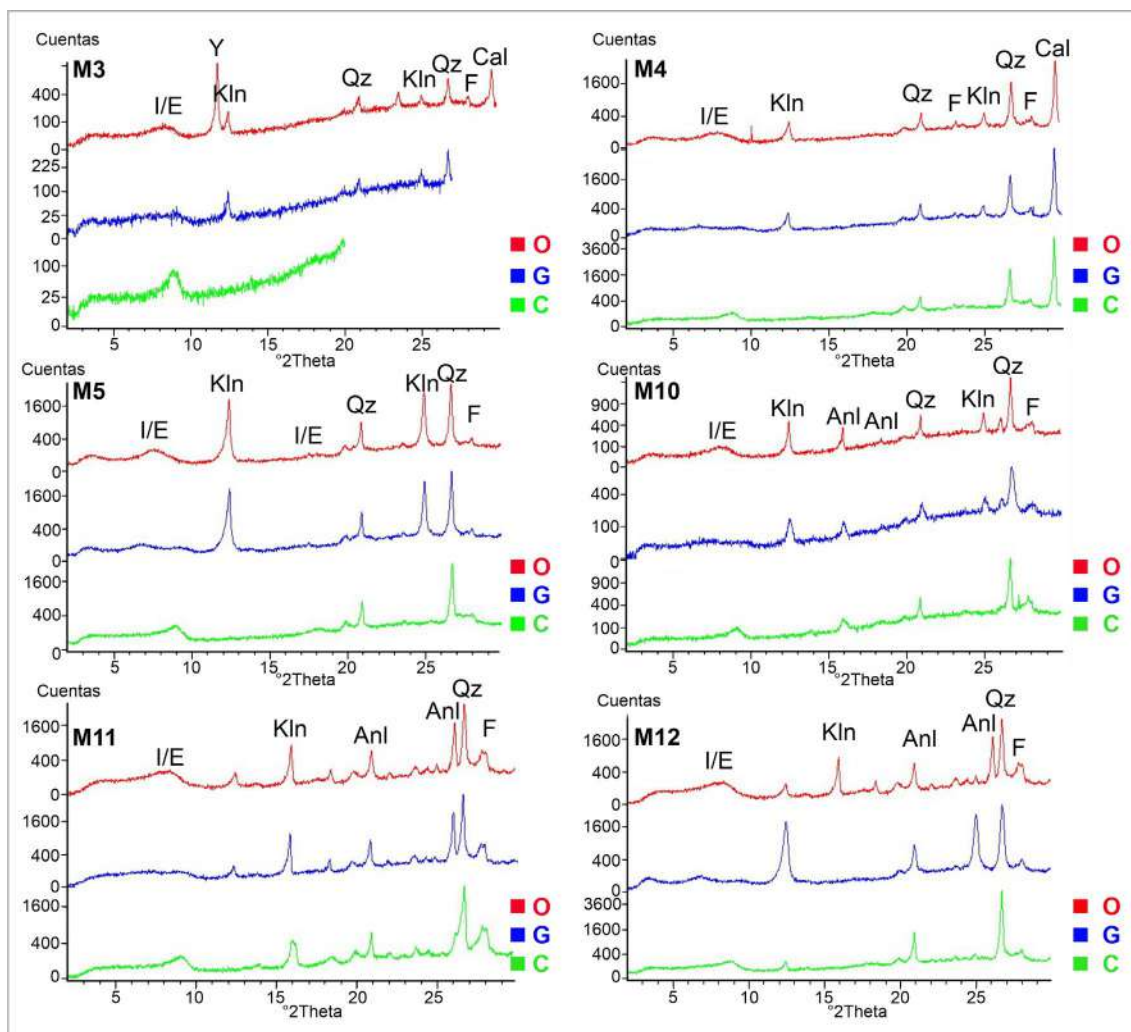
Del perfil estudiado se obtuvieron catorce muestras (Fig. 56A–E), de las cuales solo dos resultaron fértiles en carofitas y ostrácodos (M3 y M4, Fig. 56B–C). Por encima de los niveles con carofitas se identificó un nivel de calizas oolíticas, compuesto por ooides redondeados a subredondeados, bien seleccionados y cementados por calcita esparítica (Fig. 57A–I). Los óxidos de hierro (Fig. 57B, D–E) se observan en asociación con cristales de calcita que presentan maclas polisintéticas (Fig. 57D, F, I). Algunas oolitas muestran deformaciones producto del relleno por venillas de calcita (indicadas con una flecha en la Fig. 57F). La formación de este tipo de oolitas se interpreta actualmente como producto de ambientes acuáticos someros de moderada a alta energía (Platt y Wright, 1991) y con temperaturas de alrededor de 20°C (Montaña y Sprechman, 1993). En una sección delgada de este grainstone, se observaron girogonites de carofitas indeterminadas (Fig. 57G–I). Algunos de los niveles pelíticos muestreados de la sección fueron también analizados mediante difracción de rayos X (Fig. 58) para conocer el tipo de arcilla representada y los elementos mayoritarios presentes. Este estudio se realizó sobre un total de seis muestras (M3, M4, M5, M10, M11 y M12). En los difractogramas se puede observar que todas las muestras presentan picos correspondientes a interestratificados irregulares de las arcillas expansivas illita/esmectita junto con la presencia de caolinita, cuarzo y feldespato. En cambio, solo dos muestras exhiben picos de calcita (M3 y M4), estos difractogramas corresponden a las muestras fértiles en microfósiles calcáreos (carofitas y ostrácodos). También se destacan, en las muestras M10, M11 y M12 (Fig. 58), los picos atribuibles a analcima, una zeolita que se origina por la alteración diagenética del vidrio volcánico, esto confirmaría el aumento de la participación tobácea hacia la parte superior de la sección (Fig. 56A).



**Figura 56.** A. Perfil sedimentológico estudiado en el marco de esta tesis, indicando la posición estratigráfica de las muestras estudiadas (modificado de Hechem et al., 1987). B. Limolitas verde-azuladas correspondientes a M3, con la flecha se indican los nódulos calcáreos intercalados en estos depósitos. C. Limolitas de color marrón grisáceo correspondientes a la muestra M4, con la flecha indicando el banco de oolitas que las suprayace. D. Limolitas grises con óxidos de hierro correspondientes a M8. E. Limolitas grises con óxidos de hierro correspondientes a M12. Abreviaturas: Arc: arcilla; Lim: limo; Af: arena fina; Am: arena media; Ag: arena gruesa; G: grava. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2023).



**Figura 57.** Microfotografías de microscopio óptico de polarización. **A–I.** Secciones delgadas del banco oolítico indicado en la Fig. 56A. **A, C, E, G, H.** Secciones delgadas con polarización paralela. **B, D, F, I.** Secciones delgadas con polarización cruzada. **F.** La flecha indica una vena de calcita atravesando las oolitas. **G.** La flecha indica un girogonite de Charoidae indeterminada. **H.** Detalle del relleno de calcita dentro del girogonite y del crecimiento de los cristales en las células espirales. Abreviatura: Cal: calcita. Barra de escala: 0,5 mm. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2023).

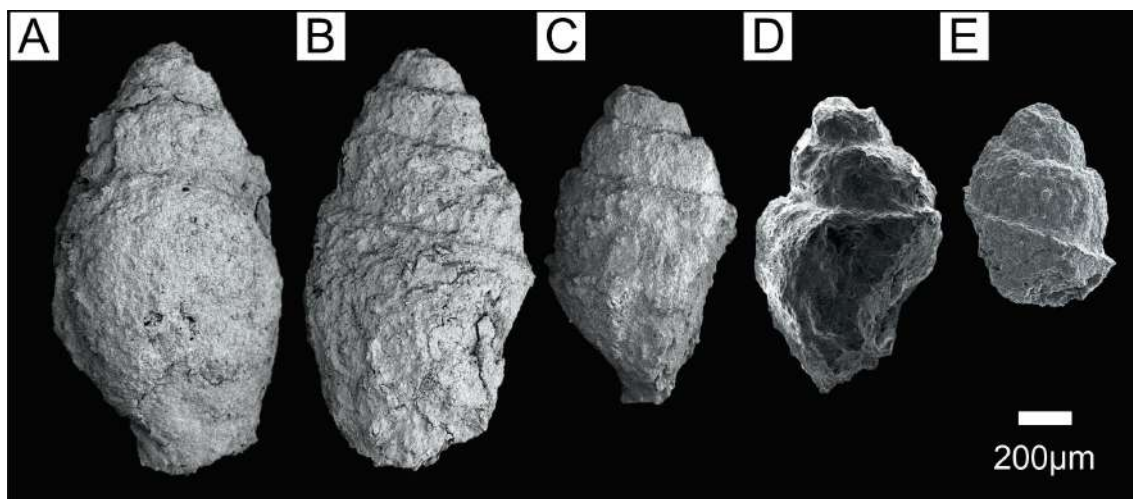


**Figura 58.** Difractogramas de DRX (obtenidos con el programa X Powder 12) correspondientes a las muestras M3, M4, M5, M10, M11 y M12 de los niveles superiores de la Formación Pozo D-129 (Sierra Silva). Para cada muestra se presentan preparados orientados, glicolados y calcinados (indicados con las letras O, G y C respectivamente). Abreviaturas minerales: I/E: interstratificado irregular de illita/esmectita; Kln: caolinita; Anl: analcima; Qz: cuarzo; F: feldespato; Cal: calcita; Y: yeso.

Las muestras M3 y M4 aportaron girogonites, utrículos y restos vegetativos atribuidos a talos de clavatoráceas, que se incluyen en la asociación 1 (asociación de *M. stipitata*) y en la asociación 2 (asociación de *Clavator harrisii* / *Lamprothamnium? barcinensis*). En general, todas las fructificaciones presentan un bajo grado de abrasión y un estado de conservación de moderado a bueno (Figs. 29J–Ñ, 34F–J, 38M–S, 39D–F). A ello se suma la presencia de porciones aisladas de talos, también bien conservadas (Fig. 40M–L), lo que indicaría asociaciones parautóctonas con transporte limitado.

Con respecto a las inferencias paleoecológicas, se destaca la presencia de girogonites de *Lamprothamnium* en las dos asociaciones de carofitas estudiadas (denominadas 1 y 2) resulta de interés en las consideraciones paleoecológicas. Las especies actuales de este género se distribuyen en hábitats acuáticos salobres, salinos a hipersalinos en todo el mundo (por ejemplo, Burne et al., 1980), aunque sólo producen girogonites cuando la salinidad del medio está en el rango de 20–40 g/l (Soulié-Märsche, 1989). Teniendo en cuenta estos requerimientos ecológicos para la reproducción de las plantas, se enfatiza el potencial de los girogonites fósiles de este taxón como indicadores de paleosalinidad (Soulié-Märsche, 2008). En particular, esas condiciones paleoambientales coinciden con el modelo de lago salino-alkalino propuesto por Van Nieuwenhuise y Ormiston (1989) para la Formación Pozo D-129.

La muestra de los niveles limolíticos inferiores (asociación 1, M3, Fig. 56A, B) incluye *M. stipitata* y *Lamprothamnium? barcinensis*. Ambas especies presentan girogonites de muy diminuto tamaño, asociados con ostrácodos y gasterópodos de agua dulce (Fig. 59). Este ensamble de carofitas poco diversificado, con fructificaciones pequeñas, indicaría un ambiente litoral, poco profundo y expuesto a fluctuaciones estacionales en el nivel del cuerpo de agua. Cabe mencionar que en rocas cercanas a las aquí estudiadas, Carignano et al. (2017) informaron la abundancia de caparzones de ostrácodos, entre ellos los asignados a *Damonella ultima*, especie considerada oportunista, con una alta tolerancia a cambios estacionales abruptos en las condiciones paleoambientales, sugiriendo paleoambientes estresados.



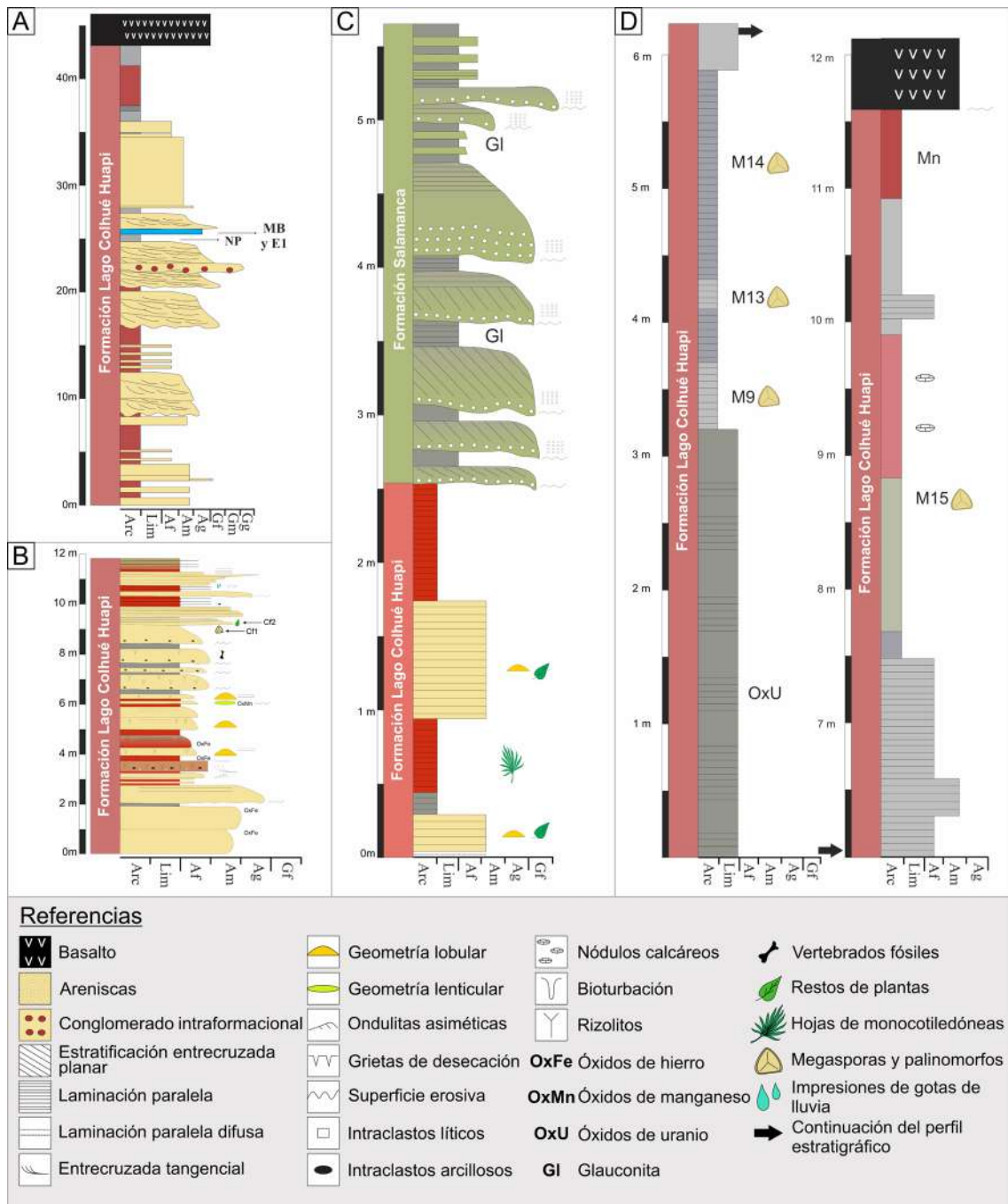
**Figura 59.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). Gasterópodos recuperados de la Formación Pozo D-129. A–E. *Viviparus?* sp., UNPSJB-MFC 273–277, muestra M1 (Fig.56A). Modificado de De Sosa Tomas et al. (2023).

La asociación superior (asociación 2, muestra M4 en Fig. 56A), registrada unos decímetros por encima de la muestra M3 y muy cerca de la caliza oolítica (Fig. 56C), incluye los utrículos de *C. harrisii* var. *harrisii* y *C. harrisii* var. *zavialensis*, junto con girogonites de *L.? barcinensis* y algunas porciones de talos de carofitas (Fig. 40L–M). Esta asociación sugiere un depósito de lago costero, tal vez con un grado menor en la fluctuación del nivel de agua, pero con mayor aporte clástico. Esto estaría evidenciado por las facies de grano grueso cada vez más abundantes hacia la parte superior de la sección (Fig. 56A). En este sentido, es interesante señalar que *C. harrisii* fue caracterizada recientemente como una especie tolerante a lagos con abundantes aportes clásticos por Pérez-Cano et al. (2022). La asociación palinológica estudiada por Vallati (2013) en el mismo afloramiento de Sierra Silva (M14 en Fig. 56A) proporcionó datos paleoambientales adicionales. El predominio de palinomorfos terrestres, con pocos representantes acuáticos de algas verdes coloniales (*Botryococcus*) y zigosporas de algas filamentosas (*Ovoidites*, *Zygnemataceae*), también sugieren un depósito costero de agua dulce. Por otro lado, esta palinoflora está dominada por el polen *Classopollis*, perteneciente a coníferas que habrían prosperado en condiciones cálidas y estacionalmente áridas o semiáridas (Vallati et al., 2022 y referencias allí citadas). Además, la angiosperma primitiva *Tucanopollis crisopolensis* Regali, 1989, es una especie de destacada representación en las regiones áridas y semiáridas del Cretácico Inferior de Brasil y África (Doyle y Endress, 2018 y referencias allí citadas).

#### **7. 4. 2. b-Formación Lago Colhué Huapi**

En el sector de las nacientes del río Chico (localidad 5 en Fig. 12, Fig. 19) se estudiaron y se muestrearon varias localidades en la búsqueda de carofitas. Los depósitos analizados corresponden a los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi y tienen una edad maastrichtiana tardía basada en el registro palinológico (Vallati et al., 2016). Estas rocas resultaron estériles en microfósiles calcáreos, pero brindaron un abundante registro paleobotánico que comprende mesofósiles, megaflores y palinoflores recuperados de cuatro secciones: Cerro del Hadro (Fig. 60A), Cerro de los Fragmentos (Fig. 60B), Cerro Hoja Grande (Fig. 60C) y Corral de Piedra (Fig. 60D).

El afloramiento informalmente denominado Cerro del Hadro se encuentra bien expuesto en la margen sur del río Chico. La columna estratigráfica alcanza los 50 m de espesor (Fig. 60A) y exhibe la alternancia litológica característica de la Formación Lago Colhué Huapi. En el tramo superior de la sucesión se reconoce una superficie erosiva de morfología cóncava, interpretada como una disconformidad local (Fig. 22B), por encima de la cual se desarrolla un paquete sedimentario de más de 20 m de espesor. Comienza con un conglomerado intraformacional grueso, seguido de areniscas de color ocre de grano grueso a medio, en estos niveles se encontraron restos de hadrosáuridos y cáscaras de huevos (Casal et al., 2016; Cardozo et al., 2024). Finalmente, está recubierto por un nivel pelítico oscuro y laminado (NPCDH), con abundantes palinomorfos y registro de mesofósiles (Vallati et al., 2016; Vallati et al., 2020). Inmediatamente por encima de estas capas pelíticas se encuentra un nivel de margas blancas de hasta 0,20 m de espesor (MBCDH), que está relacionado lateralmente con una estructura estromatolítica (E1, Fig. 22C y D) que sugiere zonas marginales de un cuerpo lagunar somero con disponibilidad de luz para la fotosíntesis. En las margas blancas se han recuperado palinomorfos y material vegetal carbonizado (Vallati et al., 2020). La secuencia continúa con areniscas amarillentas y pelitas de color verde grisáceo y ocre, seguidas por las arcilitas rojizas, características de esta unidad. Un flujo de basalto (Basalto La Angostura) está presente sobre la secuencia sedimentaria en Cerro del Hadro (Fig. 60A).



**Figura 60.** Secciones estratigráficas de la Formación Lago Colhué Huapi estudiadas en esta tesis. **A.** Cerro del Hadro. **B.** Cerro de los Fragmentos. **C.** Cerro Hoja Grande. **D.** Cerro Corral de Piedra. Abreviaturas: Arc: arcilla; Lim: limo; Af: arena fina; Am: arena media; Ag: arena gruesa; Gf: grava fina, Gm: grava media; Gg: grava gruesa; NP: nivel pelítico; E1: estromatolito 1; MB: margas blancas. Modificado de Vallati et al. (2016, 2017, 2020).

Con respecto a los aspectos tafonómicos, las muestras analizadas presentan palinomorfos con buen estado de conservación, pero con una exina clara, que demuestra inmadurez térmica en la etapa de fosildiagénesis. La frecuente aparición de masas monoespecíficas de esporas y granos de polen en la asociación estudiada sugiere la autoctonía de ciertos componentes y un entorno de baja energía durante su depositación.

La palinoflora recuperada en esta localidad incluye elementos acuáticos, entre ellos zigosporas de Zygnemataceae identificadas como *Catinipollis geiseltalensis* (Fig. 61A–B) y esporas de probable afinidad con esta familia, como *Schizosporis reticulatus* (Fig. 61C). La presencia de estos taxones en los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi indica un ambiente de agua dulce, bien oxigenado y templado, con probable estacionalidad que favorecería la formación de zigosporas.

Las briofitas y licofitas están representadas por Marchantiales y distintas especies de selaginelláceas y licopodiáceas (Fig. 62B–G). Entre las monilofitas se reconocen esporas de filicopsidas como *Cibotioidites cf. auriculatus* (Fig. 61D) y escasas microsporas y megasporas del helecho acuático *Azolla* (Fig. 61E).

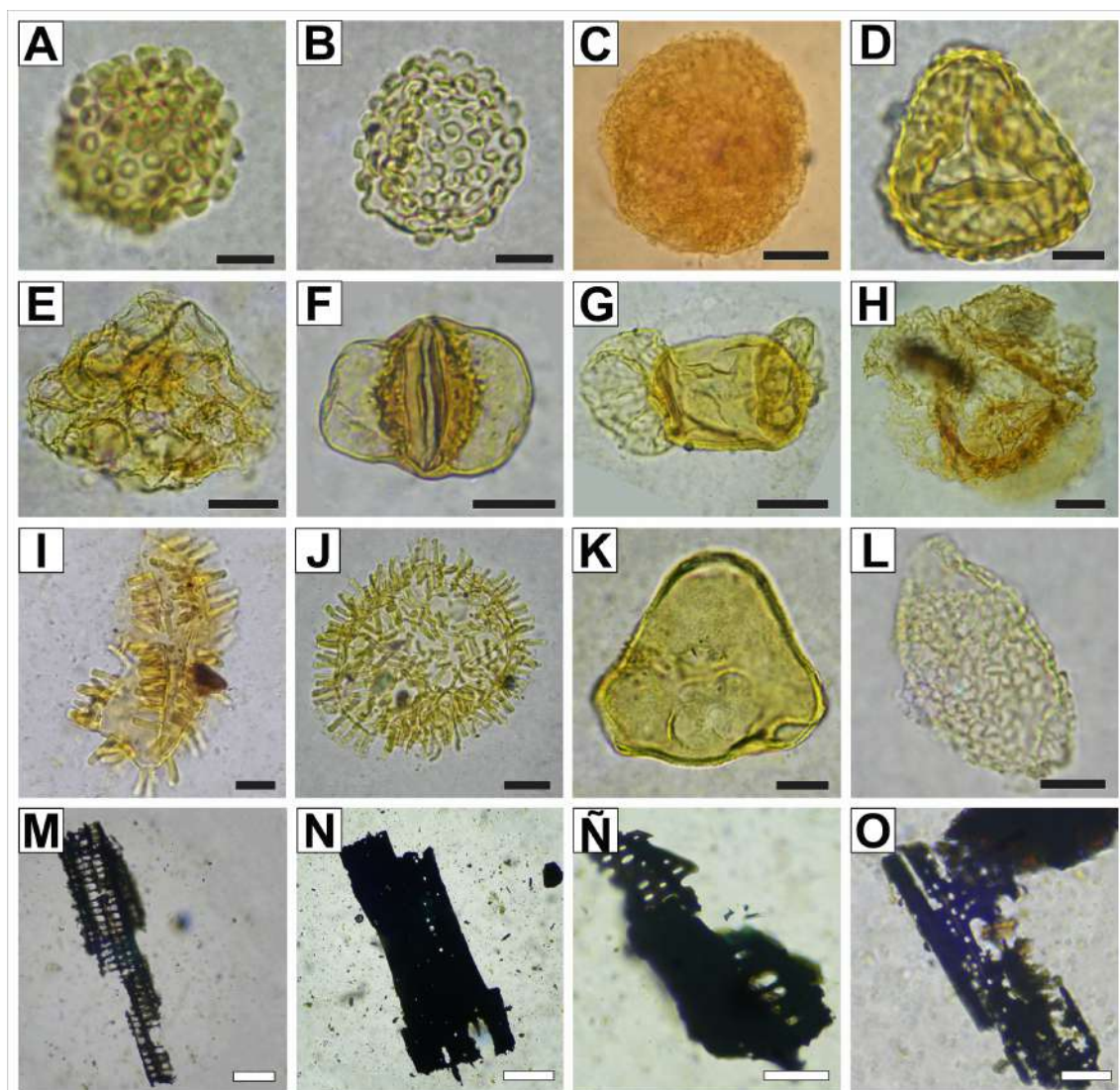
La palinoflora terrestre está dominada por los granos de polen bi y trisacados de coníferas podocarpáceas (Fig. 61F–H). Varias podocarpáceas actuales, representadas en la palinoflora de Cerro del Hadro, están esencialmente adaptadas a regiones de clima húmedo mesotermal (*Podocarpus*, *Dacrydium*) y a climas muy húmedos (*Lagarostrobos franklinii*, Huon Pine, Bowman et al. 2014).

La asociación de granos de angiospermas incluye distintas especies (Tabla 6) y está dominada por los granos de polen monosulcados de liliáceas (Fig. 61L). Resulta de particular interés desde el punto de vista paleoambiental el registro de especies de *Spinizonocolpites* (Fig. 61I–J). Este taxón tiene afinidad botánica con las Arecaceae y en particular con el género actual *Nypa*, sugiriendo un clima cálido, con lluvias estacionales (Woelders et al., 2017). Esta palmera habita actualmente zonas de manglares en regiones tropicales. Tal afinidad permitió inferir condiciones ambientales similares para los depósitos estudiados, con la probable proximidad de una línea costera al cuerpo de agua dulce mencionado previamente. En este sentido, resulta relevante señalar que estudios previos han propuesto una edad maastrichtiana para el inicio de la transgresión atlántica (Clyde et al., 2014, y referencias allí citadas). En particular, se ha sugerido que ciertos intervalos de la Formación Lago Colhué Huapi podrían representar relaciones laterales con la parte terminal del Grupo Chubut y con depósitos coetáneos de la Formación Salamanca (Casal et al., 2015).

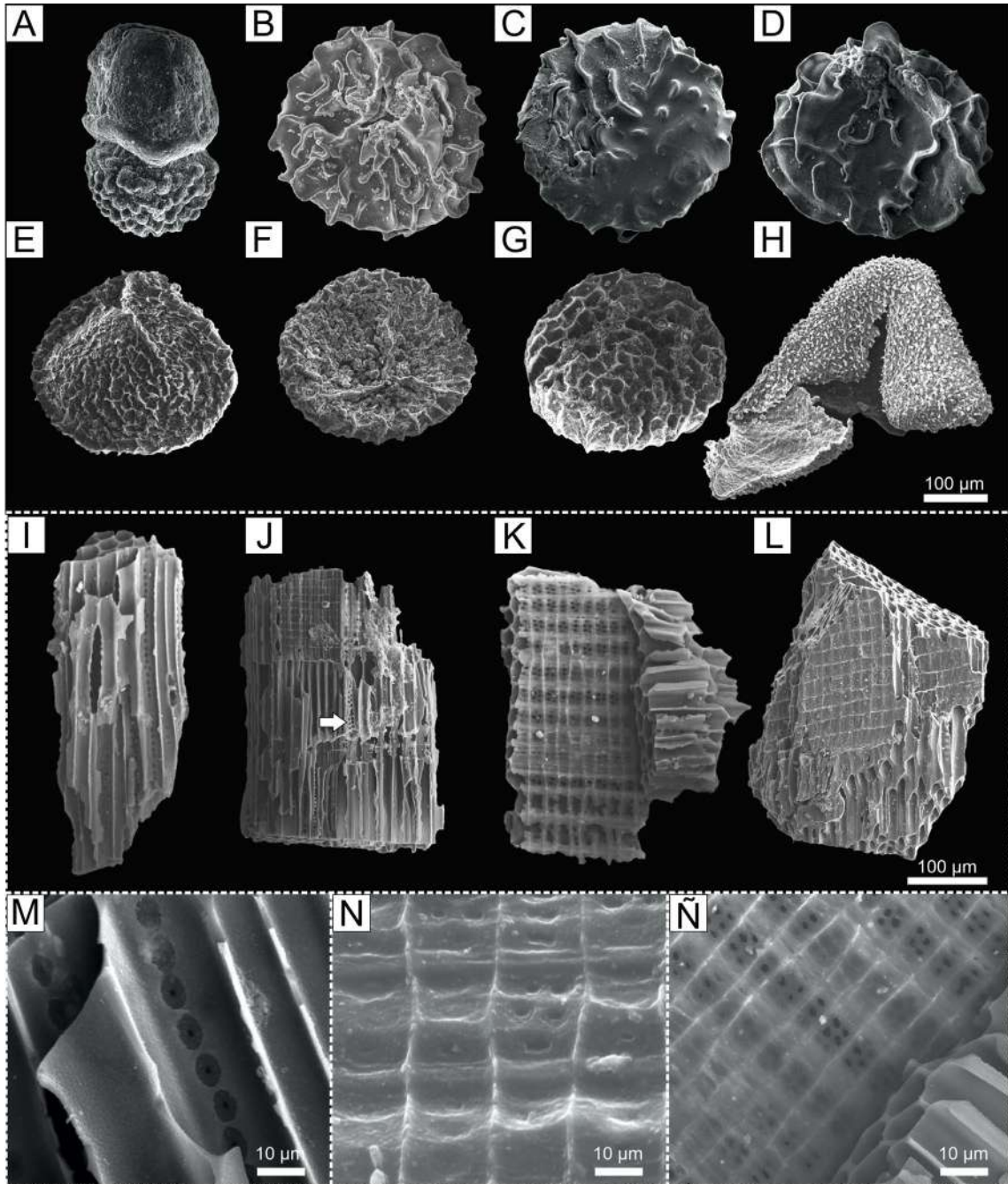
Otras angiospermas representadas en la Formación Lago Colhué Huapi en el Cerro del Hadro, incluyen las Proteaceae y taxones afines a las mismas (Fig. 61K).

En el nivel de margas blancas (MB en la Fig. 60A) se han reconocido abundantes restos de carbón vegetal atribuibles a las coniferales, tanto en la palinoflora (Fig. 61M–O) como en la mesoflora (Fig. 62I–Ñ). Estos fragmentos presentan puntuaciones areoladas, uniseriadas (Fig. 62I, M) y biseriadas (62J), con campos de cruzamiento de tipo cupresoide y podocarpoide (Fig. 62N–Ñ). El registro de numerosos fragmentos de coníferas carbonizadas en el nivel de margas blancas del Cerro del Hadro constituye una evidencia adicional de la abundancia de este grupo de plantas en el ecosistema maastrichtiano. Por otra parte, el registro de carbón vegetal con un tamaño mayor a 180µm (“mesocarbón vegetal”) en los niveles terminales de la Formación Lago Colhué Huapi sugiere un paleoincendio superficial, que habría afectado la vegetación local, favorecido por los niveles elevados de oxígeno durante el Cretácico (Vallati et al., 2020 y referencias allí citadas).

La sección informalmente denominada Cerro de los Fragmentos (Fig. 60B), corresponde a un afloramiento con depósitos de 12 m de espesor y con una tendencia vertical grano decreciente. Incluye principalmente areniscas de grano medio a fino que están intercaladas con pelitas rojizas que caracterizan la Formación Lago Colhué Huapi. Los depósitos de canales de alta sinuosidad reconocidos en el Cerro de los Fragmentos se relacionan lateralmente con facies de planicie de inundación proximal. Estas últimas están representadas por cuerpos arenosos a areno-limosos de geometría tabular (depósitos mantiformes) o planoconvexa (depósitos lobulares), así como por lentes delgadas asociadas a eventos de desborde fluvial (Casal et al., 2015). Además, las fangolitas rojas representan depósitos de planicie de inundación distal, con presencia ocasional de cuerpos lagunares. Esta sección incluye dos niveles fértiles que corresponden a la parte superior de la Formación Lago Colhué Huapi. La capa inferior (CF1 en la Fig. 60B), compuesta por limolitas y areniscas finas a muy finas de color gris, de hasta 1 m de espesor y con una extensión lateral de decenas de metros, se interpreta como un depósito mantiforme. El registro fósil de este nivel incluye palinomorfos acuáticos (Fig. 63A–B, D–J), megasporas de licofitas (Fig. 64A–C) y muy abundantes megasporas de Salviniales (Fig. 64D–H). La abundancia de *Azolla* en estos depósitos y en particular de la especie *Azolla colhuehuapensis* (Figs. 63G–H; 64D–E), podría ser usada como un indicador de aguas dulces abiertas o húmedales (Collinson et al., 2010).

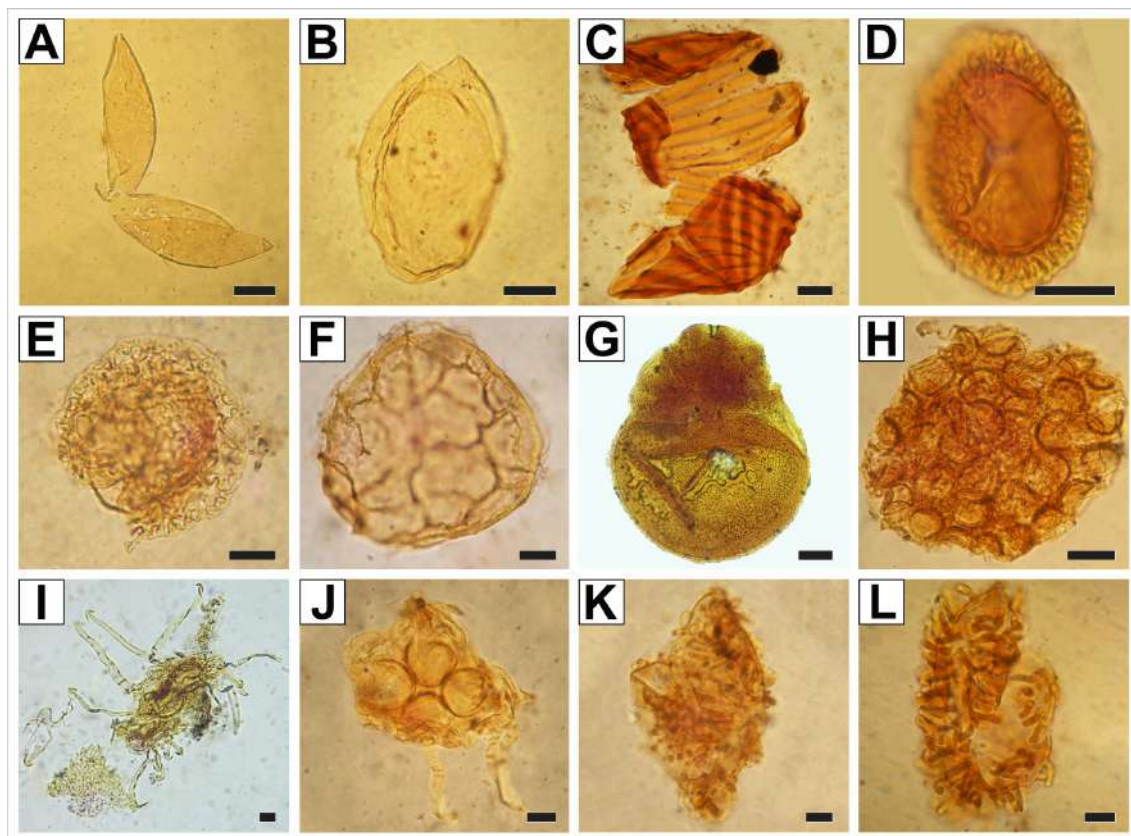


**Figura 61.** Microfotografías de microscopio óptico. **A–L.** Palinomorfos del nivel pelítico de la Formación Lago Colhué Huapi en Cerro del Hadro. **A–B.** *Catinipollis geiseltalensis*, UNPSJB-MF 357–358. **C.** *Schizosporis reticulatus*, LCH1Pat-5-109. **D.** *Cibotioidites* cf. *auriculatus*, UNPSJBMFP-CV 189. **E.** Másula de *Azolla* sp. 3, UNPSJB MFP-CV 181. **F.** *Gamerroites* sp., UNPSJB-MFP-CV 197. **G.** *Podocarpidites* sp., UNPSJB-MFP-CV 184. **H.** *Dacrycarpites australiensis*, UNPSJB-MFP-CV 183. **I–J.** *Spinizonocolpites riochiquensis*, UNPSJB-MF 183, 187. **K.** *Proteacidites scaboratus*, UNPSJB-MFPCV 182. **L.** *Liliacidites kaitangataensis*, UNPSJB-MFP-CV 186. **M–O.** Microcarbón de los niveles de margas blancas. Escalas: A–B, F–G, I, L: 10 micrones; C–E, H, J: 20 micrones; M–O: 100 micrones. Modificado de Vallati et al. (2016, 2020).

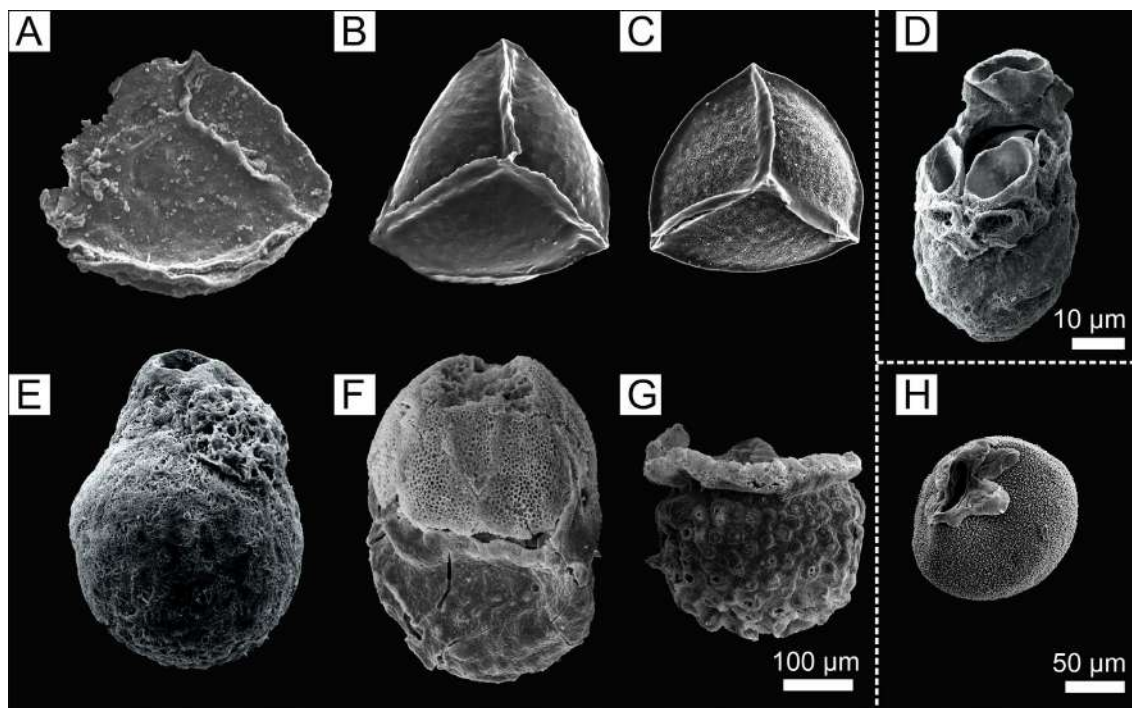


**Figura 62.** Continúa en página siguiente.

**Figura 62.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). **A–Ñ.** Mesofósiles recuperados de la Formación Lago Colhué huapi en el Cerro del Hadro. **A–H.** Esporas recuperadas del nivel pelítico ilustrado en Fig. 60A. **I–Ñ.** Restos carbonizados de leños de coníferas procedentes del nivel de margas blancas asociado al estromatolito E1 en Fig. 60A. **A.** *Azolla* sp.1, aparato completo de megaspora mostrando los flotadores, UNPSJB-MF 351. **B–C.** *Erlansonisporites* cf. *sparassis*, vista proximal y distal, UNPSJB-MF 352. **D.** *Erlansonisporites* cf. *sparassis*, vista distal, UNPSJB-MF 353. **E.** *Horstisporites?* sp., UNPSJB-MF 397. **F–G.** *Horstisporites* cf. *harrisii* (Murray), UNPSJB-MF 354. **H.** Gen. et sp. Indeterminado, UNPSJB-MF 355. **I.** Fragmento en sección radial que muestra traqueidas longitudinales con perforaciones uniseriadas, UNPSJB-MF 169. **J.** Fragmento con puntuaciones biseriadas indicadas con la flecha, subopuestas a alternas en las traqueidas longitudinales, UNPSJB-MF 168. **K–L.** Fragmentos en sección radial con traqueidas longitudinales y campos de cruzamiento, UNPSJB-MF 170, 356. **M.** Detalle de sección radial de I mostrando las puntuaciones areoladas. **N.** Detalle de la sección radial de J mostrando los campos de cruzamiento de tipo podocarpoide. **Ñ.** Detalle de la sección radial de K mostrando los campos de cruzamiento de tipo cupresoide. Modificado de Vallati et al. (2017) y De Sosa Tomas et al. (2024).



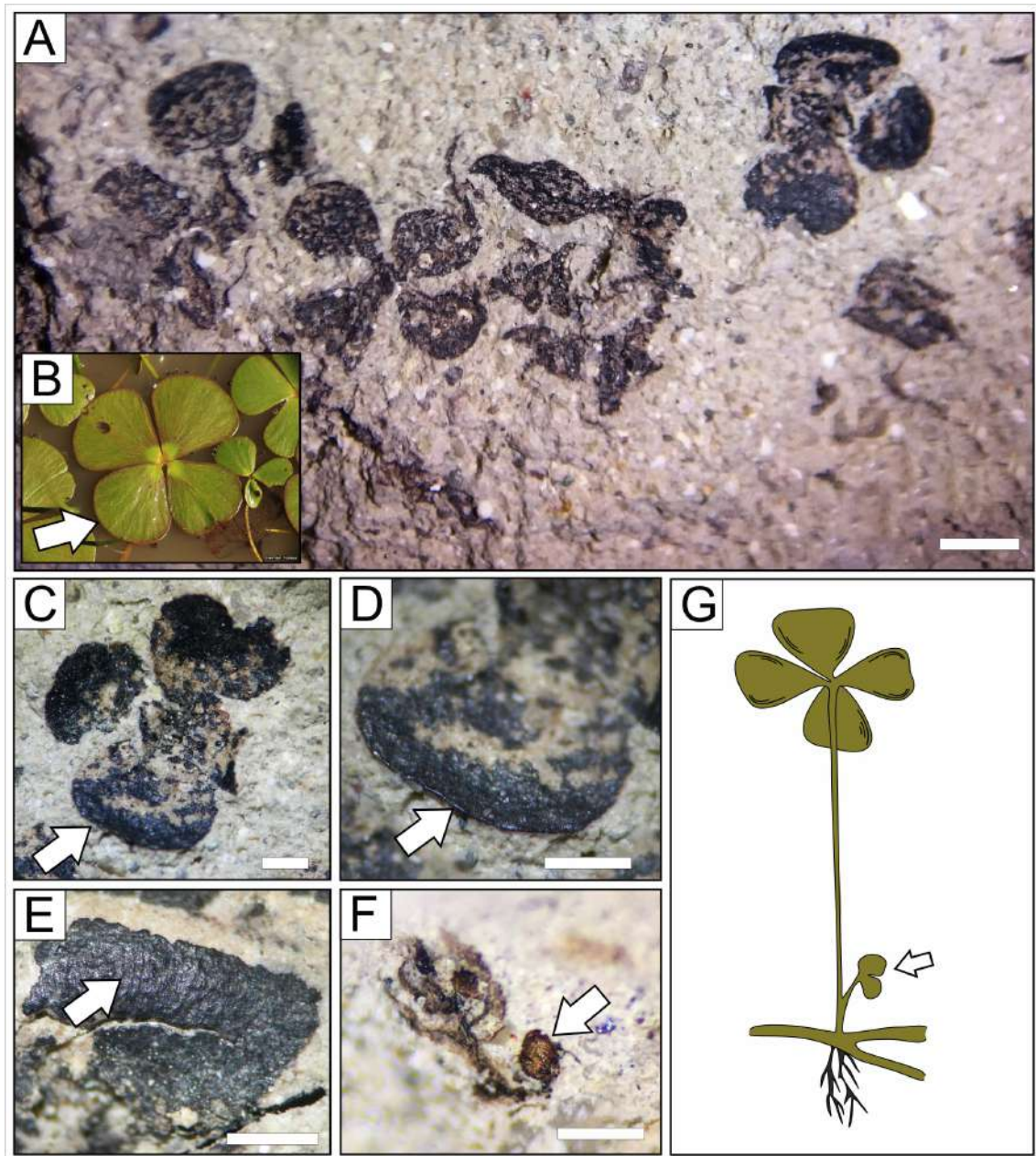
**Figura 63.** Microfotografías de microscopio óptico. **A–L.** Palinomorfos de la Formación Lago Colhué Huapi en el Cerro de los Fragmentos. **A.** *Ovoidites* sp., UNPSJB-MFP-CV 1. **B.** *Ovoidites* sp., UNPSJB-MFP-CV 1f. **C.** *Cicatricosisporites* sp., UNPSJB-MFP-CV 1b. **D.** *Gabonisoris vigourouxii*, UNPSJB-MFP-CV 1L. **E.** *Crybelosporites* sp., UNPSJB-MFP-CV 1V. **F.** *Zlivisporis reticulatus*, UNPSJB-MFP-CV 1J. **G.** *Azolla colhuehuapensis*, UNPSJB-MFP-CV 1L. **H.** Másula de *Azolla colhuehuapensis* con microsporas preservadas, UNPSJB-MFP-CV 1Z1. **I.** Másula de *Azolla* sp.2 que muestra gloquidios septados completamente desarrollados y puntas que terminan con forma de ancla, UNPSJB-MFP-CV 1J. **J.** Másula que muestra cuatro microsporas circulares y gloquidios septados, radiados y plegados, UNPSJB-MFP-CV 2. **K.** *Spinizonocolpites riochiquensis*, UNPSJB-MFP-CV 1C. **L.** *Spinizonocolpites riochiquensis*, UNPSJB-MFP-CV 1. Escalas: A–F, H–L: 10 micrones; G: 50 micrones. Modificado de Vallati et al. (2017).



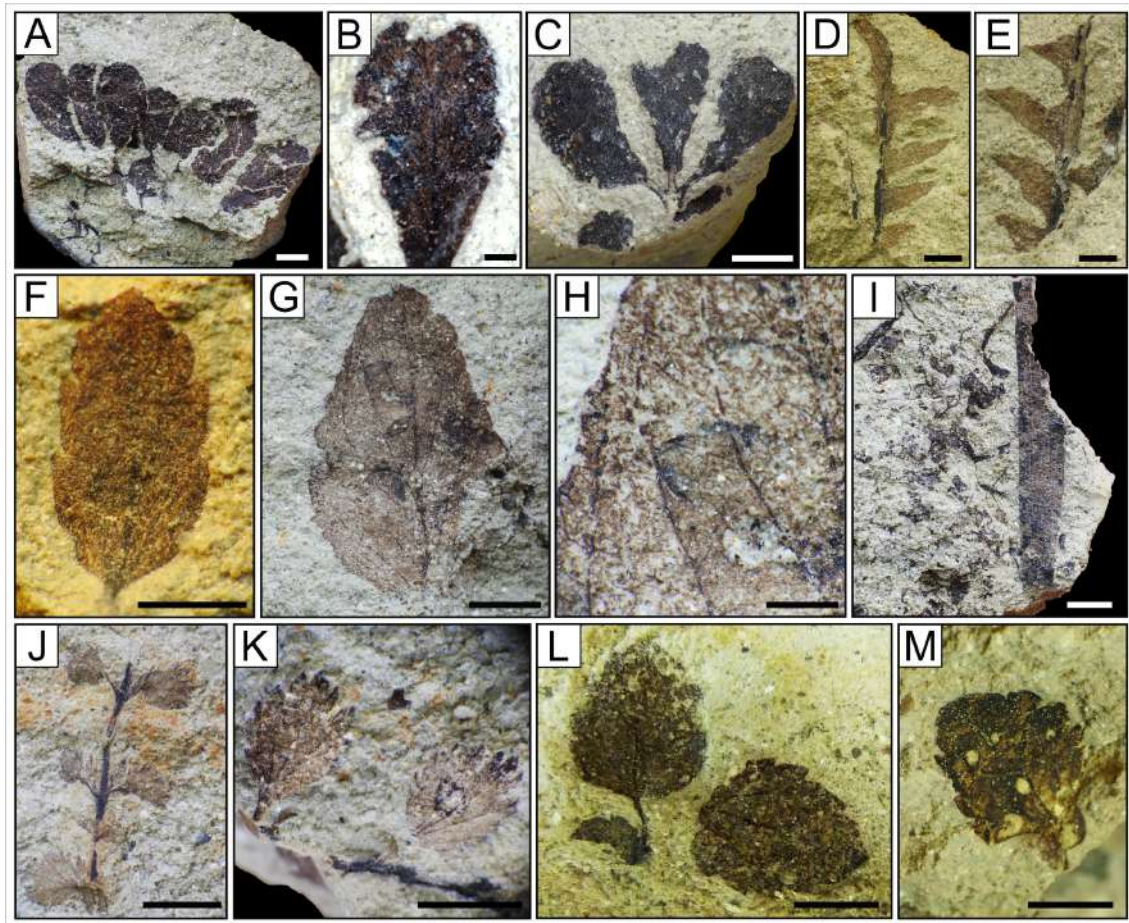
**Figura 64.** Microfotografías de microscopio electrónico de barrido (MEB). A–H. Megasporas y aparatos de megasporas recuperadas en el Cerro de los Fragmentos. A–C. *Minerisporites* spp., UNPSJB-MFP 394–396. D–E. *Azolla colhuehuapensis*, UNPSJB-MFP 56 y 39 respectivamente. F–G. *Azolla* sp.1, UNPSJB-MFP 43, 47. H. *Molaspora lobata*, UNPSJB-MFP 52. Modificado de Vallati et al. (2017).

La capa superior (CF2 en Fig. 60B) tiene menos de 10 cm de espesor y está compuesta por areniscas medianas, de color ocre o amarillo, mal seleccionadas, con participación de limo y arcilla en la matriz, que son macizas y presentan una base erosiva. Este nivel contiene restos de megaflores, entre ellos hojas de Salviniales, tipo *Marsilea* (Fig. 65A, C–E) y un posible esporocarpo de *Marsilea* (Fig. 65F–G).

Estas areniscas, además de los restos de Salviniales, incluyen abundantes restos vegetales, especialmente hojas de angiospermas dispersas de forma caótica. Esta paleoflora incluye carbonizaciones e impresiones de hojas y fragmentos de plantas de preservación regular (Fig. 66).



**Figura 65.** Restos paleobotánicos recuperados de la Formación Lago Colhué Huapi en el Cerro de los Fragmentos en las nacientes del río Chico. **A.** Hojas tipo *Marsilea*, UNPSJB PB-198. **B.** Hojas de *Marsilea* actual, obsérvese la semejanza con el material fósil. La flecha indica la vena marginal del foliolo. **C–D.** Detalles de foliolos, la flecha señala la preservación de la vena marginal, UNPSJB PB-198. **E.** Foliolo con patrón de venación visible, UNPSJB PB-199. **F.** Posible esporocarpio de *Marsilea*, indicado con flecha, UNPSJB PB-243. **G.** Ilustración de la planta completa de *Marsilea* actual, la flecha muestra la posición del esporocarpio. Escalas: A: 3mm; B–F: 1 mm. Modificado de Vallati et al. (2017).



**Figura 66.** Restos foliares recuperados de la Formación Lago Colhué Huapi en el Cerro de los Fragmentos en las nacientes del río Chico. **A.** Morfotipo 1, UNPSJB PB-232. **B.** Morfotipo 1 con detalle de la venación, UNPSJB PB-241. **C.** Morfotipo, UNPSJB PB-234). **D–E.** Morfotipo 2, UNPSJB PB-234–235. **F.** Morfotipo 4, UNPSJB PB-236. **G.** Morfotipo 5, UNPSJB PB-237. **H.** Detalle del morfotipo 5. **I.** Morfotipo 6, UNPSJB PB-242. **J.** Morfotipo 7, UNPSJB PB-238. **K.** Detalle de las láminas del morfotipo 7. **L.** Morfotipo 8, UNPSJB PB-239. **M.** Morfotipo 8. Notar las perforaciones bien delimitadas en la lámina, UNPSJB PB-240. Escalas: A, C–G, I–M: 0.5 cm; B, H: 0.3 cm. Modificado de De Sosa Tomas et al. (2017c).

Entre los restos foliares recuperados de angiospermas probablemente acuáticas (De Sosa Tomas et al., 2017c) se han reconocido siete morfotipos de hojas, dos de ellos pertenecen a angiospermas monocotiledóneas y el resto a angiospermas dicotiledóneas. Representan restos de la comunidad vegetal relacionada a los cuerpos de agua dulce y templada reconocidos previamente en la parte terminal de la unidad litoestratigráfica estudiada (Vallati et al., 2016, 2017).

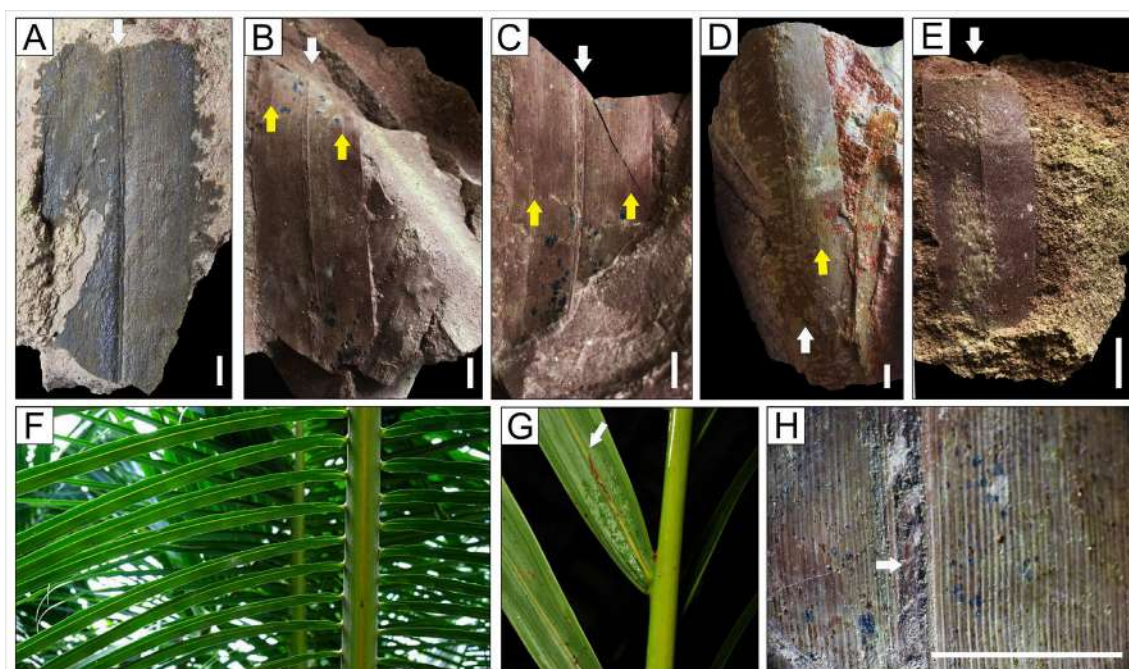
El morfotipo 1 (Fig. 66A–B) corresponde a láminas espatuladas, con pecíolo corto, margen entero, ápice redondeado y base aguda. La venación está compuesta por una vena media que alcanza el ápice, y venas laterales opuestas a alternas, que se dicotomizan hasta alcanzar el margen. Frecuentemente se observan tres folíolos unidos por sus pecíolos. El morfotipo 2 (Fig. 66C) corresponde a hojas pinnadas, profundamente lobuladas. Desde el raquis parten dos o tres venas principales, ya sea separadas o emergiendo de un mismo punto, que se extienden hasta el margen de cada lóbulo. Se observan venas transversales finas entre las venas principales. El morfotipo 4 (Fig. 66F) corresponde a hojas pecioladas, con lámina de contorno elíptico, ápice agudo a obtuso, base aguda y margen dentado. La venación no se encuentra bien preservada. El morfotipo 5 (Fig. 66G–H) corresponde a láminas de contorno ovado, con venación pinnada. Las venas secundarias son alternas, se dicotomizan y alcanzan el margen. Se observa una venación de orden menor, con areolas bien definidas y terminaciones libres. El margen aparenta ser dentado, el ápice es obtuso y la base no se encuentra preservada. El morfotipo 6 (Fig. 66I) corresponde a un fragmento de lámina linear, con patrón de venación paralelógrama característico de monocotiledóneas. No se conservan el ápice ni la base. El morfotipo 7 (Fig. 66J–K) corresponde a un tallo delgado con hojas pecioladas dispuestas en los nudos, cuyas láminas son obovadas y dentadas. La venación es palmatinervada, con varias venas que se originan en un mismo punto y se dicotomizan hasta alcanzar el margen. El morfotipo 8 (Fig. 66L) está representado por láminas foliares de contorno ovado, con margen dentado, ápice obtuso y base igualmente obtusa. La venación está compuesta por una vena media prominente y dos venas laterales que se originan en la base de la lámina. Se observan perforaciones bien delimitadas (Fig. 66M), interpretadas aquí como trazas de herbivoría, posiblemente producidas por insectos masticadores cuando la planta aún estaba viva. Estas marcas constituyen evidencia de interacción planta-insecto durante el intervalo estratigráfico considerado.

El nivel portador de la paleoflora en el Cerro de Los Fragmentos (Fig. 60B) se interpreta como un depósito de desbordamiento generado por un flujo acuoso con alta carga

sedimentaria, de tipo hiperconcentrado, en condiciones de corriente de alta carga y descarga. Este tipo de flujo, caracterizado por su moderada densidad, comportamiento reológico semiplástico y limitada capacidad de selección granulométrica (Oporto Romero et al., 2019 y referencias allí citadas), habría permitido el transporte de restos vegetales (Fig. 66) en suspensión o como carga flotante, favorecido por su flotabilidad relativa. La disposición caótica de los fragmentos foliares sugiere una acumulación rápida y poco selectiva, posiblemente asociada a la incorporación de material vegetal desde la planicie de inundación proximal durante el evento de desbordamiento.

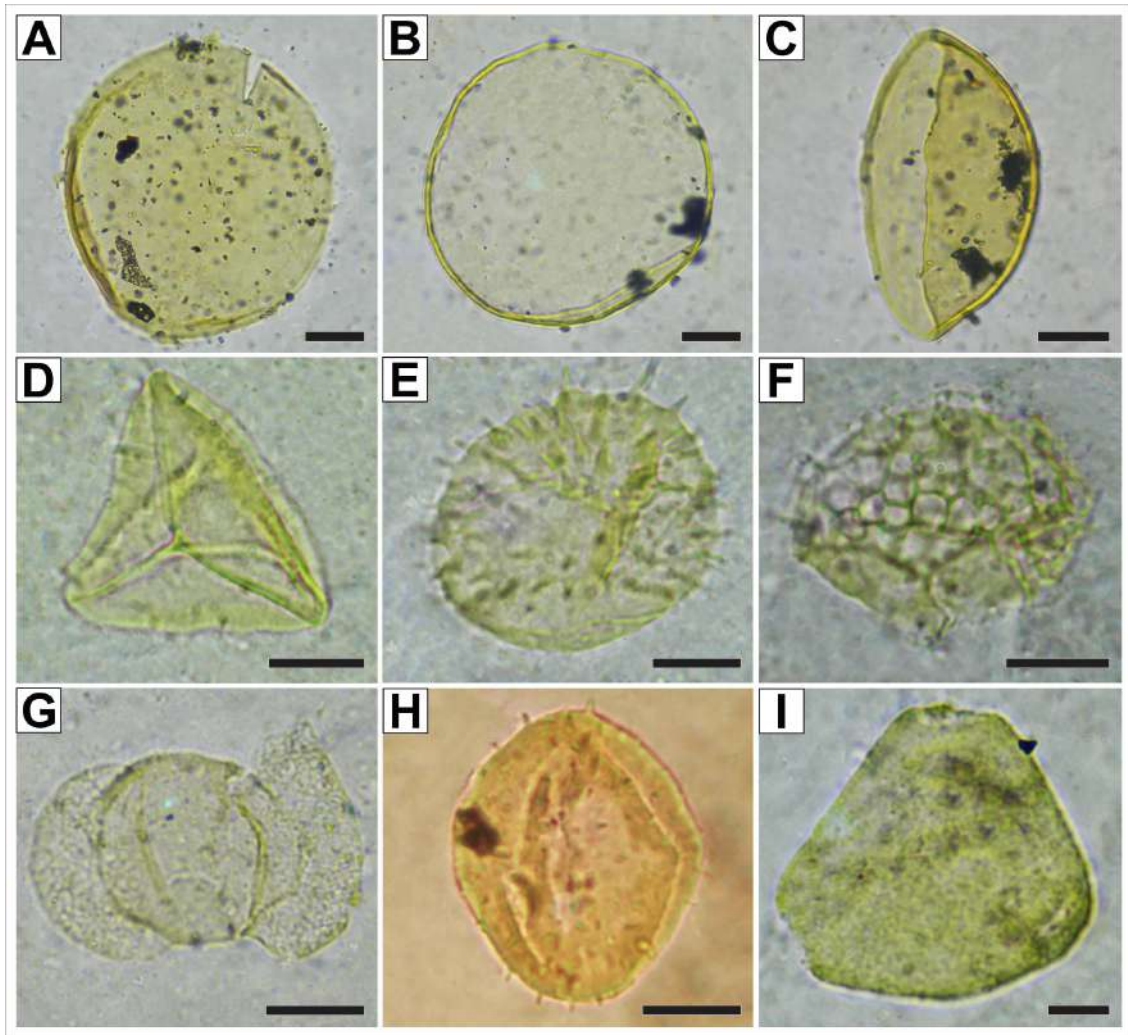
El nivel fosilífero de la localidad Cerro Hoja Grande está incluido en una sucesión pelítica de aproximadamente 12 metros de espesor (Fig. 60C), compuesta por arcilitas rojizas de geometría tabular, con espesores cercanos a los 50 cm y continuidad lateral de decenas de metros (Fig. 24C). Estos depósitos se interpretan como el resultado de procesos de decantación subácea en una planicie de inundación distal, durante eventos de alta descarga en condiciones oxidantes (Retallack, 1988; Miall, 1996), como lo evidencian la coloración rojiza de las arcilitas y su estructura interna masiva o finamente laminada. Los restos fósiles corresponden a impresiones y carbonizaciones de hojas fragmentadas de angiospermas monocotiledóneas (Fig. 67A–E), dispuestas de forma subhorizontal en el plano de estratificación. La orientación de los fragmentos y la ausencia de signos claros de retrabajo sugieren una acumulación autóctona o parautóctona, con escaso transporte y baja energía en el momento de la depositación. Esta preservación puede explicarse por la decantación del material vegetal desde suspensión en un flujo acuoso diluido, posiblemente en sectores con exposición subaérea intermitente de la planicie, donde también pudieron haber actuado procesos de descomposición diferencial o bioerosión que explican la ausencia de ápices y bases en las hojas (Oporto et al., 2019). Desde el punto de vista morfológico, los restos paleobotánicos recuperados en esta localidad corresponden a láminas lineares con un patrón de venación paralelógrafa, típico de las monocotiledóneas, con una vena media prominente y múltiples venas laterales (Fig. 67A–E, H). Se ha propuesto una afinidad botánica con la familia Arecaceae (De Sosa Tomas et al., 2017c; Vallati et al., 2020). En particular, estos fósiles pueden compararse con el género de palmeras de manglar *Nypa*, cuyas hojas presentan una morfología similar a la aquí observada. Asimismo, la presencia de palmeras tipo-*Nypa* en esta unidad ha sido propuesta a partir del reconocimiento, en localidades cercanas, de varios ejemplares del palinomorfo *Spinizonocolpites*, afín a este grupo de angiospermas monocotiledóneas (Vallati et al., 2016, 2017, 2020). En la actualidad, el género *Nypa* se encuentra en

regiones de manglares de los Océanos Índico y Pacífico, caracterizadas por la coexistencia de entornos marinos costeros y desembocaduras de ríos. La presencia de este tipo de palmeras en el registro fósil sugiere un ambiente de estuario, con intercambio de aguas dulces y salobres (Rockall et al., 2022). Esta preferencia ecológica sugiere que los depósitos analizados se habrían originado en condiciones ambientales análogas, probablemente próximos a una línea de costa. Cabe destacar la cercanía estratigráfica de los depósitos aquí estudiados con la Formación Salamanca, que suprayace a la Formación Lago Colhué Huapi. Según Casal et al. (2015), ciertos intervalos de la Formación Lago Colhué Huapi podrían representar relaciones laterales entre la parte superior del Grupo Chubut y depósitos contemporáneos de la Formación Salamanca.



**Figura 67.** A–E, H. Restos fósiles de hojas de monocotiledóneas recuperados de la Formación Lago Colhué Huapi en el Cerro Hoja Grande. A–E. Hojas tipo Palmae, UNPSJB-PB 204, 200, 201, 202, 203 respectivamente. F–G. Hojas y folíolos de *Nypa*, mostrando la morfología de palmeras actuales; notar la similitud entre los restos fósiles y los actuales. H. Detalle de C, mostrando la vena media y las venas longitudinales paralelas que la delimitan. Las flechas blancas indican las robustas venas centrales de los folíolos. Las flechas amarillas muestran venas paralelas de orden superior. Escalas: A: 0.5 cm, B–E, H 1: cm. Modificado de Vallati et al. (2020).

Finalmente, los depósitos sedimentarios de la Formación Lago Colhué Huapi que afloran parcialmente en Corral de Piedra consisten en una alternancia de arcilitas, limolitas y areniscas, con una sección total de aproximadamente 6 metros de espesor (Fig. 60D). Las pelitas que contienen los palinomorfos son masivas o presentan laminación horizontal, con espesores variables entre 0,2 y 3,2 m. Estas características sugieren una depositación por decantación en condiciones de baja energía, probablemente en ambientes lénticos o en sectores encharcados de una planicie de inundación distal. Las areniscas asociadas son de grano medio a fino, de color grisáceo y con laminación horizontal difusa. Este nivel arenoso, con base y techo planos y espesores que varían entre 0,18 y 0,9 m, se interpreta como un depósito formado bajo condiciones de lecho plano, vinculadas a flujos traccionales de baja a moderada energía, sin evidencia de formas de lecho desarrolladas. La geometría tabular y los contactos planos superior e inferior apoyan esta interpretación. En esta localidad, la palinoflora relativamente bien preservada no es tan diversa, pero incluye varios de los taxones identificados en las muestras de los sitios antes mencionados (ver tabla 6). Sin embargo, se destaca la representación de taxones acuáticos como las algas filamentosas zygnematáceas (Fig. 68A–C). También se reconocieron representantes de las filicopsidas (68D) y de las licofitas (Fig. 68E–F), sugiriendo ambientes próximos al cuerpo de agua. Además, componen la palinoflora de Corral de Piedra granos de polen de plantas terrestres como coniferales (Fig. 68G) y angiospermas (Fig. 68H–I).



**Figura 68.** Microfotografías de microscopio óptico. Palinomorfos de la Formación Lago Colhué Huapi en Corral de Piedra. **A–C.** *Ovoidites spriggi*, UNPSJB-MFP-CV 198, coordenadas vernier 6/93, 22/98 y 198 8/98 respectivamente. **D.** *Gleicheniidites senonicus*, UNPSJB-MFPCV 199. **E.** *Ceratosporites equalis*, UNPSJBMFP-CV 199. **F.** *Retitriletes austroclavadites*, UNPSJB-MFP-CV 200. **G.** *Podocarpidites* sp., UNPSJB-MFP-CV 199. **H.** *Tubulifloridites lilliei*, UNPSJB-MFP-CV 199. **I.** *Proteacidites scaboratus*, UNPSJB-MFP-CV 221. Escalas: A–C, G: 20 micrones; D–F, H–I: 10 micrones. Modificado de Vallati et al. (2020).

A modo de síntesis, a continuación, se listan todos los taxones de palinomorfos (Tabla 6) y mesofósiles (Tabla 7) identificados en el sector de las nacientes del río Chico en el marco de esta tesis.

Niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi					
Taxón	Afinidad botánica conocida o probable	Secciones			
		NPCDH	MBCDH	CDF	CDP
<i>Araucariacites australis</i>	Spermatophyta; Coniferales; Araucariaceae	x	x		
<i>Arecipites</i> sp.	Anthophyta; Monocot; Arecaeae		x		
<i>Ariadnaesporites micromedusus</i>	Monilophyta; Salviniales; Salviniaceae	x	x		
<i>Azolla</i> sp.2 (massula, Vallati et al., 2017)	Monilophyta; Salviniales; Salviniaceae	x		x	
<i>Azolla</i> sp.3 (massula, Vallati et al., 2020)	Monilophyta; Salviniales; Salviniaceae		x		
<i>Baculatisporites comaumensis</i>	Monilophyta; Osmundaceae?; Hymenophyllaceae?	x		x	
<i>Biretisporites</i> sp.	Monilophyta; Hymenophyllales; Hymenophyllaceae		x		
<i>Buttinia andreevi</i>	Anthophyta; Eudicot	x			
<i>Beaupreaidites</i> cf. <i>elegansiformis</i>	Anthophyta; Eudicot; Proteaceae (tipo <i>Beauprea</i> )	x			
<i>Beaupreaidites orbiculatus</i>	Anthophyta; Eudicot; Proteaceae (tipo <i>Beauprea</i> )	x			
<i>Camarozonosporites</i> cf. <i>idahoensis</i>	Lycophyta; Lycopsidea	x			
<i>Catinipollis geiseltalensis</i>	Streptophyta; Zygnematales; Zygnemataceae	x	x		
<i>Ceratospores equalis</i>	Lycophyta; Selaginellales; Selaginellaceae	x	x		x
<i>Cibotiidites tuberculiformis</i>	Monilophyta; Filicopsida; Dicksoniaceae		x		
<i>Cibotiidites</i> cf. <i>auriculatus</i>	Monilophyta; Filicopsida; Dicksoniaceae		x		
<i>Cibotiidites</i> sp.	Monilophyta; Filicopsida; Dicksoniaceae		x		
<i>Cicatricosisporites</i> sp	Monilophyta; Schizaeales; Schizaeaceae		x	x	
<i>Cicatricosisporites</i> sp. 1	Monilophyta; Schizaeales; Schizaeaceae	x			
<i>Cicatricosisporites</i> sp. 2	Monilophyta; Schizaeales; Schizaeaceae	x			
<i>Classopolis classoides</i>	Spermatophyta; Coniferales; Cheirolepidiaceae		x		
<i>Classopolis</i> sp.	Spermatophyta; Coniferales; Cheirolepidiaceae	x			
<i>Concavisporites</i> sp.	Monilophyta; Filicopsida		x		
<i>Crybelosporites</i> sp.	Monilophyta; Salviniales; Marsileaceae			x	
<i>Cyathidites</i> sp.	Monilophyta; Filicopsida	x			
<i>Cycadopites</i> sp.	Spermatophyta; Cycadopsida	x	x		
<i>Dacrycarpites australiensis</i>	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae		x		
<i>Dacrydiumites florinii</i>	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae		x		
<i>Dilwynites granulatus</i>	Spermatophyta; Coniferales; Araucariaceae		x		
<i>Ercipites scabratus</i>	Anthophyta; Eudicot; Ericaceae	x			
<i>Gabonisporis vigourouxii</i>	Monilophyta; Salviniales; Marsileaceae	x		x	
<i>Gamerroites</i> sp.	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae		x		
<i>Gleicheniidites senonicus</i>	Monilophyta; Gleicheniales; Gleicheniaceae	x	x		x
<i>Gnetaceaepollenites barghoornii</i>	Spermatophyta; Gnetales	x			
<i>Interulobites intraverrucatus</i>	Incertae sedis	x			

Tabla 6. Continúa en página siguiente.

Niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi					
Taxón	Afinidad botánica conocida o probable	Secciones			
		NPCDH	MBCDH	CDF	CDP
<i>Inaperturopollenites</i> sp.	Spermatophyta; Coniferales		x		
<i>Liliacidites</i> cf. <i>kaitangataensis</i>	Anthophyta; Monocot; Liliaceae	x	x		
<i>Liliacidites kaitangataensis</i>	Anthophyta; Monocot; Liliaceae		x		
<i>Liliacidites regularis</i>	Anthophyta; Monocot; Liliaceae	x			
<i>Liliacidites variegatus</i>	Anthophyta; Monocot; Liliaceae		x		
<i>Mauritiidites?</i> sp.	Anthophyta; Arecaceae; Calamoidea	x			
<i>Microcachryiidites antarcticus</i>	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae	x	x		
<i>Ovoidites parvus</i>	Streptophyta; Zygnematales; Zygnemataceae				x
<i>Ovoidites spriggi</i>	Streptophyta; Zygnematales; Zygnemataceae				x
<i>Ovoidites</i> sp.	Streptophyta; Zygnematales; Zygnemataceae	x		x	x
<i>Peninsulapollis gillii</i>	Anthophyta; Eudicot; Proteaceae	x			
<i>Peninsulapollis truswelliae</i>	Anthophyta; Eudicot; Proteaceae	x			
<i>Phyllocladidites mawsonii</i>	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae	x	x		
<i>Phyllocladidites?</i> sp.	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae		x		
<i>Podocarpidites ellipticus</i>	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae		x		
<i>Podocarpidites</i> cf. <i>elegans</i>	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae		x		
<i>Podocarpidites</i> cf. <i>microreticuloidata</i>	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae		x		
<i>Podocarpidites</i> cf. <i>parviauriculatus</i>	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae		x		
<i>Podocarpidites</i> spp.	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae	x			x
<i>Proteacidites scaboratus</i>	Anthophyta; Eudicot; Proteaceae	x	x		x
<i>Proteacidites</i> cf. <i>scaboratus</i>	Anthophyta; Eudicot; Proteaceae	x			
<i>Proxapertites</i> sp.	Anthophyta; Monocot; Araceae/Arecaceae	x			
<i>Quadrplanus brossus</i>	Incertae sedis	x			
<i>Retitriletes austroclavadites</i>	Lycophyta; Lycopsidea; Lycopodiaceae		x		x
<i>Retitriletes</i> sp.	Lycophyta; Lycopsidea; Lycopodiaceae		x		
<i>Ruffordiaspora</i> sp.	Monilophyta; Schizaeales; Schizaeaceae	x			
<i>Rugubivesiculites</i> sp.	Spermatophyta; Coniferales	x	x		
<i>Schizosporis reticulatus</i>	Streptophyta; Zygnematales; Zygnemataceae	x			
<i>Spinizonocolpites riochiquensis</i>	Anthophyta; Monocot; Arecaceae		x	x	
<i>Spinizonocolpites</i> cf. <i>hialinus</i>	Anthophyta; Monocot; Arecaceae	x			
<i>Tricolpites</i> sp.	Anthophyta; Eudicot	x			
<i>Tubulifloridites lilliei</i>	Anthophyta; Eudicot; Asteraceae	x	x		x
<i>Trisaccites</i> sp.	Spermatophyta; Coniferales; Podocarpaceae		x		
<i>Zlivisporis reticulatus</i>	Bryophyta; Marchantiales	x	x	x	

Continuación Tabla 6. Continúa en página siguiente.

**Continuación Tabla 6.** Lista ordenada alfabéticamente de los taxones de palinomorfos identificados en los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi en el sector de las nacientes del río Chico. Abreviaturas. NPCDH: Nivel pelítico, Cerro del Hadro; MBCDH: Margas blancas, Cerro del Hadro; CDF: Cerro de los Fragmentos; CDP: Corral de Piedra. Se consideran las afinidades botánicas conocidas o probables para las interpretaciones paleoambientales y paleoecológicas realizadas. Afinidad botánica de las esporas dispersas y los granos de polen según Zippi (1998), Harley (2006); Raine et al. (2011); Bowman et al. (2014); Zhang et al. (2021) y referencias allí citadas.

Niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi						
MESOFÓSILES (Megasporas y Charcoal)	Afinidad botánica conocida o probable	Secciones				
		NPCDH	MBCDH	CDF	CDP	CHG
<i>Azolla colhuehuapensis</i>	Monilophyta; Salviniales; Salviniaceae			x		
<i>Azolla</i> sp 1 (Vallati et al., 2017)	Monilophyta; Salviniales; Salviniaceae	x		x		
<i>Ertansporites</i> cf. <i>sparassis</i>	Lycophyta, Selaginellales	x				
<i>Horstisporites</i> cf. <i>harrisii</i>	Lycophyta, Selaginellales	x				
<i>Minerisporites</i> spp.	Lycophyta, Isoetales			x		
<i>Molaspora lobata</i>	Monilophyta; Salviniales; Marsileaceae			x		
Restos de leños carbonizados	Spermatophyta; Coniferales		x		x	
HOJAS						
Tipo- <i>Marsilea</i>	Monilophyta; Salviniales; Marsileaceae			x		
Hojas de Monocotiledónea	Fragmentos de hojas tipo palmera					x
Hojas de Angiospermas (De Sosa Tomas et al., 2017)	Anthophyta			x		

**Tabla 7.** Lista ordenada alfabéticamente de los mesofósiles y restos de hojas identificados en los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi en el sector de las nacientes del río Chico. Abreviaturas. NPCDH: Nivel pelítico Cerro del Hadro; MBCDH: Margas blancas; CDF: Cerro de los Fragmentos; CDP: Corral de Piedra. CHG: Cerro Hoja Grande.

## 8-DISCUSIÓN

## 8-Discusión

### 8. 1-Implicancias bioestratigráficas y paleobiogeográficas

En esta tesis se ha realizado el primer estudio taxonómico de detalle sobre las carofitas del Grupo Chubut, cuyo resultado ha permitido aportes significativos al conocimiento de la diversidad y evolución de estas plantas durante el Cretácico.

Como se mencionó, las floras de carofitas exhiben diversas composiciones en intervalos sucesivos de tiempo (Grambast, 1974; Martín-Closas, 2003; Martín-Closas y Soulié-Märsche, 2016). En particular, el intervalo cronoestratigráfico correspondiente al Jurásico Tardío–Cretácico Temprano, de interés para esta tesis, se caracterizó por la abundancia de especies de carofitas pertenecientes a la familia Clavatoraceae, especialmente en la región tropical y subtropical del Tetis (Pérez-Cano et al., 2020; Vicente et al., 2024). En otros lugares, pocas especies de esta familia coexistieron con las Characeae tempranas. Alternativamente, se produjeron asociaciones mixtas de Charoidae y Nitelloidae sin clavatoráceas (Wang y Lu, 1982; Schudack, 1993, entre otros). Es interesante señalar que las asociaciones dominadas por Charoidae no emergieron hasta el Cretácico Tardío (p.ej. Li et al., 2019). Por lo tanto, se destacan los resultados obtenidos al estudiar en detalle la asociación del Cretácico Temprano del Miembro Bardas Coloradas de la Formación Los Adobes en Sierra de la Manea, asignada al Barremiano. Según la evolución composicional de este grupo de plantas, esta flora debería incluirse en el período de dominancia de las clavatoráceas asociadas con las caráceas ancestrales. Sin embargo, las asociaciones patagónicas sin clavatoráceas y compuestas únicamente por especies pertenecientes al género *Mesochara* preceden a dichas floras a nivel mundial en aproximadamente 30 millones de años.

La flora estudiada por Pérez-Cano et al. (2020) en los depósitos de la Cuenca de Maestrat, en la Cadena Ibérica, refleja la diferencia composicional entre las asociaciones barremianas del hemisferio norte y las aquí estudiadas. Estos autores destacan la gran biodiversidad registrada en la flora, con fructificaciones y talos de carofitas pertenecientes a las familias Porocharaceae, Characeae y Clavatoraceae (con especies de los géneros *Echinochara*, *Globator*, *Atopochara*, *Clavator*, *Asciidiella*, *Hemiclavator* y *Pseudoglobator*). Recientemente, Vicente et al. (2024) han diferenciado una bioprovincia de carofitas peri-tetiana basada en la biodiversidad de Clavatoraceae.

En los depósitos estudiados de la Formación Los Adobes se reconoció una nueva especie del género *Mesochara*, *M. adobensis* De Sosa Tomas et al. 2022. Este taxón fue incluido

en el grupo *voluta* del sistema de clasificación para el género *Mesochara* de Martín-Closas (2000). Sin embargo, la morfología troncocónica tan particular de los girogonites estudiados, que exhiben una base ancha truncada (no observada en ninguna otra especie conocida hasta el momento) impide su ubicación en los subgrupos actualmente conocidos. Esto motiva la propuesta de creación de un nuevo subgrupo denominado *adobensis*, cuya ubicación en el esquema original se muestra en la Tabla 8.

Grupo	Subgrupo	Moda de altura (H) en micrones	Base
<i>M. canellata</i>	-----	<250	-----
<i>M. voluta</i>	<i>voluta</i>	250-400	Redondeada
	<i>stipitata</i>	250-400	Pequeña columna basal
	<b><i>adobensis</i></b>	<b>250-400</b>	<b>Ancha, truncada</b>
<i>M. stantoni</i>	<i>stantoni</i>	>400	Redondeada
	<i>paragranulifera</i>	>400	Pequeña columna basal

**Tabla 8.** Propuesta del sistema de clasificación de grupos y subgrupos para poblaciones de girogonites del género *Mesochara* (modificado de Martín-Closas, 2000).

Durante el desarrollo de los estudios taxonómicos, el reconocimiento de la placa basal de los girogonites resultó dificultoso, lo que impidió una determinación más precisa en algunos taxones, como aff. *Mesochara harrisii* y *Lamprothamnium? barcinensis*. En estos casos, las numerosas secciones delgadas obtenidas no permitieron verificar si estos girogonites poseen una placa basal unicelular (como en *Lamprothamnium* y *Mesochara*) o multipartita (como en *Aclistochara* y *Tolypella*). En este sentido, trabajos recientes que implementan nuevas metodologías para el análisis taxonómico y morfométrico, no destructivos, basados en micro-CT (microtomografías computadas) en restos de caráceas (Benyó-Korcsmáros et al., 2023) resultan prometedores para aplicar a futuro.

En las asociaciones de carofitas estudiadas se destaca la coocurrencia de taxones endémicos y/o probablemente endémicos (*Mesochara maruchoensis*, *Mesochara adobensis*, *Lamprothamnium? barcinensis*) con especies de carofitas cosmopolitas y subcosmopolitas (*Mesochara stipitata*, aff. *Mesochara harrisii*, *Sphaerochara verticillata* y *Clavator harrisii*). En análisis previos de asociaciones de carofitas y ostrácodos del Cretácico Temprano de Patagonia central, Musacchio (1995, 2000) sugiere que la configuración de “bolsones neocomianos semi-aislados”, habría acentuado el endemismo de la flora y la fauna lacustre. Por otra parte, los registros de especies pandémicas sugerirían la capacidad de algunas de estas plantas para colonizar ambientes diferentes y el libre intercambio entre continentes en los intervalos de tiempo considerados. Al respecto, Proctor (1980) enfatizó el interés de las especies monoicas de *Chara* actual para explicar su distribución cosmopolita. Este mismo carácter, es decir, la disposición conjunta de los gametangios femeninos y masculinos en la misma planta se reconoce en la especie *Atopochara trivolvis*, una clavatorácea del Cretácico, que exhibe en el utrículo las impresiones de los anteridios y que alcanzó una amplia distribución geográfica en el Aptiano (Martín-Closas y Wang, 2008). En el caso particular de la especie cosmopolita *Clavator harrisii*, reconocida en las formaciones Cerro Barcino y Pozo D-129, los anteridios no se han conservado como impresiones en el utrículo calcificado, por lo que no ha sido posible documentar su carácter monoico en el registro fósil. Sin embargo, la distribución global de esta carofita en el Aptiano (Martín-Closas, 2015), sugiere monoicismo, aunque su distribución probablemente habría sido potenciada por conexiones intercontinentales intermitentes, que también habrían permitido la dispersión de los vertebrados terrestres (Gheerbrant y Range, 2006). En este sentido, es importante señalar el registro de dinosaurios herbívoros del clado Rebbachisauridae en el Cretácico Inferior de América del Sur, África y Europa (Gomes Da Costa Pereira et al., 2020 y referencias allí citadas), así como las menciones de rebaquisáuridos tanto del Cretácico Inferior como del Superior en diversas cuencas patagónicas de Argentina (Salgado et al., 2004; Carballido et al., 2012; Ibiricu et al., 2012). Para este estudio, resulta de interés el hallazgo de carofitas, entre ellas *Clavator harrisii* (originalmente asignadas como *Flabellochara harrisi* por Musacchio y Palamarczuk, 1975), en niveles inferiores de la Formación Rayoso en Quili-Malal, así como la presencia de restos de rebaquisáuridos en niveles aptianos–albianos de esta misma unidad en la localidad de Agrio del Medio (Salgado et al., 2012; Canudo et al., 2018).

Hasta la fecha, los mecanismos de dispersión de estas carofitas cosmopolitas son poco conocidos. Trabelsi et al. (2015) discutieron la posible dispersión de ostrácodos no marinos transportados pasivamente por animales más grandes, particularmente aves o pterosaurios. Además, varios autores (por ejemplo, Martín-Closas y Wang, 2008) sugirieron que los dinosaurios herbívoros migratorios, especialmente aquellos que vivieron en humedales, donde prosperaban las carofitas, podrían haber sido los vectores de dispersión, de manera similar a lo que ocurre en la actualidad, en donde patos y otras aves migratorias dispersan los girogonites de las carofitas. Las Charales constituyen un importante recurso alimenticio para estas aves y hay evidencias de que pueden dispersar las oosporas, tanto localmente como a mayores distancias por endozoocoria o ectozoocoria (Proctor, 1980; Fox y Stipniece, 2024).

Dentro de las clavatoráceas, las especies reconocidas en cuencas argentinas y brasileras (Musacchio, 2000; De Sosa Tomas et al., 2017a, 2023), constituyen, hasta el momento, los únicos registros gondwánicos. Diversos trabajos en los últimos años han abordado el estudio de los patrones de distribución de las carofitas clavatoráceas (Martín-Closas y Sierra-Kiel, 2007; Martín-Closas y Wang 2008; Martín-Closas et al., 2010; Martín-Closas 2015, Vicente et al., 2024). El registro de las clavatoráceas en Argentina resulta de potencial interés en la interpretación de las relaciones biogeográficas entre los hemisferios norte y sur, lo que estaría en correspondencia con la evolución geológica-fisiográfica de las masas continentales (Musacchio, 1979, 2000).

En efecto, las Clavatoraceae no se registraron en Argentina hasta el intervalo Barremiano–Aptiano, cuando tres especies subcosmopolitas de esta familia colonizaron Sudamérica (Musacchio, 2000) desde la región del Tetis (Martín-Closas y Wang, 2008; Martín-Closas et al., 2010; Martín-Closas, 2015). Estas especies incluyen *Atopochara trivolis triquetra*, *Clavator harrisii* y *Triclypella patagonica* Musacchio 1989 (ahora *Clavator calcitrapus jiangluoensis* nov. comb. Pérez-Cano, Bover-Arnal y Martín-Closas, 2020) y probablemente también *Diectochara andica* (y sus probables sinónimos *Echinochara lazarii*-*Charaxis spicatus*).

En Argentina *C. harrisii* var. *zavialensis* fue identificada por primera vez en el Miembro Cerro Castaño (De Sosa Tomas et al., 2017a), junto con otras especies de carofitas características de la biozona europea *Clavator grovesii lusitanicus* del Aptiano–Albiano medio (Riveline et al., 1996), recientemente redefinida como biozona *Clavator grovesii corrugatus* por Pérez-Cano et al. (2023). Esta interpretación cronoestratigráfica coincidiría con la presencia de *Crassipollis* cf. *chaloneri* (Brenner) Góczán y Juhász en

las asociaciones palinológicas de estos mismos depósitos. Esta especie de angiosperma primitiva ha sido reportada previamente en sedimentitas del Cretácico Inferior (Albiano) de las formaciones Glen Rose (Texas) y Escucha (Cadena Ibérica).

Posteriormente, el morfotipo *zavialensis* fue también reconocido en la Formación Pozo D-129 (De Sosa Tomas et al., 2023). Ambas unidades comparten, además, la presencia de angiospermas primitivas como *Retimonocolpites* (Vallati, 2013; De Sosa Tomas y Vallati, 2019). En la sección aflorante de Sierra Silva, la coexistencia de este tipo de polen con elementos típicamente gondwánicos, como *Tucanopollis* y *Stellatopollis*, refuerza la hipótesis de conexiones florísticas con otras regiones del hemisferio sur durante el Cretácico Temprano (Vallati, 2013). Esta interpretación es consistente con lo propuesto por Carignano et al. (2017), quienes identificaron una afinidad gondwánica basada en el análisis de microfaunas de ostrácodos.

*Tucanopollis crisopolensis* es una especie característica del Barremiano–Aptiano temprano del norte de Gondwana (Regali et al., 1974; Doyle et al., 1977; Regali, 1989). Asimismo, apariciones de *T. aff. crisopolensis* fueron reportadas en el Aptiano temprano de la cuenca del Algarve, en Portugal, por Heimhofer et al. (2007). Por lo tanto, la integración de los datos bioestratigráficos obtenidos sugiere que las asociaciones de la Formación Pozo D-129 podrían también incluirse dentro de la biozona europea de *Clavator grovesii corrugatus*, aunque estas asociaciones serían ligeramente más recientes que las registradas en la Formación Cerro Barcino.

En la Figura 69 se muestra la correlación de las asociaciones estudiadas con las biozonas reconocidas en estudios previos por Musacchio (1989), Riveline et al. (1996) y Pérez-Cano et al. (2023). En particular, se destaca que la biozonación propuesta por Musacchio para las cuencas hidrocarburíferas de Argentina (Neuquina y del Golfo San Jorge), representa el primer estudio bioestratigráfico en el país basado en carofitas y ostrácodos realizados en muestras de afloramientos.

		ARGENTINA	EUROPA		EURASIA	ESTA TESIS	
		Musacchio (1989)	Riveline et al. (1996)	Pérez-Cano et al. (2023)	Pérez-Cano et al. (2023)	CCA	CGSJ
CRETÁCICO INFERIOR	Albiano						
	Aptiano	<i>Flabellochara harrisi</i> ( <i>Clavator harrisi harrisi</i> )	<i>Clavator grovesii lusitanicus</i>	<i>Clavator grovesii corrugatus</i>	<i>Clavator grovesii corrugatus</i>	<i>Clavator harrisi zavalensis</i> <i>Clavator harrisi harrisi</i> /L.? <i>barcinensis</i> / <i>Sphaerochara verticillata</i>	<i>Clavator harrisi</i> /L.? <i>barcinensis</i> <i>Mesochara stipitata</i>
	Barremiano		<i>Asciella cruciata</i>	<i>Asciella cruciata</i> / <i>Pseudoglobator paucibracteatus</i>	<i>Clavator grovesii juquanensis</i>	<i>Mesochara adobensis</i>	
	Hauteriviano	<i>Atopochara trivolis triquetra</i>	<i>Atopochara trivolis triquetra</i>				
	Valanginiano	<i>Gomphocythere dorsoacuminata</i>	<i>Globator mailardii steinhausesi</i>				
	Berriasiano			<i>Globator mailardii nurensis</i>			
				<i>Globator mailardii incrassatus</i>			

**Figura 69.** Cuadro comparativo que muestra la correlación de las asociaciones estudiadas con algunas de las propuestas de biozonaciones bioestratigráficas en el intervalo de interés.

## 8. 2-Interpretaciones paleoambientales y paleoclimáticas

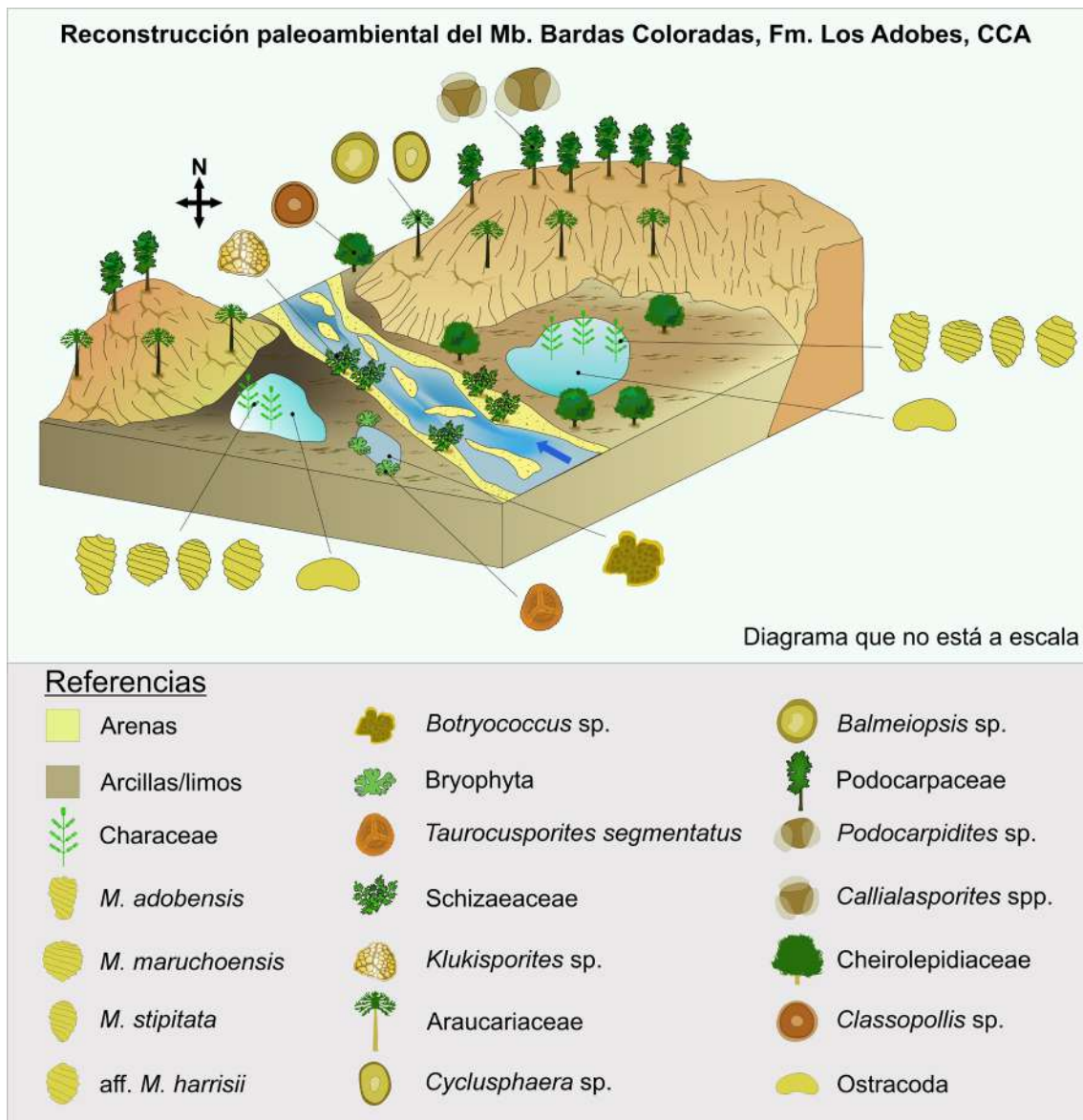
Las carofitas reconocidas, junto con la información proveniente de otros grupos de microfósiles (palinomorfos, ostrácodos, gasterópodos), brindan información adicional de interés para la reconstrucción de los paleoambientes en los intervalos estratigráficos portadores. La asociación correspondiente al Miembro Bardas Coloradas, caracterizada por la abundancia de girogonites de distintas especies de *Mesochara*, sugiere que estas plantas se desarrollaron en cuerpos de agua temporales, someros y alcalinos, formados sobre planicies de inundación distal (Fig. 70). La naturaleza no permanente de estos ambientes lacustres se interpreta a partir de la presencia de seis niveles de paleosuelos (Fig. 45), que evidenciarían episodios de exposición subaérea. Esto concuerda con lo propuesto por Vicente et al. (2015), quienes señalan que los ambientes lacustres inestables se caracterizan por asociaciones de carofitas con numerosos girogonites de pequeño tamaño, una posible estrategia reproductiva ante condiciones inestables.

El análisis sedimentológico también aporta elementos relevantes para la interpretación paleoclimática. La presencia de nódulos de carbonato de calcio en paleosuelos sugiere un clima semiárido, con precipitaciones medias anuales inferiores a 500–600 mm (Jenny, 1941; Sheldon, 2003). La ocurrencia de cristales de yeso en estos mismos niveles refuerza esta interpretación, e incluso podría indicar condiciones más áridas (Retallack y Huang, 2010). Por otra parte, la alternancia de colores verdosos y rojizos en la sección estudiada (Fig. 14D) evidencia una variación cíclica de las condiciones de óxido-reducción del suelo a través del tiempo, probablemente controladas también por el clima.

A estos indicadores se suman otras líneas de evidencia paleoclimática. Las estimaciones paleohidrológicas a partir del espesor de las areniscas entrecruzadas en depósitos canalizados permitieron inferir precipitaciones anuales del orden de ~350 mm (Allard et al., 2022). Asimismo, el hallazgo de maderas fosilizadas en la localidad de Aguada La Piedra ha sido interpretado como indicador de un régimen estacional con alternancia de estaciones más húmedas (Brea et al., 2016). Esta estacionalidad también se refleja en el registro de canales fluviales perennes con marcadas variaciones de caudal y en la coexistencia de rasgos cálcicos e hidromórficos en los paleosuelos de planicie de inundación, lo cual refuerza la hipótesis de un clima semiárido estacional. Estas observaciones se integran en Villegas y Umazano (2024), quienes proponen un escenario de condiciones climáticas dominado por condiciones semiáridas a áridas durante el intervalo analizado.

Desde el punto de vista paleobotánico, la palinoflora también aporta información relevante. Esta se encuentra dominada por el polen de la familia extinta Cheirolepidiaceae (Coniferales). Estas plantas termófilas y resistentes a la sequía probablemente prosperaron en condiciones cálidas y semiáridas a áridas (Vakhrameyev, 1982; Cors et al., 2015). De manera similar, se interpretaron condiciones climáticas cálidas y secas para diferentes depósitos del Cretácico Temprano estudiados en la Cuenca del Golfo San Jorge (Vallati, 2002, 2013; Greppi et al., 2021).

En cuanto a las asociaciones palinológicas dominadas por *Classopollis*, cabe señalar que, si bien existen registros secundarios de cheirolepidiáceas en contextos localmente más frescos y húmedos (Tosolini et al., 2015), prevalece el consenso de que estas coníferas alcanzaron su mayor expansión en regiones áridas y semiáridas de las cuencas africanas y sudamericanas (Carvalho et al., 2017 y referencias allí citadas).



**Figura 70.** Bloque diagrama que representa el paleoambiente inferido para los depósitos estudiados en Sierra de La Manea, correspondientes al Miembro Bardas Coloradas. Se representan algunos de los taxones más significativos reconocidos en esta tesis. Los paleorelieves positivos corresponderían a altos basamentales de rocas jurásicas subyacentes a la Formación Los Adobes (Figari, 2005; Allard et al., 2011). La flecha azul indica el paleoflujo promedio de los depósitos de canal fluvial medidos en el Miembro Bardas Coloradas por Villegas y Umazano (2024) en el Cerro Los Chivos, localidad próxima a Sierra de La Manea.

La flora reconocida en la Formación Cerro Barcino difiere composicionalmente de la observada en la Formación Los Adobes. En el Miembro Puesto La Paloma, las asociaciones microfósiles incluyen *Clavator harrisii* var. *harrisii*, junto a caráceas como *Sphaerochara verticillata*, *Mesochara symmetrica* y *Lamprothamnium? barcinensis*. Estas asociaciones sugieren el desarrollo ocasional de cuerpos de agua poco profundos, en ambientes semipermanentes, con marcada influencia del aporte piroclástico (Fig. 71), probablemente vinculado al volcanismo activo durante el Aptiano–Albiano en el Grupo Divisadero (Suárez, 2009).

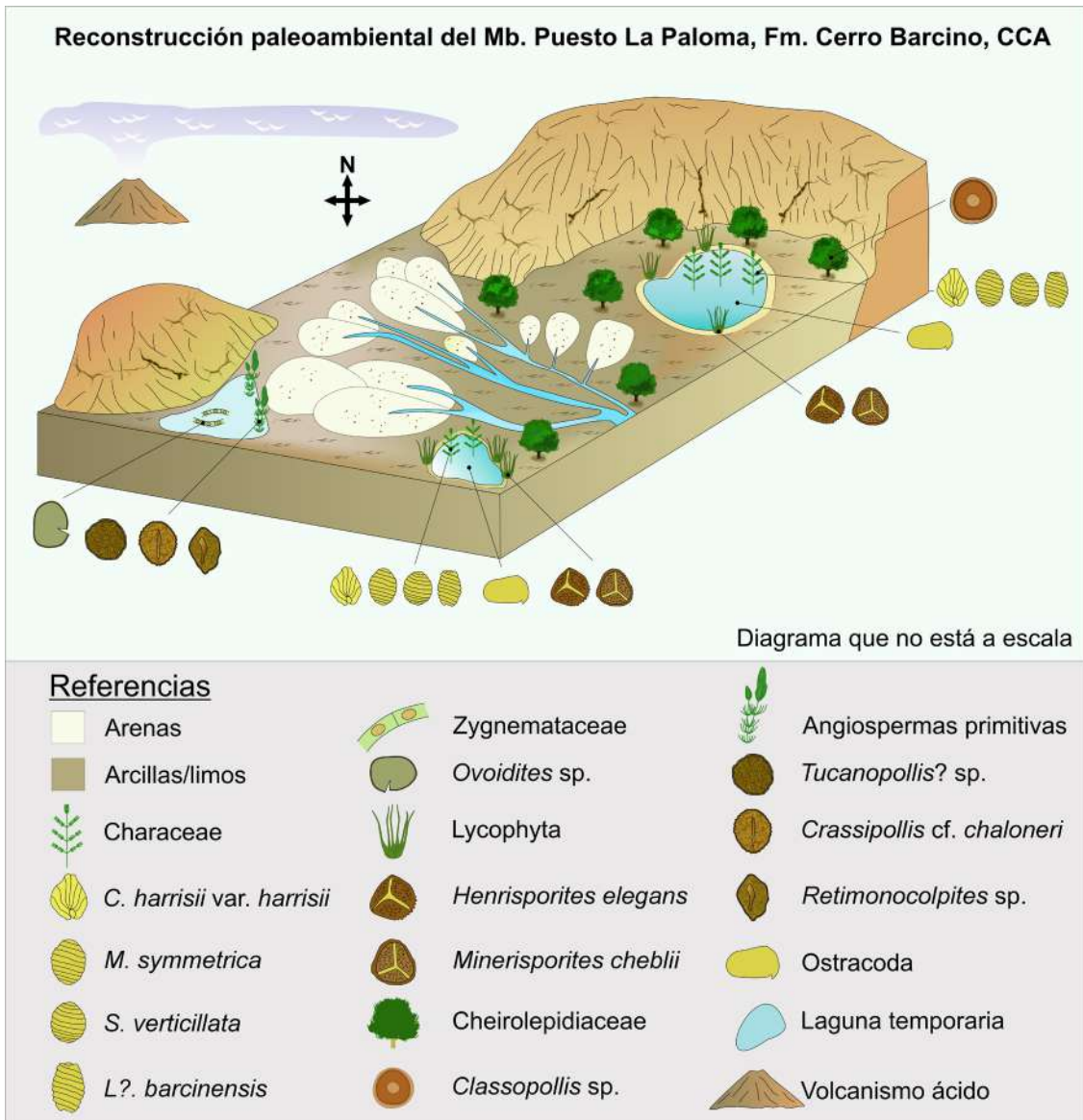
El estudio de los paleosuelos hidromórficos en el tope de esta unidad (especialmente en las localidades de La Juanita y Tres Cerros) realizado por Krause et al. (2014) identifica rasgos de gleyzación, escasa bioturbación y bajo grado de desarrollo pedogenético, lo que indica un nivel freático elevado y condiciones de anegamiento recurrente. La geoquímica de estos paleosuelos sugiere una meteorización química débil, con temperaturas medias anuales estimadas entre 7 y 9 °C y precipitaciones entre 200 y 700 mm/año. Estas condiciones se corresponden con un régimen hídrico xérico a ústico, coherente con un clima semiárido estacional, caracterizado por la alternancia de estaciones más húmedas y más secas. Además, la presencia simultánea de rasgos hidromórficos y cálcicos en algunos perfiles indica una evolución pedogenética compleja, con una tendencia hacia condiciones más secas hacia el tope del miembro. Esto apoyaría la interpretación del desarrollo de lagunas con tasas de evaporación significativas y salinidades crecientes.

Krause et al. (2014) mencionan que el espesor de los paleosuelos aumenta progresivamente hacia el límite superior del Miembro Puesto La Paloma, lo que podría relacionarse con un aumento relativo en la tasa de sedimentación y un descenso del nivel freático. Esta interpretación sugiere un cambio en las condiciones ambientales al aproximarse el contacto con el Miembro Cerro Castaño.

En la base del Miembro Cerro Castaño se registra un cambio litofacial notable, con predominio de areniscas y pelitas tobáceas de color rojizo a castaño, depositadas en canales fluviales y planicies de inundación. Si bien el trabajo de Krause et al. (2014) no aborda en detalle los paleosuelos de esta unidad, la disminución de los rasgos hidromórficos, junto con los cambios en el color en las litofacies observadas en las localidades aquí estudiadas, podrían indicar una tendencia hacia condiciones más áridas. Se destaca la posible presencia de *Lamprothamnium* en estos depósitos del Cretácico Temprano de Patagonia, ya que este género no aparece en las cuencas peritéticas hasta el Cretácico Tardío. Este dato, junto con la diversidad de *Mesochara* en las cuencas

patagónicas, sugiere que las caráceas se habrían diversificado en estas latitudes relativamente altas antes que en la región del Tetis, donde su diversificación tuvo lugar en el Cretácico Tardío tras la gran disminución de las clavatoráceas. Se señala, asimismo, que, de confirmarse su afinidad taxonómica, la presencia de este taxón en Patagonia constituiría el primer registro de *Lamprothamnium* en facies salobres. El reconocimiento de *Lamprothamnium ellipticum* en depósitos de agua dulce del Campaniano–Maastrichtiano de China (Li et al., 2016) sugiere que el género habría colonizado ambientes diversos durante el Cretácico, y que su confinamiento a aguas salobres habría ocurrido recién a partir del Cenozoico.

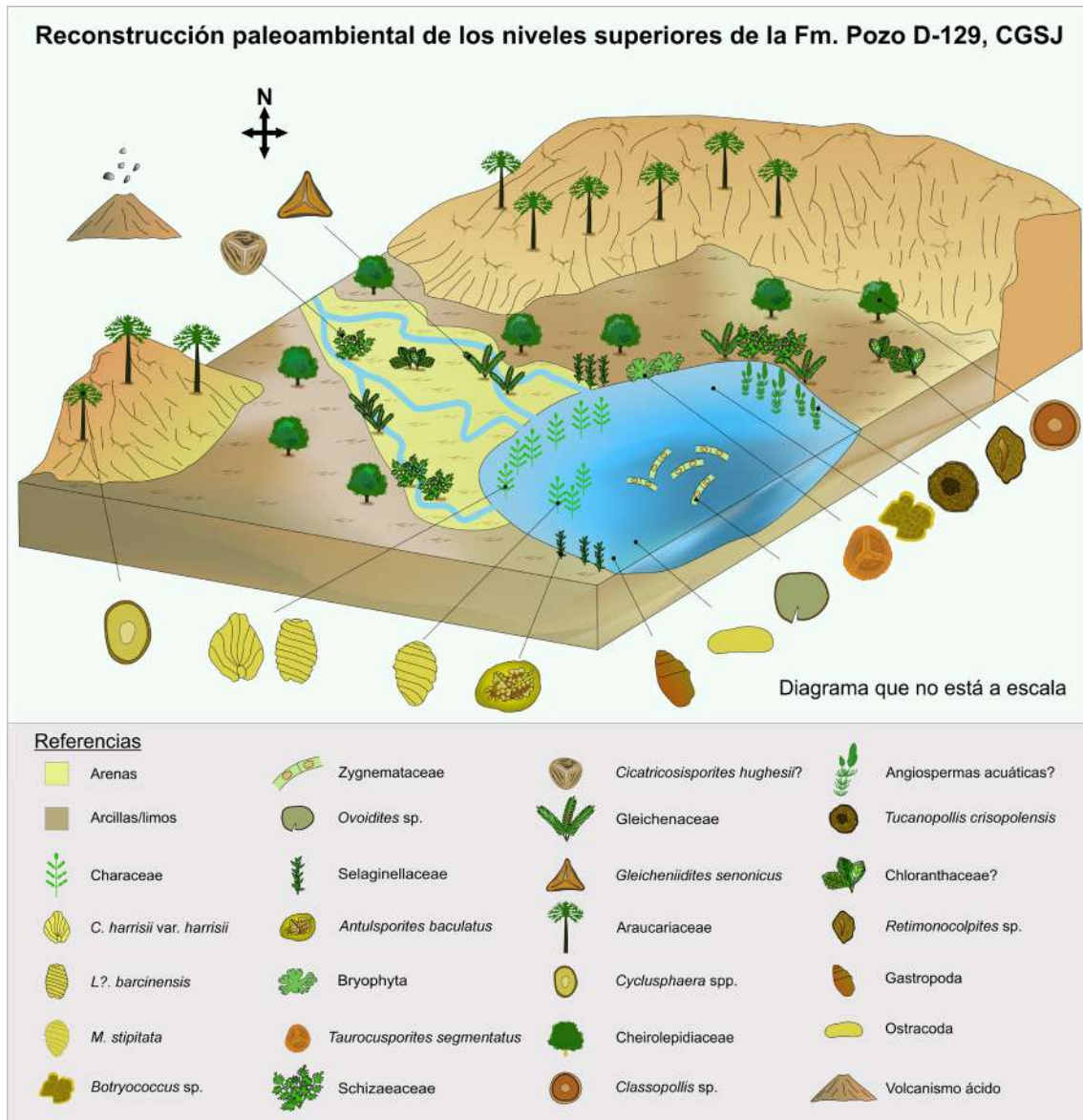
Las licofitas isoetáceas, reconocidas como megasporas mineralizadas en estos depósitos, poseen características morfológicas, fisiológicas y reproductivas que les permiten su adaptación ecológica a diversos ambientes. En los hábitats estacionalmente inundados, como los aquí representados, estas plantas pueden enterrar eventualmente sus tallos desprovistos de hojas durante la estación seca, para brotar y reproducirse en épocas de lluvia (Gamerro, 1977).



**Figura 71.** Bloque diagrama (basado en Villegas y Umazano, 2024) que representa el paleoambiente inferido para los depósitos del Miembro Puesto La Paloma, Formación Cerro Barcino en inmediaciones de la localidad de Paso de Indios. Se representan algunos de los taxones más significativos reconocidos en esta tesis.

La Formación Pozo D-129, estudiada en el perfil de Cerro Chenques (Sierra Silva), incluye asociaciones de carofitas con taxones compartidos con las secciones analizadas de la Formación Cerro Barcino. En esta unidad también se registraron ambos morfotipos de *Clavator harrisii* (*C. harrisii* var. *harrisii* y *C. harrisii* var. *zavialensis*), en asociación con *Lamprothamnium? barcinensis*. Asimismo, el hallazgo de la carácea *Mesochara stipitata* representa el primer registro de este taxón en la CGSJ.

Desde el punto de vista paleoambiental, se debe mencionar la posible afinidad de *Tucanopollis crisopolensis* con plantas de la familia Chloranthaceae y con el género *Ceratophyllum*, una planta con características halófitas, que podría haber prosperado en los ambientes semiáridos interpretados para esta unidad (Vallati et al., 2022). En este sentido, se destaca el trabajo sedimentológico realizado por Paredes et al. (2007) quienes estudiaron el sistema Matasiete-Pozo D-129. Allí se interpretaron condiciones ambientales que coinciden con un contexto climático semiárido. La presencia de paleosuelos sugiere un clima estacional, como se infiere de la presencia de grietas de desecación, nódulos carbonáticos y elementos que caracterizan a los vertisoles actuales. La presencia de carofitas fósiles y polen de angiospermas hidrofíticas de probable afinidad con *Ceratophyllum* en diferentes niveles de la sección aflorante en Sierra Silva, estimula nuevos muestreos y futuros estudios referidos al análisis de la evolución del lago. En este sentido, es interesante mencionar el trabajo realizado por Martín-Closas et al. (2006) sobre los estados tróficos de un lago del Mioceno Tardío de los Pirineos Orientales (España). Los autores identifican una asociación que representa un primer estadio de evolución del lago con condiciones eutróficas, le sigue una comunidad de plantas con *Ceratophyllum*, que se compara con comunidades actuales de lagos mesotróficos, y finalmente, los depósitos superiores que contienen a la carofita *Lychnothamnus barbatus*, que representan la etapa trófica final y sugieren condiciones oligotróficas y alcalinas del agua. Como resultado de los estudios realizados en los niveles superiores de la Formación Pozo D-129, se propone la reconstrucción paleoambiental de la Figura 72.

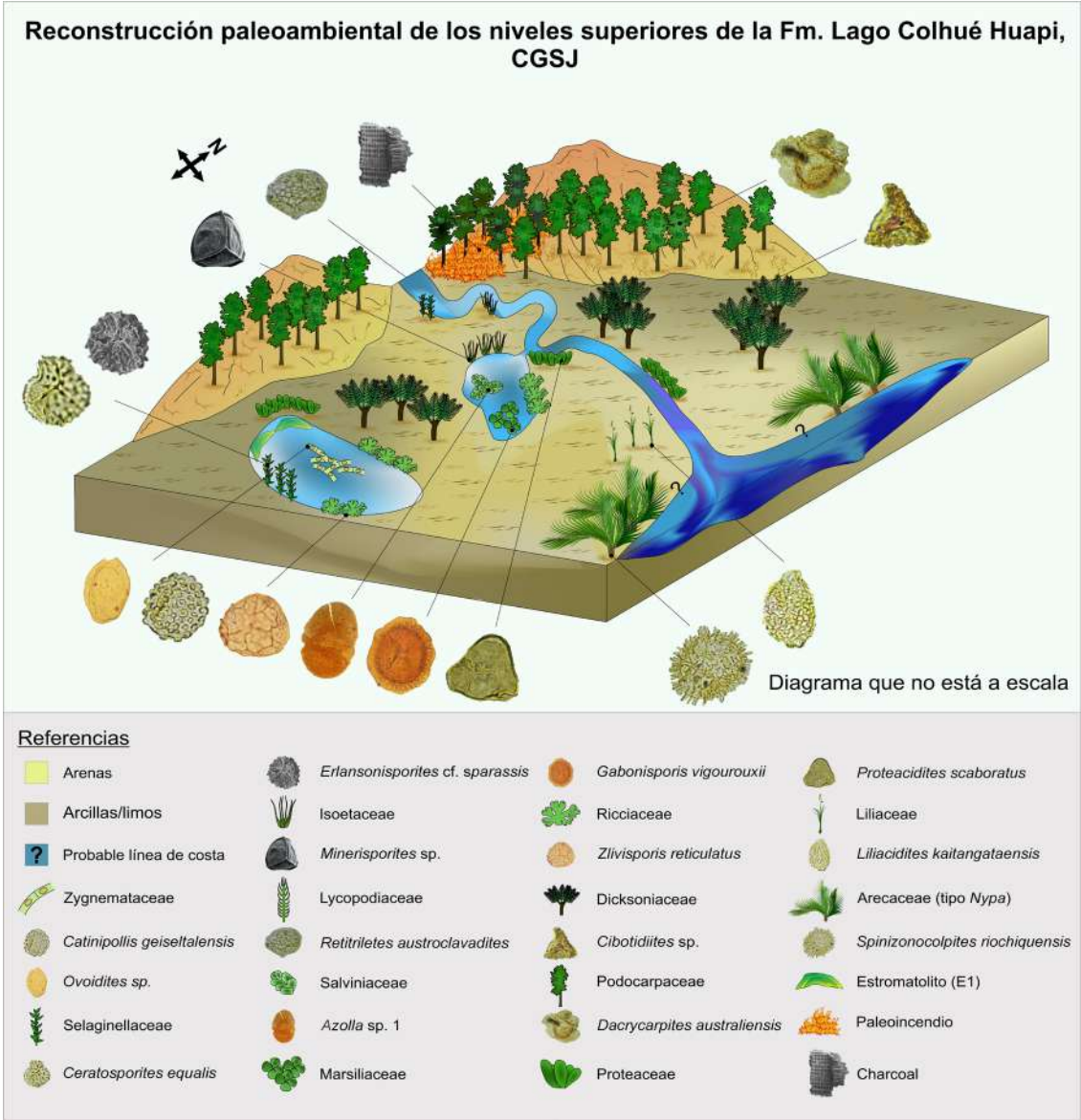


**Figura 72.** Bloque diagrama que representa el paleoambiente inferido para los niveles superiores de la Formación Pozo D-129 en la localidad de Sierra Silva. Se representan algunos de los taxones más significativos reconocidos en esta tesis (palinomorfos según Vallati, 2013). Las zonas topográficamente más elevadas corresponderían a rocas paleozoicas del basamento ígneo-metamórfico o rocas jurásicas del Complejo Volcánico Bahía Laura y equivalentes (Miller y Marino, 2019).

Los estudios paleontológicos, sedimentológicos y estratigráficos realizados en el marco de esta tesis en las distintas secciones de la Formación Lago Colhué Huapi aflorantes en las nacientes del río Chico, han permitido interpretar el paleoambiente en un intervalo cronoestratigráfico significativo, próximo a la crisis K/Pg (Fig. 73).

En los cuerpos de agua dulce presentes en las planicies de inundación se encontraban algas y helechos acuáticos (Salviniales). La presencia de algas verdes filamentosas de la familia Zygnemataceae (Streptophyta) sugiere que eran aguas someras, templadas, de baja energía y bien oxigenadas. Asimismo, la marcada estacionalidad climática, caracterizada probablemente por variaciones térmicas y de disponibilidad de nutrientes, habrían favorecido la reproducción de estas algas. En los márgenes de los cuerpos lagunares crecían briofitas tipo *Riccia* y licofitas representadas por esporas y megasporas (Figs. 62–64). En los ambientes húmedos próximos a los cursos de agua también se desarrollaban las Proteaceae, bien representadas en la microflora por diversos granos de polen tipo *Beauprea*. Esta afinidad resulta de interés en la interpretación climática teniendo en cuenta que las especies de la *Beauprea* actual están confinadas a los ambientes húmedos y cálidos de la isla tropical Nueva Caledonia (Bowman et al., 2014; He et al., 2016). En las regiones más elevadas probablemente se desarrollaban las podocarpáceas, muy bien representadas en la asociación palinológica y en los restos carbonizados de la Formación Lago Colhué Huapi. El *charcoal* (carbón vegetal) está vinculado a los paleoincendios superficiales naturales, que abundaron en el Cretácico, producto de la elevada concentración de oxígeno en ese intervalo de tiempo. En los ambientes pantanosos de las planicies de inundación distal prosperaban las angiospermas liliáceas. Por otra parte, las palmeras (Arecaceae), que en la actualidad se desarrollan preferentemente en los trópicos y subtropicos, están muy bien representadas en el registro palinológico y en la megaflora (hojas de palmera representadas en la Fig. 67). La probable afinidad de algunos taxones (por ejemplo, *Spinizonocolpites*) con *Nypa* actual sugiere la presencia de manglares en el paleoambiente Maastrichtiano que habrían permitido el desarrollo de palmeras con similares requerimientos ecológicos.

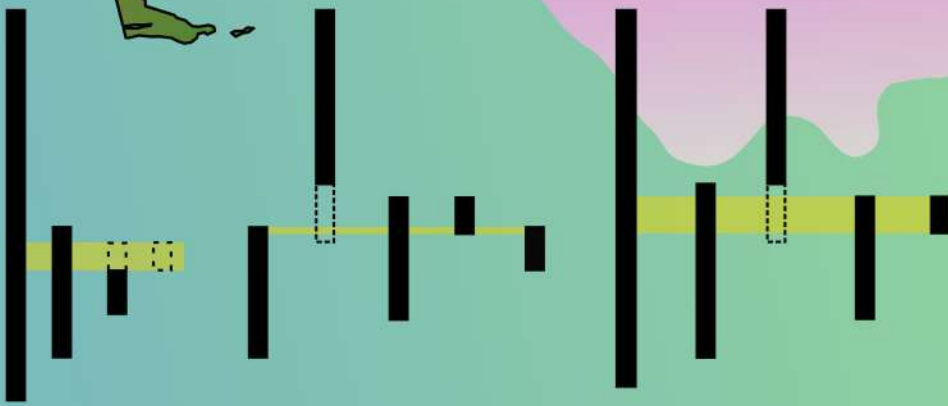
Además, la presencia de estromatolitos calcificados en los niveles superiores de la unidad estudiada permite interpretar las zonas marginales de los cuerpos de agua (zona fótica), donde vivían los microorganismos (probablemente cianobacterias) constructores de estas estructuras (Casal et al., 2020).



**Figura 73.** Bloque diagrama que representa el paleoambiente inferido para los niveles superiores de la Formación Lago Colhué Huapi en las nacientes del río Chico. Se representan algunos de los taxones más significativos reconocidos en el marco de esta tesis. Las zonas topográficamente más altas podrían corresponder a rocas del Grupo Chubut previamente depositadas (Navarrete et al., 2015; Allard et al., 2020).



# 9-CONCLUSIONES



Andrea De Sosa Tomas-Bioestratigrafía (carofitas) del Cretácico de Chubut

## 9-Conclusiones

En el marco de esta tesis se identificaron diez taxones de carofitas en las cuencas de Cañadón Asfalto y del Golfo San Jorge, reconocidos en cinco asociaciones incluidas en las formaciones Los Adobes, Cerro Barcino y Pozo D-129.

Se definieron dos especies nuevas de carofitas, *Mesochara adobensis* y *Lamprothamnium? barcinensis*.

La asociación de carofitas del Cretácico Temprano del Miembro Bardas Coloradas de la Formación Los Adobes (CCA) resultó ser única por estar formada exclusivamente por girogonites bien preservados del antiguo género *Mesochara*, considerado el ancestro de las especies modernas de la subfamilia Charoidae.

La especie *Mesochara adobensis* es fácilmente reconocible por la forma troncocónica alargada del girogonite, nunca antes reportada en el género *Mesochara*.

Esta asociación, asignada en este estudio al Barremiano, precede en aproximadamente 30 millones de años a las asociaciones dominadas por esta subfamilia en el registro mundial. Los datos sedimentológicos, tafonómicos y micropaleontológicos permitieron la interpretación de lagunas temporales someras desarrolladas sobre planicies de inundación distal, bajo condiciones paleoclimáticas cálidas y estacionalmente secas.

La presencia, en esta unidad, de especies endémicas (*M. maruchoensis*, *M. adobensis*) junto con otras subcosmopolitas (*M. stipitata*, *M. harrisii*) sugirió que la composición única de esta flora no puede explicarse únicamente a partir del aislamiento paleogeográfico, sino que las condiciones paleoecológicas también habrían actuado como condicionantes ambientales.

La flora de carofitas estudiada en la Formación Cerro Barcino incluye tanto caráceas como clavatoráceas.

El significado cronoestratigráfico de los diferentes morfotipos de *C. harrisii* y la correlación de esta flora con asociaciones de carofitas del norte de África y el sur de Europa sugirieron una edad correspondiente al Aptiano–Albiano temprano para los niveles fértiles estudiados de la Formación Cerro Barcino.

En el Miembro Puesto La Paloma de la Formación Cerro Barcino (CCA), se reconocieron asociaciones de carofitas compuestas por *Sphaerochara verticillata*, *Mesochara symmetrica*, *Lamprothamnium? barcinensis*, *Clavator harrisii* var. *harrisii* y *Clavatoraxis* sp.

La presencia de utrículos en conexión anatómica con talos de tipo *Clavatoraxis*, permitió confirmar por primera vez la correspondencia entre estos órganos y reconstruir la morfología de la planta portadora.

En esta asociación del Miembro Puesto La Paloma, la dominancia de girogonites pequeños de caráceas, en particular de *L.? barcinensis*, permitió interpretar el desarrollo de lagunas temporales someras en un ambiente inestable, con episodios de salinidad elevada, en un contexto de sistema fluvial no confinado influido por actividad volcanoclástica.

Si se confirma la afinidad taxonómica de *L.? barcinensis*, este registro fósil sería el más antiguo del género *Lamprothamnium* en ambientes salobres a nivel mundial.

En el Miembro Cerro Castaño, de la Formación Cerro Barcino (CCA), se documentó una asociación que incluye *Mesochara symmetrica* y los morfotipos *Clavator harrisii* var. *harrisii* y *C. harrisii* var. *zavialensis*.

Esta asociación estaba incluida en depósitos correspondientes a cuerpos lagunares de planicie de inundación distal.

La variedad *C. harrisii* var. *zavialensis*, previamente reportada en Europa y en el norte de África, se registró por primera vez en América y particularmente en América del Sur, aportando así evidencia de su amplia distribución biogeográfica en el intervalo cronoestratigráfico considerado. Esto indica que el intercambio intercontinental de esta especie cosmopolita todavía estaba activo en el Aptiano tardío–Albiano temprano, contrariamente a interpretaciones previas.

En la Formación Pozo D-129 (CGSJ), se reportaron por primera vez las especies *Mesochara stipitata* y *C. harrisii* var. *zavialensis*.

La presencia de *C. harrisii* var. *zavialensis* en la flora estudiada, junto con datos palinológicos previos, sugirió una edad aptiana temprana para los niveles superiores de esta formación en el Cerro Chenques (Sierra Silva).

Las asociaciones de carofitas identificadas en las diferentes muestras estudiadas permitieron interpretar el desarrollo de las plantas en facies litorales de un sistema lacustre con oscilaciones en el nivel del agua. Además, la presencia de *L.? barcinensis* en los depósitos de la Formación Pozo D-129 sugirió que prevalecieron condiciones de agua salobre, de acuerdo con el ambiente salino-alcalino previamente asignado a esta unidad en base a los datos sedimentológicos.

*M. stipitata* y *C. harrisii* son especies con una amplia distribución geográfica, sugiriendo un intercambio florístico entre Sudamérica y Eurasia, particularmente con el archipiélago

del mar de Tetis, durante el intervalo cronoestratigráfico considerado.

Este registro extiende la presencia de ambas especies a la Patagonia argentina y representa su distribución más austral.

Por último, los fósiles vegetales recuperados en la Formación Lago Colhué Huapi (Maastrichtiano, CGSJ) permitieron identificar un cuerpo de agua dulce, poco profundo, bien oxigenado, formado bajo un clima cálido y húmedo, lo que representa una marcada diferencia paleoambiental respecto a las unidades del Cretácico Temprano.

Los estudios realizados en el marco de esta tesis proporcionan una base sólida para futuras investigaciones sobre la bioestratigrafía y paleobiogeografía del Cretácico en Sudamérica. Se sugiere ampliar la investigación a otras cuencas y considerar estudios interdisciplinarios que integren datos paleoclimáticos y paleoecológicos.

# 10-BIBLIOGRAFÍA

Cretaceous Research (2000) 21, 211–220  
doi:10.1006/cres.1999.0197; available online at <http://www.idealibrary.com> on IDEAL®

## Biostratigraphy and biogeography of Cretaceous charophytes from South America<sup>1</sup>

Eduardo A. Musacchio

Asociación Paleontológica del Golfo San Jorge and UNPSJB, (9005) Comodoro Rivadavia, Argentina  
e-mail: aldo@unpbib.edu.ar

Revised manuscript accepted 22 June 1999

Charophytes are non-marine green algae living on the bottom of ancient and Recent lakes and in environments. The fossil record of Cretaceous Charophyta considered in this paper includes 56 organ-specimens known of the ancient assemblages in South America. The stratigraphic distribution of these species is discussed in the frame of world-wide chronostratigraphic units. Three correlated biogeographic provinces are recognized in the frame of geological changes. Early Cretaceous records indicate a high rate of endemism. In the Aptian some barriers to have been broken or bypassed. Despite many cases of widely distributed species, two separate biogeographic provinces are recognized: the Andean Province and the South Atlantic Province.

KEY WORDS: micropaleontology; green algae; Charophyta; Cretaceous; South America; biostratigraphy; palaeobiogeography; non-marine environment.

### 1. Introduction

South America constitutes for the selection of global sequences of the Cretaceous American assemblages. The global time scale (Musacchio, 1995) based on marine microfossils and ammonites, the extent of the Cretaceous on the continent and with other continents. The recognition of the Cretaceous with neighbouring continents. The recognition of the Cretaceous with neighbouring continents. The recognition of the Cretaceous with neighbouring continents.

<sup>1</sup>Contribution correlations.

0195-6671

## TREATISE ON INVERTEBRATE PALEONTOLOGY

### Part B PROTOCTISTA I

#### Volume 1: Charophyta

MONIQUE FEIST, COORDINATING AUTHOR

by MONIQUE FEIST, NICOLE GRAMBAST-FESSARD, MICHELINE GUERLESQUIN, KENNETH KAROL, LU HUINAN, RICHARD M. McCOURT, WANG QIFEI, and ZANG SHENZHEN

Prepared under Sponsorship of The Geological Society of America, Inc.

The Paleontological Society  
The Paleontographical Society

SEPM (Society for Sedimentary Geology)  
The Paleontological Association

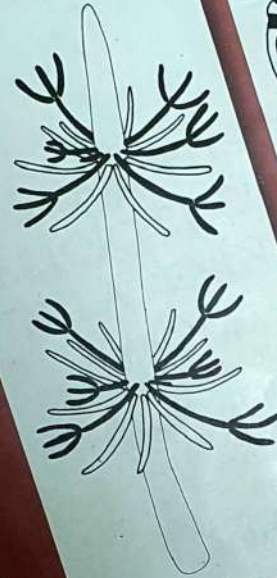
RAYMOND C. MOORE  
Founder

ROGER L. KAESLER  
Editor

JEAN BURGESS, JILL HARDESTY, JANE KEENE  
MICHAEL CORMACK, DENISE MAYNE  
Assistant Editors and Editorial Staff

THE GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA, INC.  
and  
THE UNIVERSITY OF KANSAS  
BOULDER, COLORADO, and LAWRENCE, KANSAS  
2005

INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS  
ARXIU DE LES SECCIONS DE CIÈNCIES. CXXV  
SECCIÓ DE CIÈNCIES I TECNOLOGIA



CARLES MARTÍN-CLOSAS  
PREMI JOSEP R. BATALLER 1992

ELS CARÒFITS DEL JURÀS  
SUPERIOR I EL CRETACI INFERIOR  
DE LA PENÍNSULA IBÈRICA

## 10-Bibliografía

Agardh, C.A. 1824. *Systema Algarum*. Lundae Literis Berlingianis, 312 pp.

Allard, J., Giacosa, R., Paredes, J. 2011. Relaciones estratigráficas entre la Formación Los Adobes (Cretácico Inferior) y su sustrato jurásico: implicancias en la evolución tectónica de la cuenca de Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. 18° Congreso Geológico Argentino, Neuquén, S15, 988–990.

Allard, J., Paredes, J., Foix, N., Giacosa, R. 2015a. Conexión cretácica entre las cuencas del Golfo San Jorge y Cañadón Asfalto (Patagonia): paleogeografía, implicancias tectonoestratigráficas y su potencial en la exploración de hidrocarburos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 72 (1), 25–41.

Allard, J.O., Foix, N., Rodríguez, A., Sánchez, F. 2015b. Evidencias sismoestratigráficas de tectónica extensional durante el Cretácico Inferior y Superior en la sierra de San Bernardo, Cuenca del Golfo San Jorge. 16° Reunión de Tectónica, General Roca, Río Negro, 114–115.

Allard, J.O., Foix, N., Paredes, J.M., Rodríguez, A., Sánchez, F. 2016. Sismoestratigrafía de la base del Grupo Chubut en el antepaís Patagónico: ¿Sin-inversión o reactivación extensional? 4° Jornadas de las Ciencias de la Tierra “Dr. Eduardo Musacchio”, Comodoro Rivadavia, Chubut, p. 9.

Allard, J.O., Foix, N., Bueti, S. 2017. Nuevo hallazgo de la Formación Pozo D-129 en el anticlinal del Cerro Kepi (Sierra Silva, Cuenca del Golfo San Jorge): paleoambiente, estratigrafía y controles externos. 20° Congreso Geológico Argentino, Tucumán, ST1, 1–6.

Allard, J.O., Foix, N., Bueti, S., Sánchez, M.F., Ferreira, M.L., Atencio, M. 2020. Comparative structural analysis of inverted structures in the San Bernardo fold belt (Golfo San Jorge basin, Argentina): inversion controls and tectosedimentary context of the Chubut Group. *Journal of South American Earth Sciences* 97, 102405. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102405>

Allard, J., Foix, N., Paredes, J., Giacosa, R., Bueti, S., Sánchez, F. 2022. Estructura y tectónica de las cuencas del Golfo San Jorge y Cañadón Asfalto. En: *Relatorio del 21° Congreso Geológico Argentino, Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Chubut* (Comp. Giacosa, R.), Asociación Geológica Argentina, 1238–1292.

Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 8, 1–568.

Andreis, R.R., Mazzoni, M.M., Spalletti, L.A. 1973. Geología y sedimentología del cerro Bororó, provincia del Chubut. 5° Congreso Geológico Argentino, Villa Carlos Paz, Córdoba, Actas 3, 21–55.

Antoine, P.O., Abello, M.A., Adnet, S., Altamirano Sierra, A.J., Guillaume Billet, P.B., Boivin, M., Calderón, Y., Candela, A., Chabain, J., Corfu, F., Croft, D.A., Ganerød, M., Jaramillo, C., Klaus, S., Marivaux, L., Navarrete, R.E., Orliac, M.J., Parra, F., Pérez, M.E., Pujos, F., Rage, J.C., Ravel, A., Robinet, C., Roddaz, M., Tejada-Lara, J.V., Vélez-Juarbe, J., Wesselingh, F.P., Salas-Gismondí, R. 2016. A 60-million-year Cenozoic history of western Amazonian ecosystems in Contamana, eastern Peru. *Gondwana Research* 31, 30–59. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2015.11.001>

Apesteuguía, S., Cambiaso, A., Agnolin, F. 2012. Vertebrados de la Formación Paso del Sapo (Campaniano/Maastrichtiano), Provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 49 (3), 395–400. [https://doi.org/10.5710/AMGH.v49i3\(358\)](https://doi.org/10.5710/AMGH.v49i3(358))

APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Apolinarska, K., Pełechaty, M., Pukacz, A. 2011. CaCO<sub>3</sub> sedimentation by modern charophytes (Characeae): can calcified remains and carbonate  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  record the ecological state of lakes? A review. *Studia Limnologica et Telmatologica* 5, 55–66.

Archangelsky, S. 1977. *Balmeiopsis* nuevo nombre genérico para el palinomorfo *Inaperturopollenites limbatus* Balme, 1957. *Ameghiniana* 14 (1–4), 122–126.

Archangelsky, S., Bellosi, E.S., Jalfin, G.A., Perrot, C. 1994. Palynology and alluvial facies from the mid-Cretaceous of Patagonia, subsurface of San Jorge Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 15, 127–142. <https://doi.org/10.1006/cres.1994.1006>

Archangelsky, S., del Fueyo, G. 2010. Endemism of Early Cretaceous Conifers in Western Gondwana. En: *Plants in Mesozoic Time: Innovations, Phylogeny, Ecosystems* (Ed. Gee, C.T.), Indiana University Press, 247–268.

Argañaraz, E., Grellet-Tinner, G., Fiorelli, E., Krause, M., Rauhut, O. 2013. Huevos de Saurópodos del Aptiano–Albiano, Formación Cerro Barcino (Patagonia Argentina): un enigma paleoambiental y paleobiológico. *Ameghiniana* 50 (1), 33–50.

Ballent, S., Carignano, A.P., Iglesias, A., Poiré, D. 2011. Microfósiles calcáreos no marinos y semillas de la Formación Piedra Clavada (Albiano) en su área tipo, Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 48 (4), 541–555.

Barcat, C.G., Cortiñas, J.S., Nevistic, V.A., Stach, H.N., Zucchi, H.E. 1984. Geología de la región comprendida entre los lagos Musters y Colhué Huapí y la Sierra Cuadrada, Departamentos Sarmiento y Paso de Indios, Provincia del Chubut. 9° Congreso Geológico Argentino, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Actas 2, 263–282.

Barreda, V., Bellosi, E.S., Jalfin, G. 2003. *Celyphus rallus* Batten en depocentros del Cretácico Temprano, flanco norte de la Cuenca San Jorge: significado estratigráfico y oleogénico. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Nueva Serie 5, 215–224.

Barreda, V., Palazzesi, L., Tellería, M.C., Olivero, E.B., Rainee, J.I., Forest, F. 2015. Early evolution of the angiosperm clade Asteraceae in the Cretaceous of Antarctica. Proceedings of the National Academy of Sciences 112, 10989–10994. <https://doi.org/10.1073/pnas.1423653112>

Barrón, E., Peyrot, D., Bueno-Cebollada, C.A., Kvaček, J., Álvarez-Parra, S., Altolaguirre, Y., Meléndez, N. 2023. Biodiversity of ecosystems in an arid setting: the late Albian plant communities and associated biota from eastern Iberia. PLoS One 18(3), e0282178. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0282178>

Beilby, M., Schneider, S.C., Puckacz, A., Martín-Closas, C. 2018. Towards an integrated understanding of charophyte biology and paleobiology. Botany Letters 165 (1), 7–10. DOI: 10.1080/23818107.2017.1415819

Bellosi, E.S. 1987. Litoestratigrafía y sedimentación del Patagoniano en la Cuenca del Golfo San Jorge, Terciario de las provincias de Chubut y Santa Cruz, Argentina (Tesis Doctoral inédita). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 262 pp.

Benavente, C.A., Mancuso, A.C., Cabaleri N.G. 2012. First occurrence of charophyte algae from a Triassic paleolake in Argentina and their paleoenvironmental context. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 363–364, 172–183. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.09.016>

Benoit, R.A., Neraudeau, D., Martín-Closas, C. 2017. A review of the Late Jurassic–Early Cretaceous charophytes from the northern Aquitaine Basin in southwest France. Cretaceous Research 79, 199–213. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.07.009>

Benyó-Korcsmáros, R., Gulyás, S., Sebök, D., Benyó, D., Cseh, P., Sümeg, P. 2023. Methodological add-ons to a non-destructive, micro-CT-based taxonomic/morphometric analysis of characean remains. Geologos 29 (2), 69–75. DOI: <https://doi.org/10.14746/logos.2023.29.2.08>

Bierenbroodspot, M. J., Pröschold, T., Fürst-Jansen, J. M. R., de Vries, S., Irisarri, I., Darienko, T., de Vries, J. 2024. Phylogeny and evolution of streptophyte algae. *Annals of Botany* 134 (3), 385–400. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae091>

Blindow, I. 1992. Decline of charophytes during eutrophication-comparison with angiosperms. *Freshwater Biology* 28, 9–14. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1992.tb00557.x>

Bowman, V.C., Francis, J.E., Askin, R.A., Riding, J.B., Swindles, G.T. 2014. Latest Cretaceous–earliest Paleogene vegetation and climate change at the high southern latitudes: palynological evidence from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 408, 26–47. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.04.018>

Brea, M., Bellosi, E.S., Umazano, A.M., Krause, J.M. 2016. Aptian–Albian Cupressaceae (*sensu stricto*) woods from Cañadón Asfalto Basin, Patagonia Argentina. *Cretaceous Research*, 58, 17–28. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.09.020>

Brenner, P. 1976. Ostracoden und Charophyten des spanischen Wealden (Systematik, Oekologie, Stratigraphie, Palaeogeographie). *Palaeontographica Abteilung A* 152, 113–201.

Bridge, J.S., Jalfin, G.A., Georgieff, S.M. 2000. Geometry, lithofacies, and spatial distribution of Cretaceous fluvial sandstone bodies, San Jorge Basin, Argentina: outcrops analog for the hydrocarbon-bearing Chubut Group. *Journal of Sedimentary Research* 70, 319–337.

Burne, R.V., Bauld, J., De Dekker, P. 1980. Saline lake charophytes and their geological significance. *Journal of Sedimentary Petrology* 50, 281–293.

Butler, K.L., Horton, B.K., Echaurren, A., Folguera, A., Fuentes, F. 2020. Cretaceous–Cenozoic growth of the Patagonian broken foreland basin, Argentina: chronostratigraphic framework and provenance variations during transitions in Andean subduction dynamics. *Journal of South American Earth Sciences* 97, 102242. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102242>

Canudo, J.I., Carballido, J.L., Garrido, A., Salgado, L., 2018. A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian–Albian, Lower Cretaceous Rayoso Formation, Neuquén, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 63 (4), 679–691. <http://dx.doi.org/10.4202/app.00524.2018>

Caramés, A., Malumián, N., Náñez, C. 2004. Foraminíferos del Paleógeno del Pozo Península Valdés (PV. es-1), Patagonia septentrional, Argentina. *Ameghiniana* 41 (3), 461–474.

Carballido, J., Salgado, L., Pol, D., Canudo, J., Garrido, A. 2012. A new basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin, evolution and biogeography of the group. *Historical Biology* 24 (6), 631–654. <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2012.672416>.

Carballido, J.L., Pol, D., Otero, A., Cerda, I.A., Salgado, L., Garrido, A.C., Ramezani, J., Cúneo, N.R., Krause, J.M. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution amongst sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B* 284, 20171219. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1219>

Cardozo, N.V., Casal, G.A., Ibiricu, L.M., Alvarez, B.N., Caglianone, J.L., De Sosa Tomas, A., Luna, M., Fernández, M.S. 2024. Restos oológicos asignables a *Megaloolithus patagonicus* y Faveoololithidae en niveles maastrichtianos (Cretácico Superior) de la Formación Lago Colhué Huapi, Chubut, Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 24(R3), R38.

Carignano, A.P. 2011. Sistemática y paleoecología de Foraminífera (Protista) y Ostracoda (Crustácea) del Cretácico Superior–Paleoceno de Argentina en ambientes marino transicionales y continentales (Tesis Doctoral inédita). Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata, 259 pp.

Carignano, A.P., Paredes, J.M., Olazábal, S.X., Valle, M.N. 2017. Ostracoda (Crustácea) from the Pozo D-129 Formation (upper Barremian?–Aptian), Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina: taxonomic descriptions, palaeoenvironments and palaeogeographical implications. *Cretaceous Research* 78, 206–220. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.06.015>

Carvalho, M., Cunha Lana, C., Bengtson, P., Sá, N. 2017. Late Aptian (Cretaceous) climate changes in northeastern Brazil: A reconstruction based on indicator species analysis (IndVal). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 485, 543–560. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.07.011>

Casal, G., Allard, J., Foix, N. 2015. Análisis estratigráfico y paleontológico del Cretácico Superior en la Cuenca del Golfo San Jorge: nueva unidad litoestratigráfica para el Grupo Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 72, 81–99.

Casal, G.A., Martínez, R.D., Luna, M., Ibiricu, L.M. 2016. Ordenamiento y caracterización faunística del Cretácico Superior del Grupo Chubut, Cuenca del Golfo San

Jorge, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 19, 53–70.  
<http://dx.doi.org/10.4072/RBP.2016.1.05>

Casal, G.A., Vallati, P., Ibiricu, L.M., De Sosa Tomas, A., Foix, N., Allard, J.O., Martínez, R.D. 2020. Primer registro de estromatolitos en el Maastrichtiano tardío del Grupo Chubut, Cuenca del Golfo San Jorge, Patagonia central, Argentina. *Andean Geology* 47, 162–178. <http://dx.doi.org/10.5027/andgeoV47n1-3177>

Chebli, G.A. 1973. Geología y estratigrafía de la región central del Chubut, al sur del río homónimo, entre Sierra de Cañadón Grande, Sierra Cuadrada, Sierra del Guanaco e inmediaciones de la Sierra Negra, Departamento de Paso de Indios, provincia del Chubut, Argentina (Tesis Doctoral inédita). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 89 pp.

Chebli, G.A., Nakayama, C., Sciutto, J.C., Serraiotto, A.A., 1976. Estratigrafía del Grupo Chubut en la región central de la provincia homónima. 6° Congreso Geológico Argentino, Bahía Blanca, Actas I, 375–392.

Ciccioli, P.L., Ballent, S., Tedesco, A.M., Barreda, V., Limarino, C.O. 2005. Hallazgo de depósitos cretácicos en la Precordillera de La Rioja (Formación Ciénaga del Río Huaco). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60 (1), 122–131.

Clavijo, R. 1986. Estratigrafía del Cretácico Inferior en el sector occidental de la Cuenca del Golfo San Jorge. *Boletín de Informaciones Petroleras* 9, 15–32.

Clyde, W.C., Wilf, P., Iglesias, A., Slingerland, R.L., Barnum, T., Bijl, P.K., Bralower, T.J., Brinkhuis, H., Comer, E.E., Huber, B.T., Ibañez-Mejía, M., Jicha, B.R., Krause, J.M., Schueth, J.D., Singer, B.S., Raigemborn, M.S., Schmitz, M.D., Sluijs, A., Zamaloa, M. 2014. New age constraints for the Salamanca Formation and lower Río Chico Group in the western San Jorge Basin, Patagonia, Argentina: implications for Cretaceous/Paleogene extinction recovery and land mammal age correlations. *Geological Society of America Bulletin* 126, 289–306. <https://doi.org/10.1130/B30915.1>

Codignotto, J., Nullo, F., Panza, J., Proserpio, C. 1978. Estratigrafía del Grupo Chubut entre Paso de Indios y Las Plumas, Provincia del Chubut, Argentina. En: 7° Congreso Geológico Argentino, Neuquén, Actas I, 471–480.

Colin, J.P., El Albani, A., Fürsich, F.T., Martin-Closas, C., Mazin, J.M., Billon-Bruyat, J.P. 2004. Le gisement “Purbeckien” de vertébrés de Cherves-de-Cognac, Charente (SW France): nouvelles données biostratigraphiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Palevol* 3, 9–16.

Conkin, J.E., Conkin, B.M. 1992. Late Silurian (Ludlovian) Charophyte *Moellerina laufeldi* n.sp., from the Karma beds of the Isle of Gotland, Sweden. Notes in Paleontology and Stratigraphy J, 1–21.

Cookson, I.C. 1947. Plant microfossils from the lignites of Kerguelen Archipelago. Reports of BANZ Antarctic Research Expedition 1929-1931, Series A, vol. 2, 127–142.

Cors, J., Heimhofer, U., Adatte, T., Hochuli, P.A., Huck, S., Bover-Arnal, T. 2015. Climatic evolution across oceanic anoxic event 1a derived from terrestrial palynology and clay minerals (Maestrat Basin, Spain). Geological Magazine 152 (4), 632–647. <https://doi.org/10.1017/S0016756814000557>

Cortiñas, J.S. 1996. La cuenca de Somún Curá-Cañadón Asfalto: sus límites, ciclos evolutivos del relleno sedimentario y posibilidades exploratorias. 13° Congreso Geológico Argentino, Buenos Aires, Actas 1, 147–163.

Cúneo, R., Ramezani, J., Scasso, R.A., Pol, D., Escapa, I., Zavattieri, A.M., Bowring, S. 2013. High-precision U-Pb geochronology and a new chronostratigraphy for the Cañadón Asfalto Basin, Chubut, Central Patagonia: implications for terrestrial faunal and floral evolution in Jurassic. Gondwana Research 24, 1267–1275. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2013.01.010>

Cusminsky, G., García, A., Herbst, R. 2006. Ostrácodos (Crustácea, Ostracoda) y carófitos (Chlorophyta, Charales) de la Formación Desencuentro (Mioceno Superior), provincia de La Rioja, Argentina. Ameghiniana 43 (2), 327–338.

De la Fuente M.S., Umazano, A.M., Sterli, J., Carballido, J.L. 2011. New chelid turtles of the lower section of the Cerro Barcino Formation (Aptian–Albian?), Patagonia, Argentina. Cretaceous Research 32(4), 527–37. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2011.03.007>

De Sosa Tomas, A., Vallati, P., Martín-Closas, C. 2017a. Biostratigraphy and biogeography of charophytes from the Cerro Barcino Formation (upper Aptian–lower Albian), Cañadón Asfalto Basin, central Patagonia, Argentina. Cretaceous Research 79, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.07.004>

De Sosa Tomas, A., Carignano, A.P., Fiorelli, L.E., Hechenleitner, E.M. 2017b. Carófitas del Cretácico Tardío de la Formación Los Llanos, La Rioja. Reporte preliminar. 5° Jornadas de las Ciencias de la Tierra “Dr. Eduardo Musacchio”, Comodoro Rivadavia, Chubut, 34–36.

De Sosa Tomas, A., Vallati, P., Casal, G.A., Calo, M., 2017c. Hojas de angiospermas de la Formación Lago Colhué Huapi (Maastrichtiano), Cuenca del Golfo

San Jorge. 5° Jornadas de las Ciencias de la Tierra “Dr. Eduardo Musacchio”, Comodoro Rivadavia, Chubut, 37–39.

De Sosa Tomas, A., Vallati, P. 2019. Microfósiles continentales del Cretácico Inferior en la Sierra de La Manea, Cuenca de Cañadón Asfalto, informe preliminar. 7° Jornadas de las Ciencias de la Tierra “Dr. Eduardo Musacchio”, Comodoro Rivadavia, Chubut, 12–13.

De Sosa Tomas, A., Martín-Closas, C., Vallati, P., Krause, M. 2022a. Early Cretaceous *Mesochara*-rich assemblages from central Patagonia, Argentina, predate the origin of homogenous Charoidean floras by about 30 million years. *Cretaceous Research* 129, 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105017>

De Sosa Tomas, A.; Carignano, A.P.; Vallati, P., Martín-Closas, C. 2022b. Nuevos aportes al conocimiento micropaleontológico de la Formación Los Adobes (Grupo Chubut), Cretácico Inferior, Cuenca de Cañadón Asfalto. 21° Congreso Geológico Argentino, Puerto Madryn, Chubut, 268–269.

De Sosa Tomas, A., Vallati, P., Martín-Closas, C. 2023. Charophytes from the Pozo D-129 Formation (lower Aptian, Lower Cretaceous), source rock in the Golfo San Jorge Basin, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 151, 105652. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105652>

De Sosa Tomas, A., Vallati, P. 2024. Licofitas en el Cretácico del Grupo Chubut: implicancias paleoambientales. 11° Jornadas de las Ciencias de la Tierra “Dr. Eduardo Musacchio”, Comodoro Rivadavia, Chubut, 37–39.

Dettmann, M.E. 1963. Upper Mesozoic microfloras from southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 77, 1–148.

Doyle, J.A., Biens, P., Doerenkamp, A., Jardiné, S. 1977. Angiosperm pollen from the pre-Albian Cretaceous of Equatorial Africa. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine* 1, 451–473.

Doyle, J.A., Endress, P.K. 2018. Phylogenetic Analyses of Cretaceous Fossils Related to Chloranthaceae and their Evolutionary Implications. *Botanical Review* 84, 156–202. <https://doi.org/10.1007/s12229-018-9197-6>

El Albani, A., Fürsich, F.T., Colin, J.P., Meunier, A., Hochuli, P., Martín-Closas, C., Mazin, J.M., Billon-Bruyat, J.P. 2004. Palaeoenvironmental reconstruction of the basal Cretaceous vertebrate bearing beds in the Northern part of the Aquitaine Basin (SW France): sedimentological and geochemical evidence. *Facies* 50, 195–215. <https://doi.org/10.1007/s10347-004-0017-6>

Feist, M., Brouwers, E. M. 1990. A new *Tolypella* from the Ocean Point dinosaur locality, North Slope, Alaska, and the Late Cretaceous to Paleocene nitelloid charophytes. US Geological Survey Bulletin 1990-F, 1–7.

Feist, M., Schudack, M.E. 1991. Correlation of the Charophyte assemblages from the non-marine Jurassic-Cretaceous transition of NW Germany. *Cretaceous Research* 12, 495–510.

Feist, M., Lake, R.D., Wood, C.J. 1995. Charophyte biostratigraphy of the Purbeck and Wealden of Southern England. *Palaeontology* 38, 407–442.

Feist, M., Grambast-Fessard, N., Guerlesquin, M., Karol, K., Lu, H.N., McCourt, R., Wang, Q.F., Zang, S. 2005. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part B, Protoctista (Charophyta)*, vol. 1. The Geological Society of America and University of Kansas, 170 pp.

Ferello, R., Tealdi, O. 1950. Descripción del perfil general del Flanco Oriental del Anticlinal de la Sierra del Castillo. YPF, Informe interno, Buenos Aires.

Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia I. Dirección General, YPF, Informe interno, 334 pp.

Figari, E.G. 2005. Evolución Tectónica de la Cuenca de Cañadón Asfalto (Tesis Doctoral inédita). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, Biblioteca Digital FCEN-UBA, 198 pp.

Figari, E.G., Courtade, S.F. 1993. Evolución tecto-sedimentaria de la Cuenca de Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. 12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos, San Luis, Actas 1, 66–77.

Figari, E.G., García, D. 1992. Depósitos continentales en el Cerro Fortín. *Boletín de Informaciones Petroleras* 32, 2–8.

Figari, E., Laffitte, G., Lafourcade, P., Strelkov, E., Cid de la Paz, M., Villar, H.J. 1999. Los sistemas petroleros de la Cuenca del Golfo San Jorge: síntesis estructural, estratigráfica y geoquímica. 4° Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos, Mar del Plata, Buenos Aires, Actas 1, 197–237.

Figari, E., Scasso, R., Cúneo, R., Escapa, I. 2015. Estratigrafía y evolución geológica de la Cuenca de Cañadón Asfalto, Provincia del Chubut, Argentina. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 22 (2), 135–169.

Figari, E.G., Hechem, J. 2022. Cuencas volcano-sedimentarias del Mesozoico. En: *Relatorio del 21° Congreso Geológico Argentino, Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Chubut* (Comp. Giacosa, R.), Asociación Geológica Argentina, 129–141.

Fitzgerald, M.G., Mitchum, R.M., Uliana, M.A., Biddle, K.T. 1990. Evolution of the San Jorge Basin, Argentina. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists* 74 (6), 879–920.

Foix, N., Ocampo, S.M., Allard, J.O., Paredes, J.M. 2024. Basin-scale exhumed Cretaceous fluvial systems (Chubut Group, Cañadón Asfalto basin), central Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 147, 105120. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2024.105120>

Font, E.A., Chiesa, J.O. 2015. Palaeoenvironmental reconstruction based on charophytes and sedimentology: can the mid-Holocene Optimum be recognised in western Argentina? *Aquatic Botany* 120, 31–38. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.08.006>

Fox, A., Stipnice, A. 2024. Interactions between stoneworts (Charales) and waterbirds. *Biological Reviews* 99 (2), 390–408. <https://doi.org/10.1111/brv.13027>

Fu, J.H., Lu, H.N. 1997. Early Cretaceous fossil charophytes from Xiagou Formation at Jiedabangou, Huahai Basin, Gansu. *Acta Palaeontologica Sinica* 36, 350–357.

Gamero, J.C. 1977. Megasporas del Cretácico de Patagonia III. Megasporas petrificadas del “Chubutense”, Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 14, 100–116.

García, A. 1994. Pleistocene Charophyta from Arroyo Perucho Verna, Province of Entre Rios, Argentina. *Journal of Paleolimnology* 10, 53–58. <https://doi.org/10.1007/BF00683146>

García, A. 1996. Charophyta y Ostracoda asociados de cuatro localidades holocenas de Argentina: Evidencias paleoambientales. *Ameghiniana* 33(4), 409–420.

García, A. 1999. Quaternary charophytes from Salina del Bebedero, Argentina: their relation with extant taxa and palaeolimnological significance. *Journal of Paleolimnology* 21, 307–323. <https://doi.org/10.1023/A:1008067112334>

García, A., Herbst, R. 1997. Charophyta del Mioceno Superior de los Valles de Santa María y del Cajón, Provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 34, 61–68.

Genise, J.F., Sciutto, J.C., Laza, J.H., González, M.G., Bellosi, E. 2002. Fossil bee nests, coleopteran pupal chambers and tuffaceous paleosols from the Late Cretaceous Laguna Palacios Formation, Central Patagonia (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177, 215–235. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00333-9](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00333-9)

Genise, J.F., Melchor, R.N., Bellosi, E.S., González, M.G., Krause, M. 2007. New insect pupation chambers (Pupichnia) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 28, 545–559. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2006.08.007>

Genise, J.F., Alonso-Zarza, A.M., Krause, J.M., Sánchez, M.V., Sarzetti, L., Farina, J.L., González, M.G., Cosarinsky, M., Bellosi, E.S. 2010. Rhizolith balls from the Lower Cretaceous of Patagonia: just roots or the oldest evidence of insect agriculture? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 287 (1–4), 128–142. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.01.028>

Genise, J.F., Bellosi, E.S., Sarzetti, L.C., Krause, M.J., Dinghi, P.A., Sanchez, M.V., Umazano, A.M., Puerta, P., Cantil, L.F., Jicha, B.R. 2020. 100 Ma sweat bee nests: Early and rapid codiversification of crown bees and flowering plants. *PLoS ONE* 15 (1), e0227789. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227789>

Geuna, S., Vizan, H., Somoza, R. 1993. Paleomagnetismo de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Superior) en el curso medio del Río Chubut: Implicancias tectónicas. 12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas 3, 429–435.

Geuna, J.F., Somoza, R., Vizan, H., Figari, E.G., Rinaldi, C.A. 2000. Paleomagnetism of Jurassic and Cretaceous rocks in central Patagonia: a key to constrain the timing of rotations during the breakup of southwestern Gondwana? *Earth and Planetary Science Letters* 181, 145–160. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(00\)00198-9](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(00)00198-9)

Gheerbrant, E., Rage, J.C. 2006. Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? *Palaeoclimatology, Palaeogeography, Palaeoecology* 241, 224–246. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.016>

Góczán, F., Juhász, M. 1984. Monosulcate pollen grains of angiosperms from Hungarian Albian sediments I. *Acta Botanica Hungarica* 3, 289–319.

Gomes da Costa Pereira, P.V.L., Martins Machado Garcia Veiga, I., Ribeiro, T.B., Bezerra Cardozo, R.H., dos Anjos Candeiro, C.R., Paglarelli Bergqvist, L. 2020. The path of giants: a new occurrence of Rebbachisauridae (Dinosauria, Diplodocoidea) in the Açu Formation, NE Brazil, and its paleobiogeographic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 100, 102515. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102515>

Graham, L.E. Cook, M.E., Busse, J.S. 2000. The origin of plants: Body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(9), 4535–4540. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.9.4535>

- Graham, L.E., Arancibia-Avila, P., Taylor, W.A., Strother, P.K., Cook, M.E. 2012. Aeroterrestrial *Coleochaete* (Streptophyta, Coleochaetales) models early plant adaptation to land. *American Journal of Botany* 99(1), 130–144. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100245>
- Grambast, L. 1959. Tendances évolutives dans le phylum des Charophytes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 249, 557–559.
- Grambast, L. 1962. Classification de l'embranchement des charophytes. *Naturalia Monspeliensia. Serie Botanique* 14, 63–86.
- Grambast, M.L. 1967. Évolution des végétaux. La série évolutive *Perimneste-Atopochara* (Charophytes). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série D* 264, 581–584.
- Grambast, L. 1965. État des connaissances acquises sur les Charophytes du Crétacé inférieur. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* 34, 577–582.
- Grambast, L. 1969. La symétrie de l'utricule chez les Clavatoracées et sa signification phylogénétique. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences* 269, 878–881.
- Grambast, L. 1974. Phylogeny of the Charophyta. *Taxon* 23, 463–481.
- Grambast-Fessard, N. 1980. Quelques espèces de *Clypeator* (Clavatoraceae) et les Charophytes associées du Crétacé inférieur du Portugal. *Revue de Micropaléontologie* 23 (1), 37–47.
- Greppi, C.D., Pujana, R.R., Umazano, A.M., Bellosi, E.S. 2021. Early Cretaceous *Brachyoxylon* woods from Argentinean Patagonia and comments on the Cheirolepidiaceae distribution. *Journal of South American Earth Sciences* 106, 103050. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.103050>
- Groves, J. 1916. On the name *Lamprothamnus* Braun. *Journal of Botany* 54, 336–337.
- Guiry, M.D., Guiry, G.M. 2007. *AlgaeBase*. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>
- Hao, Y., Ruan, P., Song, Q., Yang, G., Cheng, S., Wei, Z. 1983. Middle Jurassic–Tertiary deposits and Ostracoda-Charophyta assemblages of Xining and Minhe basins. *Journal Wuhan College Geology* 23, 1–210.
- Harley, M.M. 2006. A summary of fossil records for Arecaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151, 39–67. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00522.x>

Harris A.G., Sweet W.C. 1989. Mechanical and chemical techniques for separating microfossils from rock, sediment and residue matrix. *The Paleontological Society Special Publications* 4, 70–86.

He, T., Lamont, B.B., Fogliani, B. 2016. Pre-Gondwanan-breakup origin of *Beauprea* (Proteaceae) explains its historical presence in New Caledonia and New Zealand. *Science Advances* 2, e1501648. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501648>

Hechem, J., Figari, E., Musacchio, E.A. 1987. Cuenca del Golfo San Jorge: Hallazgo de la Formación D-129. Información estratigráfica y paleontológica. *Petrotecnica* 28 (11), 13–15.

Hechem, J.J., Homoc, J.F., Figari, E.G. 1990. Estratigrafía del Chubutiano (Cretácico) en la Sierra de San Bernardo, Cuenca del Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. 11° Congreso Geológico Argentino, San Juan, Actas 3, 173–176.

Heimhofer, U., Hochuli, P.A., Burla, S., Weissert, H. 2007. New records of Early Cretaceous angiosperm pollen from Portuguese coastal deposits: implications for the timing of the early angiosperm radiation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 144, 39–76. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2005.09.006>

Homoc, J., Figari, E.G., Courtade, S. 1991. Geología de la Cuenca de Cañadón Asfalto. Provincia de Chubut, YPF, Informe interno, Buenos Aires, 42 pp.

Hutchinson, E.G. 1975. *A Treatise on Limnology. Limnological Botany. Vol. 3.* John Wiley and Sons, Inc, New York, 660 pp.

Ibiricu, L., Casal, G., Lamanna, M., Martínez, R., Harris, J., Lacovara, K. 2012. The southernmost records of Rebbachisauridae (Sauropoda: Diplodocoidea), from early Late Cretaceous deposits in central Patagonia. *Cretaceous Research* 30, 220–232. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2011.11.003>

Ibiricu, L.M., Casal, G.A., Alvarez, B., De Sosa Tomas, A., Lamanna, M., Cruzado-Caballero, P. 2021. New hadrosaurid (Dinosauria: Ornithopoda) fossils from the uppermost Cretaceous of central Patagonia and the influence of paleoenvironment on South American hadrosaur distribution. *Journal of South American Earth Sciences* 110, 103369. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103369>

Iñiguez Rodríguez, A.M.; Zalba, P.E.; Maggi, J.H. 1987. Clinoptilolita y analcima en miembros del Grupo Chubut entre Paso de Indios y Las Plumas, Provincia de Chubut, Argentina. 10° Congreso Geológico Argentino, Tucumán, Actas 1, 75–78.

Ishchenko, T.A., Ishchenko, A.A. 1982. Charophytes found in the Upper Silurian of Podolia. En: Systematics and Evolution of Fossil Plants (Ed. Teslenko, Y.V.), Kiev, Nauk Dumka, 21–32.

Jaillard, E., Feist, M., Grambast-Fessard, N., Carlotto, V. 1994. Senonian–Paleocene charophyte succession of the Peruvian Andes. *Cretaceous Research* 15, 445–456.

Jenny, H. 1941. *Factors of Soil Formation: A System of Quantitative Pedology*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, 281 pp.

Jiang, Y., Zhang, Z., Meng, X. 1985. Early Cretaceous charophyte flora from southern Henan and its stratigraphical significance. *Acta Micropaleontologica Sinica* 2 (2), 161–168.

Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F., Donoghue, M.J. 2002. *Plant Systematics, a Phylogenetic Approach*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 576 pp.

Karczewska, J., Ziemińska-Tworzydło, M. 1970. Upper Cretaceous Charophyta flora from Nemegt-Basin, Gobi Desert. *Palaeontologia Polonica* 21, 121–144.

Krause, J.M., Umazano, A.M., Bellosi, E., White, T.S. 2014. Hydromorphic paleosols in the upper Puesto La Paloma Member, Cerro Barcino Formation, mid Cretaceous, Patagonia Argentina: environmental and stratigraphic significance. 14<sup>o</sup> Reunión Argentina de Sedimentología, Puerto Madryn, Chubut, 146–147.

Krause, J.M., Ramezani, J., Umazano, A.M., Pol, D., Carballido, J.L., Sterli, J., Puerta, P., Cúneo, N.R., Bellosi, E.S. 2020. High-resolution chronostratigraphy of the Cerro Barcino Formation (Patagonia): Paleobiologic implications for the mid-Cretaceous dinosaur-rich fauna of South America. *Gondwana Research* 80, 33–49. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2019.10.005>

Krutzsch, W. 1959. Mikropaläontogische (sporenpaläontologische) Untersuchungen in der Braunkohle des Geiseltales. *Beihefte Geologie* 21–22, 1–245.

Kubota, K. 2005. Charophyte gyrogonites from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of the Tetori Group in the Takinamigawa area, Katsuyama City, Fukui Prefecture, central Japan. *Paleontological Research* 9, 203–213. <https://doi.org/10.2517/prpsj.9.203>

Lamanna, M.C., Martínez, R.D., Smith, J.B. 2002. A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the early Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate*

Paleontology 22, 58–69. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0058:ADATDF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0058:ADATDF]2.0.CO;2)

Lapido, O.R., Page, R.F.N. 1978. Relaciones estratigráficas y estructura de Bajo de la Tierra Colorada, provincia del Chubut. 7° Congreso Geológico Argentino, Neuquén, Actas 1, 299–313.

Larsén, E., Rydin, C. 2016. Disentangling the phylogeny of *Isoetes* (Isoetales), using nuclear and plastid data. *International Journal of Plant Sciences* 177, 157–174.

Lesta, P.J. 1968. Estratigrafía de la cuenca del Golfo San Jorge. 3° Jornadas Geológicas, Salta, Actas 1, 251–289.

Lesta, J., Ferello, R. 1972. Geología extraandina de Chubut y norte de Santa Cruz. *Geología Regional Argentina*, 601–653.

Li, Z.W. 1988. Fossil charophytes of the Zhidan Group from the western border of the Ordos Basin. *Acta Micropalaeontologica Sinica* 5, 283–295.

Li, S., Wang, Q., Zhang, H., Lu, H., Martín-Closas, C. 2016. Charophytes from the Cretaceous–Paleogene transition in the Pingyi Basin (Eastern China) and their Eurasian correlation. *Cretaceous Research* 59, 179–200. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.10.022>

Li, S., Zhang, H., Wang, Q., Ren, X. 2018. Early Cretaceous charophyte flora from the Chijinbao Formation in the Jiuquan Basin, Northwest China, and its stratigraphic and palaeoecological significance. *Botany Letters* 165 (1), 11–22. <https://doi.org/10.1080/23818107.2017.1396248>

Li, S., Wang, Q., Zhang, H., Wan, X., Martín-Closas, C. 2019. Charophytes from the Cretaceous–Paleocene boundary in the Songliao Basin (North-Eastern China): a chinese biozonation and its calibration to the geomagnetic polarity time scale. *Papers in Palaeontology* 5, 47–81. <https://doi.org/10.1002/spp2.1225>

Li, S., Wang, Q., Zhang, H. 2020. Charophytes from the Lower Cretaceous Xiagou Formation in the Jiuquan Basin (northwestern China) and their palaeogeographical significance. *Cretaceous Research* 105, 103940. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.08.010>

Lindley, J. 1836. *A Natural System of Botany*. Longman, 526 pp.

Liu, J., Wu, X. 1985. Charophytes from Tugulu Group of the Junggar Basin. *Bulletin of the Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences* 11, 139–153.

Lu, H. N., Yuan, X.Q. 1991. Jurassic and Early Cretaceous charophytes from Bayanhot Basin and its neighbourhood. *Acta Micropaleontologica Sinica* 8, 373–394.

Lu, H.N., Wang, Q.F. 1999. Charophytes of the Yixian Formation from Northern Hebei and Western Liaoning. *Palaeoworld* 11, 58–66.

Mädler, K. 1952. Charophyten aus dem Nordwestdeutschen Kimmeridge. *Geologisches Jahrbuch* 67 (2), 1–46.

Mamet, B., Roux, A., Lapointe, M., Gautier, L. 1992. Algues ordoviciennes et siluriennes de l'île Anticosti (Québec, Canada). *Revue de Micropaleontologie* 35, 211–248.

Manassero, M., Zalba, P., Andreis, R., Morosi, M. 2000. Petrology of continental pyroclastic and epiclastic sequences in the Chubut Group (Cretaceous): Los Altares-Las Plumas area, Chubut, Patagonia Argentina. *Andean Geology* 27 (1), 13–26.

Marengo, H. 2015. Neogene Micropaleontology and Stratigraphy of Argentina. The Chaco-Paranense Basin and the Península de Valdés. *Springer Briefs in Earth System Sciences, South America and the southern Hemisphere*, Heidelberg, 228 pp.

Martín-Closas, C. 1988. Découverte de la plaque basale chez les Clavatoraceae (Charophyta). Implications phylogénétiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 306, 1131–1136.

Martín-Closas, C. 1996. A phylogenetic system of Clavatoraceae (Charophyta). *Review of Palaeobotany and Palynology* 94, 259–293.

Martín-Closas, C. 2000. Els Caròfits del Juràssic Superior i el Cretaci Inferior de la Península Ibèrica. Upper Jurassic and Lower Cretaceous Charophytes from the Iberian Peninsula. *Arxius de les Seccions de Ciències, Institut d'Estudis Catalans*, 304 pp.

Martín-Closas, C. 2003. The fossil record and evolution of freshwater plants: A review. *Geologica Acta* 1 (4), 315–338. <https://doi.org/10.1344/105.000001619>

Martín-Closas, C. 2015. Cosmopolitanism in Northern Hemisphere Cretaceous Charophyta (Clavatoroidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 438, 9–27. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.07.029>

Martín-Closas, C., Grambast-Fessard, N. 1986. Les Charophytes du Crétacé inférieur de la région du Maestrat (Chaîne Ibérique- Catalanides, Espagne). *Paléobiologie Continentale* 15, 1–66.

Martín-Closas, C., Schudack, M.E. 1991. Phylogenetic analysis and systematization of post-Paleozoic Charophytes. *Bulletin de la Société Botanique de*

France. Actualités Botaniques 138, 53–71.  
<https://doi.org/10.1080/01811789.1991.10827042>

Martín-Closas, C., Serra-Kiel, J. 1991. Evolutionary patterns of Clavatoraceae (Charophyta) analysed according to environmental change during Malm and Lower Cretaceous. *Historical Biology* 5, 291–307. <https://doi.org/10.1080/10292389109380408>

Martín-Closas, C., Diéguez, C. 1998. Charophytes from the Lower Cretaceous of the Iberian Ranges (Spain). *Palaeontology* 41 (6), 1133–1152.

Martín-Closas, C., Wójcicki, J., Fonollà, L. 2006. Fossil charophytes and hydrophytic angiosperms as indicators of lacustrine trophic change. A case study in the Miocene of Catalonia (Spain). *Cryptogamie* 27 (4), 357–379.

Martín-Closas, C., Serra-Kiel, J. 2007. Biogeografía histórica de las clavatoráceas (carofitas fósiles). Estado actual del conocimiento. *Geogaceta* 41, 119–122.

Martín-Closas, C., Wang, Q. 2008. Historical biogeography of the lineage *Atopochara trivolvis* PECK 1941 (Cretaceous Charophyta). *Palaeoclimatology, Palaeogeography, Palaeoecology* 260, 435–451.  
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.11.011>

Martín-Closas, C., Clavel, B., Charollais, J., Conrad, M.A. 2009. Charophytes from Barremian–lower Aptian of the Northern Subalpine Chains and Jura Mountains France: correlation with associated marine assemblages. *Cretaceous Research* 30, 49–62.  
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.05.001>

Martín-Closas, C., Serra-Kiel, J., Ferràndez-Cañadell, C., Villalba-Breva, S., Gallardo, A., Tosquella, J. 2010. Paleobiogeografía y correlaciones bioestratigráficas intercontinentales con carofitas cretácicas y macroforaminíferos paleocenos. *Geogaceta* 49, 19–22.

Martín-Closas, C., Sames, B., Schudack, M.E. 2013. Charophytes from the Upper Berriasian of the Western Interior Basin of United States. *Cretaceous Research* 46, 11–23.  
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2013.08.009>

Martín-Closas, C., Soulié-Märsche, I. 2016. Ursprung und evolution der Charophyten. En: Arbeitsgruppe Characeen Deutschlands Lehrstuhl Für Ökologie Der Universität (Ed.), *Armleuchteralgen*. Springer Spektrum, Berlin, 29–49.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-47797-7\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-662-47797-7_4)

Martín-Closas, C., Vicente, A., Pérez-Cano, J., Sanjuan, J., Bover-Arnal, T. 2018. On the earliest occurrence of *Tolypella* section *Tolypella* in the fossil record and the age

of major clades in extant Characeae. *Botany Letters* 165, 23–33. <https://doi.org/10.1080/23818107.2017.1387078>

Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M., Lamanna, M. 2004. An articulated specimen of the basal Titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the Early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 107–120. <https://doi.org/10.1671/9.1>

Marveggio, N., Llorens, M. 2013. Nueva edad de la base del Grupo Chubut en la mena uranífera Cerro Solo, provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 70 (3), 318–326.

Masiuk, V., Becker, D., García Espiasse, A. 1976. Micropaleontología y sedimentología del pozo YPF Ch. PV-es-1 (Península Valdés) Provincia del Chubut, República Argentina. 24° ARPEL, Reunión a nivel de expertos, Buenos Aires. 28 pp.

Mays, C., Vajda, V., McLoughin, S. 2021. Permian–Triassic non-marine algae of Gondwana. Distributions, natural affinities and ecological implications. *Earth-Science Reviews* 212, 103382. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103382>

McCourt, R.M., Karol, K.G., Hall, J.D., Casanova, M.T., Grant, M.C. 2017. Charophyceae (Charales). En: *Handbook of the Protists* (Eds. Archibald, J., et al.), Springer, Cham, 19 pp. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6\\_40-2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6_40-2)

Melchor, R.N., Perez, M., Umazano, A.M. 2024. Are aeolian ichnofacies distinctive and useful? An analysis of trace fossil assemblages from Cretaceous aeolian facies in northern Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 655, 112487. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2024.112487>

Miall, A.D. 1996. *The Geology of Fluvial Deposits: Sedimentary Facies, Basin Analysis and Petroleum Geology*. Springer-Verlag, Berlín, 582 pp. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-03237-4>

Migula, W. 1900. Die Characeen. En: *Kryptogamen-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz* (Ed. Rabenhorst, L.), Verlag von Eduard Kummer, Leipzig, 765 pp.

Miller, M., Marino, J. 2019. New insights from the Neocomian basins in the West of Chubut and Santa Cruz provinces, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 96, 102255. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102255>

Montaña, J., Sprechmann, P. 1993. Calizas estromatolíticas y oolíticas y definición de la Formación Arroyo de la Pedrera (Vendiano?, Uruguay). *Revista Brasileira de Geociencias* 23 (3), 306–331.

- Moore, D.M., Reynolds Jr., R.C. 1989. X-ray Diffraction and the Identification and Analysis of Clay Minerals. Oxford University Press, New York, 332 pp.
- Moore, D.M., Reynolds Jr., R.C. 1997. X-ray Diffraction and the Identification and Analysis of Clay Minerals. Oxford University Press, New York, 332 pp.
- Musacchio, E.A. 1971. Charophytas de la Formación La Amarga (Cretácico Inferior) en la Provincia de Neuquén, Argentina. *Revista del Museo de La Plata* 6 (37), 19–38.
- Musacchio, E.A. 1972a. Carofitas del Cretácico Inferior en Sedimentitas “Chubutenses” al Este de La Herrería, Chubut. *Ameghiniana* 4, 354–356.
- Musacchio, E.A. 1972b. Charophytas de la Formación Yacoraite en Tres Cruces y Yavi Chico, Jujuy, Argentina. *Ameghiniana* 9 (3), 223–237.
- Musacchio, E.A. 1973. Charophytas y ostrácodos no marinos del Grupo Neuquén (Cretácico Superior) en algunos afloramientos de las provincias de Río Negro y Neuquén, República Argentina. *Revista del Museo de La Plata* 8 (48), 1–47.
- Musacchio, E. A. 1979. Datos paleobiogeográficos de algunas asociaciones de foraminíferos, ostrácodos y carofitos del Jurásico y el Cretácico inferior de Argentina. *Ameghiniana* 16 (3–4), 247–271.
- Musacchio, E.A. 1987. Five Jurassic and Cretaceous non marine ostracodal and charophytal associations (calcareous microfossils) from the San Jorge Gulf Basin, Argentina. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil 1* (7-8), 839–851.
- Musacchio, E.A. 1989. Biostratigraphy of the non-marine Cretaceous of Argentina based on calcareous microfossils. En: *Cretaceous of the Western Tethys* (Ed. Weidmann, J.). E. Schweizerbart’sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 811–850.
- Musacchio, E.A. 1990. Cretaceous and early Tertiary charophytes from Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie, Abhandlungen* 181, 365–375.
- Musacchio, E.A. 1993. Use of global time scale in correlating nonmarine Cretaceous rocks in southern South America. *Cretaceous Research* 14, 113–126. <https://doi.org/10.1006/cres.1993.1010>
- Musacchio, E.A. 1995. Estratigrafía y micropaleontología del Jurásico y el Cretácico en la comarca del valle medio del río Chubut, Argentina. 6° Congreso de Paleontología y Bioestratigrafía, Trelew, Chubut, 179–187.
- Musacchio, E.A. 2000. Biostratigraphy and biogeography of Cretaceous charophytes from South America. *Cretaceous Research* 21, 211–220. <https://doi.org/10.1006/cres.1999.0197>

Musacchio, E.A. 2006. Charophyta del Cretácico Tardío y el Paleoceno del centro oeste de Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9 (1), 93–100.

Musacchio, E.A. 2010. Upper Cretaceous *Lychnothamnus*, *Nitella* and *Tolypella* (Charophyta) from Zampal, Argentina. *Cretaceous Research* 31, 461–472. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2010.05.010>

Musacchio, E.A., Chebli, G. 1975. Ostrácodos no marinos y carofitas del Cretácico Inferior en las provincias de Chubut y Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 12, 70–96.

Musacchio, E., Palamarczuk, S.C. 1975. Microfósiles calcáreos de la Formación Ranquiles (Cretácico Inferior) en la Provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 12 (4), 306–314.

Musacchio, E.A., Moroni, A.M. 1983. Charophyta y Ostracoda no marinos eotericiarios de la Formación El Carrizo en la Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 20 (1), 21–33.

Musacchio, E.A., Beros, C., Pujana, I. 1986. Microfósiles continentales del Jurásico y Cretácico del Chubut y su contribución a la bioestratigrafía de la Cuenca del Golfo San Jorge. En: *Bioestratigrafía de los sistemas regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur* (Ed. Volkheimer, W.), Mendoza. *Actas* 2, 355–383.

Musacchio, E.A., Viviers, M.C. 1993. Carofitas (algas verdes não marinhas) aptianas na Bacia de Santos, Brasil. 13° Congresso Brasileiro de Paleontologia. São Leopoldo. *Boletim São Leopoldo: Sociedade Brasileira de Paleontologia* 1, p.170.

Musacchio, E.A., Dias-Brito, D., Maranhão, M.S., Suárez, J.M. 2002. Comparando carofitos (algas verdes) neocretácicos del Grupo Baurú (Brasil) y de Argentina. 6° Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, Simposio sobre el Cretácico de América del Sur. *Resumos Expandidos*, Rio Claro, 229–234.

Musacchio, E.A., Vallati, P. 2007. Late Cretaceous non marine microfossils of the Plottier Formation at Zampal, Argentina. *Cuadernos del Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España* 8, 273–278.

Nakayama, C. 1972. Sedimentitas prebayocianas en el extremo austral de la Sierra de Traquestrén, Chubut. 5° Congreso Geológico Argentino, Villa Carlos Paz, Córdoba, 269–278.

Narváez, P.L. 2009. Palinoestratigrafía, paleoambientes y cambios climáticos durante el Cretácico final y Paleógeno de la cuenca del Grupo Salta, República Argentina (Tesis Doctoral inédita). Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, 229 pp.

Navarrete, C.R., Gianni, G.M., Folguera, A. 2015. Tectonic inversion events in the western San Jorge Gulf Basin from seismic, borehole and field data. *Journal of South American Earth Sciences* 64, 486–497. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.09.012>

Navarrete, C., Gianni, G., Tassara, S., Zaffarana, C., Likerman, J., Márquez, M., Wostbrock, J., Planavsky, N., Tardani, D., Perez Frasette, M. 2024. Massive Jurassic slab break-off revealed by a multidisciplinary reappraisal of the Chon Aike silicic large igneous province. *Earth-Science Reviews* 249, 104651. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2023.104651>

Navarro, E., Astini, R., Belousova, E., Guler, M.V., Gehrels, G. 2015. Detrital zircon geochronology and provenance of the Chubut Group in the northeast of Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 63, 149–161. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.07.006>

Nishiyama, T., Sakayama, H., de Vries, J., Buschmann, H., Saint-Marcoux, D., Ullrich, K.K., Haas, F. B., Vanderstraeten, L., Becker, D., Lang, D., Vosolsobe, S., Rombauts, S., Wilhelmsson, P.K.I., Janitza, P., Kern, R., Heyl, A., Rümpler, F., Calderón Villalobos, L.I.A., Clay, J.M., Skokan, R., Toyoda, A., Suzuki, Y., Kagoshima, H., Schijlen, E., Tajeshwar, N., Catarino, B., Hetherington, A.J., Saltykova, A., Bonnot, C., Breuninger, H., Symeonidi, A., Radhakrishnan, G.V., Van Nieuwerburgh, P., Deforce, D., Chang, C., Karol, K.G., Hedrich, R., Ulvskov, P., Glöckner, G., Delwiche, C.F., Petrásek, J., Van de Peer, Y., Friml, J. 2018. The *Chara* Genome: Secondary Complexity and Implications for Plant Terrestrialization. *Cell* 174 (2), 448–464. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.06.033>

Nunes, C.I., Pujana, R.R., Escapa, I.H., Gandolfo, M.A., Cúneo, N.R. 2018. A new species of *Carlquistoxylon* from the Early Cretaceous of Patagonia (Chubut province, Argentina): the oldest record of angiosperm wood from South America. *Iawa Journal* 0, 1–21.

Olivero, E.B. 1982. Estratigrafía de la cuenca sur del Lago Fontana, Provincia del Chubut (Tesis Doctoral inédita). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 206 pp.

Oporto Romero, F.E., Casal, G.A., De Sosa Tomas, A., Vallati, P. 2019. Sedimentología y tafonomía de la paleoflora registrada en la Formación Lago Colhué Huapi (Grupo Chubut, Cretácico Superior), Cuenca del Golfo San Jorge. 7° Jornadas de las Ciencias de la Tierra “Dr. Eduardo Musacchio”, Comodoro Rivadavia, Chubut. p. 32.

Palacios-Fest, M.R., Cusminsky, G.C., McGlue, M.M. 2016. Late Quaternary lacustrine ostracods (Ostracoda, Crustacea) and charophytes (Charophyta, Charales) from the Puna Plateau, Argentina. *Journal of Micropalaeontology* 35, 66–78. <https://www.lyellcollection.org/doi/abs/10.1144/jmpaleo2015-012#>

Pankhurst, R., Leat, P., Sruoga, P., Rapela, C., Marquez, M., Storey, B., Riley, T. 1998. The Chon Aike province of Patagonia and related rocks in West Antarctica: a silicic large igneous province. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 81, 113–136.

Panza, J.L. 1981. Descripción geológica de las Hojas 46e Gran Laguna Salada y 47f Meseta Cuadrada. Provincia del Chubut. Escala 1:100.000. Dirección Nacional del Servicio Geológico, Buenos Aires, Informe inédito, 241 pp.

Papú, O.H., Wolkheimer, W., Sepúlveda, E.G. 1988. Másulas de Salviniacea del Cretácico Tardío de Nordpatagonia y sur de Mendoza, Argentina. Su importancia bioestratigráfica y paleoambiental. 5° Congreso Geológico Chileno, Santiago de Chile, Chile, Actas 3, 67–81.

Paredes, J.M., Allard, J.O., Foix, N., Alvarez, B., Olazábal, S.X. 2014. Sedimentología y perfiles de rayos gamma de la Formación Pozo D-129 (Aptiano) en la sierra de San Bernardo, Chubut. 9° Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos, Mendoza, Actas, 455–479.

Paredes, J.M., Foix, N., Colombo Piñol, F., Nillni, A., Allard, J.O., Marquillas, R.A. 2007. Volcanic and climatic controls on fluvial style in a high-energy system: The Lower Cretaceous Matasiete Formation, Golfo San Jorge basin, Argentina. *Sedimentary Geology* 202, 96–123. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2007.05.007>

Passalia, M.G, Llorens, M., Páez, M. 2015. First megafloristic record for Chubut Group at the Somuncurá-Cañadón Asfalto basin: an angiosperm dominated flora from the Puesto Manuel Arce Formation (Upper Cretaceous), Patagonia Argentina. *Cretaceous Research* 56, 200–225. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.04.016>

Peck, R.E. 1937. Morrison Charophyta from Wyoming. *Journal of Paleontology* 11, 83–90.

Peck, R.E., 1941. Lower Cretaceous Rocky Mountain non-marine microfossils. *Journal of Paleontology* 15, 285–304.

Peck, R.E. 1957. North American Mesozoic Charophyta. U.S. Geological Survey Professional Paper 294-A, 1–44.

Peng, W.S., Wang, Q.F., Xue, D., Lu, H.N., Zhang, F. 2003. Cretaceous charophytes from the Inggén-Ejinaqi Basin of the Inner Mongolia. *Acta Micropalaeontologica Sinica* 20, 365–376.

Pereira, R., Cabral, M. 2005. Charophytes from the Lower Aptian of Rio de Mouro (Lisbon region, Portugal). *Revista Española de Micropaleontología* 37 (1), 171–181.

Pereira, R., Azerêdo, A.C., Feist, M. 2010. Revision of Late Tithonian charophytes from Lisbon and Sintra-Cascais (Portugal): taxonomy, biostratigraphy and palaeobiogeographical significance. *Journal of Micropalaeontology* 29, 37–49. <https://doi.org/10.1144/jm.29.1.37>, 2010

Perez, M., Umazano, A.M., Melchor, R.N. 2013. Early Cretaceous ichnofauna from eolian and associated deposits of Patagonia: the Cerro Barcino Formation, Chubut, Argentina. 2° Simposio Latinoamericano de Icnología, Santa Rosa, La Pampa, 58p.

Pérez-Cano, J., Bover-Arnal, T., Martín-Closas, C. 2020. Barremian charophytes from the Maestrat Basin (Iberian Chain). *Cretaceous Research* 115, 104544. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104544>

Pérez-Cano, J., Bover-Arnal, T., Martín-Closas, C. 2022. Charophyte communities in Barremian Iberian wetlands. *Facies* 68 (13), 1–38. <https://doi.org/10.1007/s10347-022-00651-6>

Pérez-Cano, J., Pereira, H.J.R., Mendes, M., Pereira, Z., Callapez, P.M., Fernandes, P. 2023. Upper Barremian–lower Aptian charophyte biostratigraphy from Arrifes section (Algarve Basin, Southern Portugal): correlation with dinoflagellate cyst biostratigraphy. *Cretaceous Research* 150, 105575. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105575>

Pérez Loinaze, V.S., Césari, S.N., Giordano, S.N., Stach, N.H., Ansa, A. 2019. Palynological analysis of a Lower Cretaceous subsurface succession from the south flank of the Golfo San Jorge Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 97, 94–106. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.01.008>

Pérez Loinaze, V., Giordano, S.R., Limarino, C.O. 2021. Late Cretaceous palynomorphs from the Golfo San Jorge Basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 107, 103151. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.103151>

Pérez Loinaze, V. En prensa. A synthesis of palynological data recovered from “Neocomian” deposits of the Golfo San Jorge Basin. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*.

Peroni, G., Hegedus, A., Cerdan, J., Legarreta, L., Uliana, M., Laffite, G. 1995. Hydrocarbon accumulation in an inverted segment of the Andean Foreland: San Bernardo

Belt, Central Patagonia. En: Petroleum Basins of South America (Eds. Tankard, A., Suárez Soruco, R., Welsink, H.J.), American Association of Petroleum Geologists Memories 62, 403–419.

Pesce, A. 1977. Descripción geológica de la Hoja Geológica 44f Cerro Ponte. Provincia del Chubut. Escala 1:100.000. Servicio Geológico Nacional, Buenos Aires, Informe inédito, 56 pp.

Pezzuchi, H.D. 2018. Hoja Geológica 4569-III Sarmiento. Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina. Escala 1:250.000. Carta Geológica de la República Argentina. Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires, Boletín 318.

Philips, P.P., Felix, C.J. 1971. A study of Lower and Middle Cretaceous spores and pollen from Southeastern United States. 1. Spores. Pollen et Spores 13, 279–348.

Pia, J. 1927. Charophyta. En: Handbuch der Paläobotanik 1 (Ed. Hirmer, M.), 88–93.

Platt, N.H., Wright, V.P. 1991. Lacustrine carbonates: facies models, facies distributions and hydrocarbon aspects. En: Lacustrine Facies Analysis (Eds. Anadón, P., Cabrera, L., Kelts, K.), International Association of Sedimentologists, Special Publication 13, 57–74.

Pocknall, D. T., Clowes, C. D., Jarzen, D. M. 2022. *Spinizonocolpites prominatus* (McIntyre) Stover and Evans: fossil *Nypa* pollen, taxonomy, morphology, global distribution, and paleoenvironmental significance. New Zealand Journal of Geology and Geophysics 66 (3), 558–570. <https://doi.org/10.1080/00288306.2022.2078376>

Pringsheim, N. 1862. Beiträge zur Morphologie der Meeres-Algen. Physikalische Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1862, 1–37.

Prámparo, M.B. 1989. Palinología estratigráfica del Cretácico de la Cuenca de San Luis (Tesis Doctoral inédita). Facultad de Ciencias Exactas, Físicoquímicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Córdoba, 243 pp.

Proctor, V.W. 1980. Historical biogeography of *Chara* (Charophyta) an appraisal of the Braun-Wood classification plus a falsifiable alternative for future consideration. Journal of Phycology 16, 218–233.

Proserpio, C.A. 1987. Descripción Geológica de la Hoja 44e Valle General Racedo. Provincia del Chubut. Carta Geológico-Económica de la República Argentina. Escala 1:200.000. Dirección Nacional de Minería y Geología, Buenos Aires, Boletín 201, 104 pp.

Raine, J.I., Mildenhall, D.C., Kennedy, E.M. 2011. New Zealand Fossil Spores and Pollen: An Illustrated Catalogue, vol. 4 GNS Science miscellaneous series N°4. <http://pal.gns.cri.nz/catalog>. <http://data.gns.cri.nz/sporepollen/index.htm>

Ramos, V.A. 1981. Descripción Geológica de la Hoja 33c Los Chihuidos Norte, Provincia del Neuquén. Carta Geológico-Económica de la República Argentina. Escala 1:200.000. Servicio Geológico Nacional, Buenos Aires, Boletín 182, 104 pp.

Raigemborn, M.S., Krause, J.M., Bellosi E., Matheos, S.D. 2010. Redefinición estratigráfica del Grupo Río Chico (Paleógeno Inferior), en el norte de la cuenca del golfo San Jorge, Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 67 (2), 239–256.

Raven, J.A., Smith, F.A., Glidewell, S.M. 1979. Photosynthetic capacities and biological strategies of giant-celled and small-celled macro-algae. *New Phytologist* 83, 299–309.

Regali, M.S.P. 1989. *Tucanopollis*, a new genus of early angiosperms. *Boletim Tecnico da Petrobras* 3, 395–402.

Regali, M.S.P., Uesugui, N., Santos, A.S. 1974. Palinología dos sedimentos mesocenoicos do Brasil (II). *Boletim Tecnico da Petrobras* 17, 263–301.

Retallack, G.J. 1988. Field recognition of paleosols. *Paleosols and Weathering through Geologic Time: Principles and Applications* (Eds. Reinhardt, J., Sigleo, W.R.), Geological Society of America Special Paper 216, 1–20.

Retallack, G.J., Huang, C. 2010. Depth to gypsic horizon as a proxy for paleoprecipitation in paleosols of sedimentary environments. *Geology* 38 (5), 403–406.

Riveline, J., Berger, J.P., Feist, M., Martín-Closas, C., Schudack, M., Souliè-Märsche, I. 1996. European Mesozoic–Cenozoic charophyte biozonation. *Bulletin de la Société Géologique de France* 167 (3), 453–468.

Robbiano, J.A. 1971. Contribución al conocimiento estratigráfico de la Sierra del Cerro Negro, Pampa de Agnia, provincia del Chubut, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26 (1), 41–56.

Rubinstein, C.V., Vajda, V. 2019. Baltica cradle of early land plants? Oldest record of trilete spores and diverse cryptospore assemblages; evidence from Ordovician successions of Sweden. *GFF* 141(3), 181–190. <https://doi.org/10.1080/11035897.2019.1636860>

Salgado, L., Garrido, A., Cocca, S., Cocca, J.R. 2004. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation), Neuquén

Province, Northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 903–912. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2004\)024\[0903:LCRSFC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2004)024[0903:LCRSFC]2.0.CO;2)

Salgado, L., Canudo, J., Garrido, A., Carballido, J. 2012. Evidence of gregariousness in rebbachisaurids (Dinosauria, Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of Neuquen (Rayoso Formation), Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32 (3), 603–613. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.661004>

Sames, B., Horne, D. J. 2012. Latest Jurassic to Cretaceous non-marine ostracod biostratigraphy: Unde venis, quo vadis? *Journal of Stratigraphy* 36(2), 266–288.

Sanjuan, J., Vicente, A., Flor-Arnau, N., Monleón, T., Cambra, J., Martín-Closas, C. 2017. Effects of light and temperature on *Chara vulgaris* (Charophyceae) gyrogonite productivity and polymorphism e palaeoenvironmental implications. *Phycologia* 56 (2), 204–212. <https://doi.org/10.2216/15-140.1>

Sanjuan, J., Vicente, A., Pérez-Cano, J., Stoica, M., Martín-Closas, C. 2021a. Early Cretaceous charophytes from south Dobrogea (Romania). *Biostratigraphy and palaeobiogeography. Cretaceous Research* 122, 104762. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104762>

Sanjuan, J., Ghadban, S.E., Trabelsi, K. 2021b. Microfossils (ostracods and charophytes) from the non-marine Lower Cretaceous of Lebanon: Palaeoecology, biostratigraphy and palaeobiogeography. *Cretaceous Research* 124, 104806. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104806>

Sanz, B., Ferriol, M., Boira, H. 2023. Water ecological requirements of Characeae taxa in eastern Spain. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 51(4), 13483. <https://doi.org/10.15835/nbha51413483>

Schudack, M. 1987. Charophyten flora und fazielle Entwicklung der Grenzsichten mariner Jura/Wealden in den Nordwestlichen Iberischen Ketten (mit Vergleichen zu Asturien und Kantabrien). *Palaeontographica (B)* 204, 1–180.

Schudack, M. 1989. Charophytenfloren aus den unterkretazischen Vertebraten-Fundschichten bei Galve und Uña (Ostspanien). *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen A* 106, 409–443.

Schudack, M. 1993. Die Charophyten im Oberjura und Unterkreide Westeuropas. Mit einer phylogenetischen Analyse der Gesamtgruppe. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A, Vol. 8*, 1–209.

Schudack, M. 1996. Charophyten des Kimmeridgium, Tithonium und Berriasium aus Bohrungen in Mecklenburg und Brandenburg (Nordostdeutschland). *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften* 18, 153–170.

Schudack, M. 1999. Some charophytes from the Middle Dinosaur Member of the Tendaguru Formation (Upper Jurassic of Tanzania). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* 2, 201–205.

Sciutto, A. 1981. Geología del codo del río Senguerr, Chubut, Argentina. 8° Congreso Geológico Argentino, San Luis, Actas 3, 203–219.

Sciutto, J.C., Césari, O., Escribano, V., Pezzuchi, H. 2000. Hoja Geológica 4566-III Comodoro Rivadavia. Provincia de Chubut. Escala 1:250.000. Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires, Boletín 244, 62 pp.

Shäikin, I.M. 1967. Fossil charophytes from the Upper Jurassic sediments of the Dniepr-Donets depression. En: *Fossil algae from the USSR*. IZDAT Nauka SSSR, Moscow, 43–47.

Shäikin, I.M. 1976. New data on biostratigraphy of the Jurassic and Cretaceous of the Fore-Dobrogean Trough. *Geological Journal* 36, 77–86.

Sheldon, N.D. 2003. Pedogenesis and geochemical alteration of the Picture Gorge subgroup, Columbia River Basalt, Oregon. *Geological Society of America Bulletin* 115, 1377–1387.

Silva Nieto, D., Márquez, M. 2005. Hoja Geológica 4369-III Paso de Indios. Provincia del Chubut. Escala 1:250.000. Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires, Boletín 267, 64 pp.

Silva Nieto, D., Lizuaín, A., Paez, M. 2017. Reinterpretación estratigráfica de la Formación Cerro Barcino (Grupo Chubut), en el Chubut central. 20° Congreso Geológico Argentino, Tucumán, ST 1, 127–128.

Simeoni, M., Musacchio, E.A. 1986. Ostrácodos no marinos y carofitos hauterivianos de la Formación Agrío en la localidad El Marucho, Cuenca del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 23, 89–96.

Simeoni, M., Musacchio, E.A. 1997. Cretaceous calcareous microfossils from southern South America: palaeobiogeographic relationships. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil I* (11/12), 1403–1420.

Simpson, G. 1941. The Eocene of Patagonia. *American Museum Novitates* 1120, 1–15.

Smith, G.M. 1938. Botany. En: Algae and Fungi. Charophyceae, Vol. 1. McGraw Hill 1, New York, 127 pp.

Smith, A.R., Pryer, K.M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., Wolf, P.G. 2008. Fern classification. En: Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes (Eds. Ranker, T.A., Haufler, C.H.), Cambridge University Press, 417–467. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511541827.017>

Somoza, R., Oviedo, E.S., Vilas, J.F. 1990. Paleomagnetismo del Grupo Chubut en el curso medio del río homónimo. 11° Congreso Geológico Argentino, San Juan, Actas 2, 275–278.

Soulié-Märsche, I. 1979. Origine et évolution des genres actuels des Characeae. Bulletin du Centre des Recherches Exploration-Production Elf Aquitaine 3, 821–831.

Soulié-Märsche, I. 1989. Étude comparée de gyrogonites de charophytes actuelles et fossiles et phylogénie des genres actuels (Tesis Doctoral inédita). Imprimerie des Tilleuls, Millau, France, 237 pp.

Soulié-Märsche, I. 1994. The paleoecological implications of the charophyte flora of the Trinity Division, Junction, Texas. Journal of Paleontology 68, 1145–1157.

Soulié-Märsche, I. 2008. Charophytes, indicators for low salinity phases in North African sebkhet. Journal of African Earth Sciences 51, 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2007.12.002>

Soulié-Märsche, I., García, A. 2015. Gyrogonites and oospores, complementary viewpoints to improve the study of the charophytes (Charales). Aquatic Botany 120, 7–17, <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.06.003>

Spalletti, L.A., Mazzoni, M.M. 1977. Sedimentología del Grupo Sarmiento en un perfil ubicado al sudeste del Lago Colhué Huapi, provincia del Chubut. Obra del Centenario del Museo de la Plata 4, 261–283.

Sterli, J., de la Fuente, M., Umazano, A.M. 2015. New remains and new insights on the Gondwanan meiolaniform turtle *Chubutemys copelloi* from the Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina. Gondwana Research 27, 978–994. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2013.08.016>

Stover, L.E. 1962. *Taurocusporites*, a new trilete spore genus from the lower Cretaceous of Maryland. Micropaleontology 8, 55–59.

Suárez, M., Márquez, M., De La Cruz, R., Fanning, M. 2009. Aptian–Albian subaerial volcanic rocks in central Patagonia: Divisadero and Chubut Groups. 12° Congreso Geológico Chileno, Santiago, Chile, 1–5.

Suárez, M., Márquez, M., De La Cruz, R., Navarrete, C., Fanning, M. 2014. Cenomanian-? early Turonian minimum age of the Chubut Group, Argentina: SHRIMP U-Pb geochronology. *Journal of South American Earth Sciences* 50, 67–74. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2013.10.008>

Surdam, R.C., Sheppard, R.A. 1978. Zeolites in saline, alkaline-lake deposits. En: *Natural Zeolites: Occurrence, Properties, Use* (Eds. Sand, L.B., Mumpton, F.A.), Pergamon Press, Elmsford, New York, 145–174.

Środoń, J. 1984. X-ray powder diffraction identification of illitic materials. *Clays and Clay Minerals* 32, 337–349.

Sterli, J., Vlachos, E., Krause, M., Puerta, P., Oriozabala, C. 2021. Contribution to the diversity of the fossil record of turtles (Testudinata) from Chubut Province (Argentina) and its significance in understanding the evolution of turtles in Southern South America. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 21 (1), 118–160. <https://doi.org/10.5710/PEAPA.26.02.2021.338>

Tanrikulu, S., Doyle, J.A., Delusina, I. 2017. Early Cretaceous (Albian) spores and pollen from the Glen Rose Formation of Texas and their significance for correlation of the Potomac Group. *Palynology* 42 (4), 438–456. <https://doi.org/10.1080/01916122.2017.1374309>

Tasch, P., Volkheimer, W. 1970. Jurassic conchostracans from Patagonia. *University of Kansas, Paleontological Contribution* vol. 50, 1–23.

Taylor, T.N. 1982. The origin of land plants: a paleobotanical perspective. *Taxon* 31, 155–177. <https://doi.org/10.2307/1219982>.

Taylor, T.N. 1988. The origin of land plants: some answers, more questions. *Taxon* 37(4), 805–833. <https://doi.org/10.2307/1222087>

Taylor, T.N., Taylor E.L., Krings M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. Academic Press, New York, USA, 1252 pp.

Teruggi, M., E. 1962. Sobre la presencia de analcima sedimentaria en el chubutiano del Codo del Senguerr. *Revista del Museo de La Plata (Nueva serie), Sección geología* 5, 193–217.

Tibert, N., Colin, J.P., Kirkland, J., Alcalá, L., Martín-Closas, M. 2013. Lower Cretaceous nonmarine ostracodes from an Escucha Formation dinosaur bonebed in eastern Spain. *Micropaleontology* 59 (1), 83–91.

Tiss, L., Trabelsi, K., Kamoun, F., Soussi, M., Houla, Y., Sames, B., Martín-Closas, C. 2019. Middle Jurassic charophytes from southern Tunisia: implications on evolution

and paleobiogeography. Review of Palaeobotany and Palynology 263, 65–84. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.01.011>

Tosolini, A.M.P., McLoughlin, S., Wagstaff, B.E., Cantrill, D.J., Gallagher, S.J. 2015. Cheirolepidiacean foliage and pollen from Cretaceous high-latitudes of southeastern Australia. Gondwana Research 27, 960–977. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2013.11.008>

Trabelsi, K., Tourir, J., Souliè-Märsche, I., Martín-Closas, C., Soussi, M., Colin, J.P. 2010. Découverte de charophytes de l'Albien dans la Formation Kebar (Tunisie centrale): implications paléocologiques et paléobiogéographiques. Annales de Paléontologie 96, 117–133. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2011.04.001>

Trabelsi, K., Martín-Closas, C. 2012. *Echinochara triplicata* sp. nov. (Clavatoraceae, fossil Charophyta) from the lower Albian of Tunisia. Comptes Rendus Palevol 11, 323–329. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2012.05.001>

Trabelsi, K., Sames, B., Salmouna, A., Piovesan, E.K., Ben Rouina, S., Houla, Y., Tourir, J., Soussi, M. 2015. Ostracods from the marginal coastal Lower Cretaceous (Aptian) of the Central Tunisian Atlas (North Africa): paleoenvironment, biostratigraphy and paleobiogeography. Revue de micropaléontologie 58, 309–331. <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2015.09.002>

Trabelsi, K., Soussi, M., Tourir, J., Houla, Y., Abbas, C., Martín-Closas, C. 2016. Charophyte biostratigraphy of the non-marine Lower Cretaceous in the Central Tunisian Atlas (North Africa): palaeobiogeographic implications. Cretaceous Research 67, 66–83. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2016.07.004>

Turner, J.C. 1983. Descripción Geológica de la Hoja 44 Colan Conhué. Provincia del Chubut. Carta Geológico-Económica de la República Argentina. Escala 1:200.000. Servicio Geológico Nacional, Buenos Aires, Boletín 197, 79 pp.

Uliana, M.A., Musacchio, E.A. 1978. Microfósiles calcáreos no marinos del Cretácico Superior en El Zampal, Provincia de Mendoza, Argentina. Ameghiniana 15, 111–135.

Uliana, M.A., Legarreta, L., Laffitte, G., Villar, H. 1999. Estratigrafía y geoquímica de las facies generadoras de hidrocarburos en las cuencas petrolíferas de Argentina. 4° Congreso Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos, Mar del Plata, Actas 1, 1–61.

Umazano, A.M., Krause, J.M., Bellosi, E.S., Perez, M., Visconti, G., Melchor, R.N. 2017. Changing fluvial styles in volcanoclastic successions: a cretaceous example from the Cerro Barcino Formation, Patagonia. Journal of South American Earth Sciences 77, 185–205. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.05.005>

Umazano, A.M., Villegas, P.M., Bernardi, M.I., Amodeo, L.J., Rosso, B.C. 2025. Multiple provenances of inter-eruptive fluvial sandstones of the Albian Cerro Castaño Member, Patagonia. *Journal of South American Earth Sciences*, 105423. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2025.105423>

Vallati, P. 2002. Bioestratigrafía (Palinología) del Cretácico Temprano y medio en Patagonia septentrional y central (Tesis Doctoral inédita). Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, 278 pp.

Vallati, P. 2013. A mid Cretaceous palynoflora with *Tucanopollis crisopolensis* from D-129 Formation, Golfo San Jorge Basin, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 16, 237–244. doi: 10.4072/rbp.2013.2.06

Vallati, P., Casal, G., Foix, N., Allard, J., De Sosa Tomas, A., Calo, M. 2016. First report of a Maastrichtian palynoflora from the Golfo San Jorge Basin, central Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 53, 495–505. <https://doi.org/10.5710/AMGH.28.12.2015.2948>

Vallati, P., De Sosa Tomas, A., Casal, G.A., Calo, M. 2017. Salviniales from the late cretaceous of the Golfo San Jorge Basin. *Cretaceous Research* 74, 45–55. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.02.004>.

Vallati, P., De Sosa Tomas, A., Casal, G.A. 2020. A Maastrichtian terrestrial palaeoenvironment close to the K/Pg boundary in the Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 97, 102401. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102401>

Vallati, P., De Sosa Tomas, A., Passalía, M., Pérez Loinaze, V., Archangelsky, S., Romero, E. 2022. Palinofloras y megafloras del Cretácico de la Cuenca del Golfo San Jorge. En: *Relatorio del 21° Congreso Geológico Argentino, Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Chubut* (Comp. Giacosa, R.), Buenos Aires. Asociación Geológica Argentina, 914–927.

Van Nieuwenhuise, D.S., Ormiston, A.R. 1989. A model for the origin of source-rich lacustrine facies, San Jorge Basin, Argentina. 1° Congreso Nacional de Exploración de Hidrocarburos, Mar del Plata, Buenos Aires. *Actas* 2, 853–883.

Vakhrameyev, V. A. 1982. *Classopollis* pollen as an indicator of Jurassic and Cretaceous climate. *International Geology Review*, 24(10), 1190–1196. <https://doi.org/10.1080/00206818209451058>

Vera, E.I., Perez Loinaze, V., Llorens, M., Paez, M., Passalia, M. 2019. Fossil woods with coniferalean affinities from the Upper Cretaceous (Campanian–Maastrichtian)

Puntudo Chico Formation, Chubut Province, Argentina. *Cretaceous Research* 99, 321–333. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.01.022>

Vera, E.I., Perez Loinaze, V., Llorens, M., Passalia, M. 2020. *Agathoxylon* Hartig in the Lower Cretaceous Arroyo del Pajarito Member (Los Adobes Formation), Chubut Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 100, 102562. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102562>

Vicente, A., Martín-Closas, C. 2013. Lower Cretaceous charophytes from the Serranía de Cuenca, Iberian chain: taxonomy, biostratigraphy and palaeoecology. *Cretaceous Research* 40, 227–242. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2012.07.006>

Vicente, A., Expósito, M., Sanjuan, J., Martín-Closas, C. 2015. Small sized charophyte gyrogonites in the Maastrichtian of Coll de Nargó, Eastern Pyrenees: an adaptation to temporary floodplain ponds. *Cretaceous Research* 57, 443–456. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.07.017>

Vicente, A., Sanjuan, J., Pérez-Cano, J., Trabelsi, K., Martín-Closas, C. 2024. A bioprovince for the Barremian–Aptian charophytes of the Central Tethyan Archipelago. *Cretaceous Research* 154, 105752. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105752>

Villar, H.J., Laffitte, G., Legarreta, L. 1998. The source rocks of the Mesozoic petroleum systems of Argentina: a comparative overview on their geochemistry, paleoenvironments and hydrocarbon generation patterns. American Association of Petroleum Geologists International Conference and Exhibition, Río de Janeiro, Abstracts 186–187.

Villegas, P.M., Umazano, A.M., Melchor, R.N. 2017. Abanicos aluviales y ríos asociados en los depósitos volcánoclasticos cretácicos del Miembro Las Plumas, cuenca de Somuncurá-Cañadón Asfalto, Argentina. 20° Congreso Geológico Argentino, Tucumán, ST 7, 122–124.

Villegas, P.M., Umazano, A.M., Melchor, R.N., Kataoka, K. 2019. Soft-sediment deformation structures in gravelly fluvial deposits: A record of Cretaceous seismic activity in Patagonia? *Journal of South American Earth Sciences* 90, 325–337. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.12.016>

Villegas, P.M., Umazano, A.M., Krause, J.M., Melchor, R.N., Bedatou, E. 2023. Paleosuelos volcánoclasticos de la Formación Cerro Barcino, Cretácico de Patagonia. En: Resúmenes 18° Reunión Argentina de Sedimentología, 9° Congreso Latinoamericano de Sedimentología. La Plata, Buenos Aires, 203 p.

Villegas, P.M., Umazano, A.M., Krause, J.M., Brea, M. 2024. Campanian conifer woods from Estancia La Aurora, Cañadón Asfalto Basin, Patagonia Argentina. *Cretaceous Research*, 105737. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105737>

Villegas, P., Umazano, A. 2024. Volcaniclastic sediment input and environmental responses of fluvial systems: exploring a Cretaceous example from Patagonia. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 31 (1), 13–4.

Villegas, P.M., Umazano, A.M., Melchor, R.N., Kataoka, K., Herazo, D.L., Hernández, J.I. En prensa. New U-Pb age from the Cretaceous Cerro Barcino Formation, Patagonia: stratigraphic and palaeoseismic implications. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*.

Volkheimer, W., Sepúlveda, E. 1976. Biostratigraphische Bedeutung und mikrofloristische Assoziation von *Cyclusphaera psilata* n.sp., einer Leitform aus der Unterkreide des Neuquén-Beckens (Argentinien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte* 2, 97–108.

Volkheimer, W., Gallego, O., Cabaleri, N.G., Armella, C., Narváez, P., Silva Nieto, D.G., Páez, M. 2009. Stratigraphy, palynology and conchostracans of a Lower Cretaceous sequence at the Cañadón Calcáreo locality, extra-andean central Patagonia: age and palaeoenvironmental significance. *Cretaceous Research* 30, 270–282. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.07.010>

Wang, S. 1965. Mesozoic and Tertiary Charophyta from Jinqian basin of Kansu province. *Acta Palaeontologica Sinica* 13, 485–499.

Wang, Z. 1981. Mesozoic Charophytes from Anhui and Zhejiang with its stratigraphic significance. *Acta Palaeontologica Sinica* 20 (4), 311–323.

Wang, Z., Huang, R.J., Wang, S. 1976. Mesozoic-Cenozoic charophytes of Yunnan Province. En: *Mesozoic Fossils of Yunnan Province* (Ed. Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences). Science Press, Beijing, 65–86.

Wang, Z., Lu, H.N. 1982. Classification and evolution of Clavatoraceae with notes on its distribution in China. *Bulletin Nanjing Institute of Geology and Palaeontology Chinese* 4, 77–104.

Wang, Z., Lu, H.N., Zhao, C.B. 1985. En: *Cretaceous Charophytes from Songliao Basin and Adjacent Areas* (Ed. Wang, T.Q.), Heilongjiang Scientific and Technical Publishing House, Harbin, 1–80.

Wang, Q.F., Gao, Q.Q., Lu, H.N., Cao, M.Z., Peng, J.L. 2000. Age of the Bashijiqike Formation from Kuche Foreland Basin, Xinjiang. *Journal of Stratigraphy* 25, 299–302.

Wang, Q.F., Yang, J.L., Lu, H.N. 2003. Some Early Cretaceous charophytes from Gaotai County, Gansu of NW China. *Acta Micropalaeontologica Sinica* 20, 187–198.

Woelders, L., Vellekoop, J., Kroon, D., Smit, J., Casadío, S., Prámparo, M.B., Dinarès-Turell, J., Peterse, F., Sluijs, A., Lenaerts, J.T.M., Speijer, R.P. 2017. Latest Cretaceous climatic and environmental change in the South Atlantic region. *Paleoceanography* 32, 466–483. <https://doi.org/10.1002/2016PA003007>

Worobiec, E. 2014. Fossil zygosporangia of Zygnemataceae and other microremains of freshwater algae from two Miocene palaeosinkholes in the Opole region, SW Poland. *Acta Palaeobotanica* 54, 113–157. <https://doi.org/10.2478/acpa-2014-0005>

Yang, J., Wang, Z.P., Wang, W.D. 2003. Charophyte fossils from the Saihantala Formation in Western Erlian Basin. *Petroleum Geology and Oilfield Development in Daqing* 22, 19–21.

Zalba, P., Conconi, M., Marisi, M., Manassero, M., Comerio, M. 2011. Dawsonite in tuffs and litharenites of the Cerro Castaño Member, Cerro Barcino Formation, Chubut Group (Cenomanian), Los Altares, Patagonia, Argentina. *The Canadian Mineralogist* 49, 503–520. <https://doi.org/10.3749/canmin.49.2.503>

Zavattieri, A.M., Escapa, I.H., Scasso, R.A., Olivera, D. 2010. Contribución al conocimiento palinoestratigráfico de la Formación Cañadón Calcáreo en su localidad tipo, provincia del Chubut, Argentina. 10° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 7° Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata. Sesiones Libres 388, 224 p.

Zavattieri, A.M., Gutiérrez, P.R., Monti, M. 2020. Middle Triassic freshwater green algae and fungi of the Puesto Viejo Basin, central-western Argentina: palaeoenvironmental implications. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 44(3), 430–459. <https://doi.org/10.1080/03115518.2020.1749302>

Zhang, J., Lenz, O.K., Wang, P., Hornung, J. 2021. The Eco-Plant model and its implication on Mesozoic dispersed sporomorphs for Bryophytes, Pteridophytes, and Gymnosperms. *Review of Palaeobotany and Palynology* 293, 104503. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2021.104503>

Zippi, P.A. 1998. Freshwater algae from the Mattagami Formation (Albian), Ontario: Paleoecology, botanical affinities, and systematic taxonomy. *Micropaleontology* 44 (1), 1–78. <https://doi.org/10.2307/1485998>

## **11-Financiamiento**

Esta tesis de doctorado fue financiada gracias a los siguientes proyectos, subsidios y ayudas económicas:

- Proyecto español CGL2015-69805-P, financiado por el MINECO y el Fondo Europeo de Desarrollo Regional (FEDER).
- UNPSJB CIUNPAT PI N°1110 “Micropaleontología del Cretácico en la Cuenca de Cañadón Asfalto”.
- UNPSJB CIUNPAT PI N°1351 “Paleobotánica y palinología del Cretácico Tardío/Paleoceno en el área del lago Colhué Huapi y las nacientes del río Chico”
- UNPSJB CIUNPAT PI N°1665 “Nuevos Aportes al estudio de los microfósiles y la paleoflora del Cretácico en la Provincia de Chubut”.
- Ayuda económica para estudiantes de Postgrado de la FCNyCS de la UNPSJB.
- Subsidio APA-Bunge-Born en la categoría de Estudiantes de Postgrado convocatoria 2019.
- Ayuda económica del Colegio Profesional de Geólogos de Chubut, convocatorias 2022 y 2023.

*Dream on until your dreams come true*



**Carrera de Doctorado en Geología**  
**Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud**

