

A VEGETAÇÃO NO SUL DA AMÉRICA PERSPECTIVA PALEOFLORÍSTICA

Robson Tadeu Bolzon
José Newton Cardoso Marchiori

Ao estudar a distribuição geográfica das plantas atuais, a Fitogeografia requer subsídios da Paleoflorística, ou seja, o conhecimento da distribuição geográfica dos fósseis vegetais e das mudanças verificadas nos diferentes táxons ao longo do tempo geológico. Verdadeiro registro da evolução das floras, os fósseis encontram-se em diferentes rochas sedimentares, compreendendo desde microfósseis, de tamanhos micrométricos a milimétricos, como os palinomorfos, especialmente pólenes e esporos, até megafósseis, como folhas, caules, raízes e estruturas reprodutivas.

Ilustração de abertura

Folha fóssil do gênero *Ginkgo*.
In: STEWART, W. N. &
ROTHWELL, G. W. *Paleo-
botany and the evolution of
plants*. Cambridge: University
Press, 1993. p. 388.

Sistemática Paleobotânica

A sistemática paleobotânica difere da utilizada para as plantas atuais. Como os fósseis usualmente consistem de fragmentos, raramente de vegetais completos, eles são classificados como gêneros de forma, sendo relativamente escassos os gêneros naturais conhecidos.

Para a preservação dos vegetais, as condições mais favoráveis são as de ambientes redutores, como as encontradas em lagos e pântanos estagnados. Quanto à fossilização, destacam-se, como principais tipos: a preservação inalterada, a carbonificação, a permineralização e a formação de moldes e impressões.¹

Fósseis inalterados são restos vegetais que apresentam elevado potencial de preservação e não sofreram mudanças químicas, como os fitólitos. Na carbonificação, o fóssil é transformado em carvão. As permineralizações incluem fósseis mineralizados, como as madeiras e troncos encontrados na Depressão Central gaúcha. Na formação de moldes e impressões, é a matriz, ou seja, os sedimentos que sepultaram o resto orgânico que formam a réplica, assumindo grande importância, neste caso, o tamanho da partícula sedimentar.

O intervalo de tempo mais importante para os vegetais vasculares corresponde aos últimos 450 M.a., ou seja, a partir do Neo-ordoviciano. Este intervalo está contido no Éon Fanerozóico, que compreende toda a história da Terra a partir do final do Proterozóico, abrangendo as eras Paleozóica, Mesozóica e Cenozóica. As eras e períodos do Fanerozóico foram originalmente definidos com base em fósseis e seus limites marcados por episódios de extinção ou pela diversificação dos principais grupos.

A idade de uma rocha pode ser absoluta ou relativa. A idade absoluta expressa-se em milhões de anos (M.a.). Quando em termos relativos, a idade é referida em Eras e Períodos: Era Mesozóica, Período Triássico etc.

Marcada por descontinuidades, a litosfera é formada de placas tectônicas que se movem ao longo do tempo, alterando a configuração dos continentes. A reconstituição de antigos continentes baseia-se em elementos paleoclimáticos. Deste modo, os carbonatos, os corais formadores de recifes e os evaporitos refletem condições paleoclimáticas tropicais ou subtropicais.² Os paleossolos calcários indicam condições áridas ou semiáridas; as dunas eólicas, condições secas; e as camadas vermelhas (*redbeds*) geralmente indicam climas quentes. Climats frios são inferidos por sedimentos

¹ SCHOPF, J. M. Modes of Fossil Preservation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 20, p. 27-53, 1975.

² PARRISH, J. T.; BARRON, E. J. Paleoclimates and Economic Geology. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists*, n. 18, p. 1-162, 1986.

e rochas formadas em condições glaciais, tais como: tilitos, diamictitos, pavimentos estriados e seixos facetados.

As rochas sedimentares constituem unidades litoestratigráficas, das quais a mais importante, denominada Formação, representa um conjunto relativamente homogêneo de rochas, com uma ou mais litofácies, mapeável na superfície ou subsuperfície terrestre (em escala 1:25.000), podendo ser dividida em membros. Um conjunto de formações geneticamente relacionadas corresponde a um Grupo. A determinação das unidades litoestratigráficas é definida pela categoria litoestratigráfica e por um nome, preferencialmente geográfico (por exemplo, Formação Santa Maria).

A Cronoestratigrafia classifica os estratos de acordo com a idade, enquanto a Geocronologia refere-se ao tempo, que é uma grandeza imaterial. A unidade cronoestratigráfica padrão corresponde ao Sistema. Os sistemas podem ser subdivididos em séries, as quais compreendem as rochas depositadas nas respectivas unidades geocronológicas, ou seja, em distintas épocas do tempo geológico. As séries são freqüentemente designadas com as subdivisões “inferior”, “médio” e “superior” dos sistemas, correspondendo às subdivisões “eo...”; “meso...” e “neo...” dos períodos. Por exemplo, durante o Eotriássico foi depositada a Série Triássico Inferior.

A Paleofitogeografia vale-se das mesmas unidades biogeográficas utilizadas em Fitogeografia. A mais significativa, denominada Província, corresponde a uma comunidade geográfica natural, cujas margens delimitam a amplitude da distribuição de algumas espécies próprias ou endêmicas. Em sentido amplo, o reconhecimento das distintas unidades biogeográficas baseia-se no grau de endemismo, incluindo, no sentido decrescente da percentagem de táxons endêmicos, as seguintes entidades: Reino ou Domínio; Região, Província e Subprovíncia.

A distribuição de espécies é determinada, influenciada ou regulada por barreiras geográficas, salientando-se a temperatura (incluindo as correntes marinhas e o gradiente latitudinal de temperatura), as barreiras físicas ou geográficas (presença de rios, desertos, mares e oceanos; oscilações do nível do mar; posição, configuração e número de continentes; presença e disposição de montanhas e cordilheiras), a natureza física do substrato ocupado pela biota, e as características biológicas do grupo estudado (fator endógeno, não ligado ao meio ambiente).

O espaço gaúcho mudou consideravelmente desde o Neo-siluriano (420 M.a.), idade dos primeiros registros de plantas vasculares continentais. Tais alterações incluem a configuração do continente, variações de latitude, além de mudanças no clima, nos ambientes e na composição da atmosfera. Neste intervalo de tempo, a maior parte do Rio Grande do Sul fazia parte da Bacia do Paraná, uma ampla região sedimentar da América do Sul, com rochas de idades entre o Neo-ordoviciano e o Neocretáceo³, cujos limites incluem porções territoriais do Brasil meridional, Paraguai oriental, nordeste da Argentina e norte do Uruguai, abrangendo uma área de 1.500.000 quilômetros quadrados. Situada inteiramente sobre a placa sul-americana, a Bacia do Paraná esteve ligada com o Panthalassa, a oeste, durante longos intervalos de tempo. Um grande golfo, onde adentravam águas oceânicas, individualizaram-na, posteriormente, como uma bacia interior, ao final do Paleozóico.

As mudanças que produziram as floras atuais tiveram início no Neojurássico.⁴ No intervalo de tempo entre o Neojurássico e o Recente ocorreram importantes eventos geológicos, biológicos e climáticos. No Rio Grande do Sul, os registros deste intervalo são envolvidos por incertezas quanto à idade, ao conteúdo fossilífero, bem como às mudanças no clima e no ambiente, entre outros aspectos. Desse modo, o conhecimento da Paleoflorística regional precisa de fundamentação em contexto mais amplo, que abrange a própria situação do Globo. Torna-se, portanto, indispensável a análise da florística na América e Hemisfério Sul.

Final da Era Mesofítica e origem das Angiospermas

A Era Mesofítica compreende o intervalo entre o início do Triássico e o Albiano (Cretáceo). O final da Era Mesofítica, entre o Neojurássico e o Eocretáceo, é caracterizado pela abertura do mar de Tethys para o oceano Paleopacífico. Modelos climáticos indicam um tipo de zonação climática distinta da atual, devido ao grande tamanho dos continentes, cujo interior experimentou maiores extremos sazonais do que áreas periféricas.⁵ A abertura do Tethys ocasionou a quebra do sistema monção do Pangea e a individualização de um novo padrão monção do Gondwana.⁶

Tanto o Jurássico como o Cretáceo têm sido considerados como períodos quentes, com intervalos de temperaturas baixas, de clima temperado em latitudes altas e intensa deposição de evaporitos. Existem, todavia, alguns indícios

³ MILANI, E. J. Geodinâmica Fanerozóica do Gondwana Sul-Occidental e a Evolução Geológica da Bacia do Paraná. In: HOLZ, M. & DE ROS, L.V. (ed.) *Geologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: CIGO/UFRGS, 2000. p. 275-302.

⁴ MEYEN, S. V. *Fundamentals of Palaeobotany*. London: Chapman & Hall, 1987. 432 p.

⁵ FRAKES, L. A.; FRANCIS, J. E. & SYKTUS, J. I. *Climate Modes of the Phanerozoic*. Melbourne: Cambridge University, 1994. 274 p.

⁶ PARRISH, J. T. Gondwanan Paleogeography and Paleoclimatology. In: TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. *Antarctic Paleobiology its Role in the Reconstruction of Gondwana*. New York: Springer-Verlag, 1990. p. 15-26.

⁷ FRAKES, L. A. *et al.* *Op. cit.*, 1994.

de que parte da Terra esteve totalmente fria durante este período.⁷ O registro de sedimentos glaciais em regiões de altas latitudes, em intervalos do final do Jurássico ao Eocretáceo, indicam, por exemplo, condições de resfriamento próximas aos pólos. O gradiente de temperatura equador-pólo, entretanto, parece ter sido maior do que previamente considerado. A marcada sazonalidade parece, igualmente, ter constituído uma característica climática deste intervalo de tempo.

A origem das Angiospermas é motivo de controvérsia. Todas as referências são unânimes em considerá-la anterior ao Cretáceo, pois o caráter especializado e surpreendentemente moderno de numerosos exemplares fósseis dessa época, indica um período mais antigo na escala geológica do tempo. O aparecimento das primeiras Angiospermas tem sido atribuído, por diferentes autores, ao início do Mesozóico, ou ao final do Paleozóico, com base nos dados obtidos em seqüências de nucleotídeos de DNA.⁸ Apesar da falta de evidências diretas, os fósseis do início do Mesozóico tem sido historicamente considerados como evidências de plantas com flores.

Até o momento, não é possível eleger-se um grupo primitivo como origem das Angiospermas. Diversas Pteridospermophytae do Paleozóico (Glossopteridales) ou do Mesozóico (Caytoniales), entre outras Gymnospermas (Cycadophytae – Bennetitales) e Gnetophytae, poderiam ter originado este grupo. O registro mais antigo corresponde a pólenes do Hauteriviano (123-117 M.a. – Eocretáceo) de Israel.⁹ As flores mais antigas, com idade de 120 M.a., foram encontradas em Melbourne, Austrália.¹⁰

Em rochas do Cretáceo Inferior, foram registradas Angiospermas em diferentes partes do mundo, de leste a oeste e de norte a sul.¹¹ Nas palinofloras, os pólenes de Angiospermas são elementos dominantes em associações de baixas latitudes e pouco dominantes de médias para altas latitudes. Pólenes de Angiospermas são registrados inicialmente em associações do Barremiano da Argentina, sendo elementos importantes nas associações do Aptiano.¹² As primeiras evidências da dispersão das plantas com flores vinculam-se a áreas costeiras de continentes em processo de separação (deriva), a locais onde montanhas estavam surgindo ou onde mares rasos e lagos estavam sendo soterrados por cinza e lama. Nestes habitats perturbados, plantas herbáceas de crescimento rápido e vida curta tinham oportunidade de se estabelecer, espalhando-se ao longo de regiões costeiras. As primeiras Angiospermas já dispunham de formas variadas de polinização: pela água, vento e animais.

⁸ TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. New York: Prattice Hall, 1993. 939 p.

⁹ TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. *Op. cit.*, 1993.

¹⁰ RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. *Biologia Vegetal*. Rio de Janeiro: Koogan, 1996. 728 p.

¹¹ DILCHER, D. L. Lower Cretaceous Angiosperms, their Evolution and Diversity. *Revista Universidade de Guarulhos, Geociências V*, (edição especial), p. 251. 2000.

¹² SCOTT, W. L. & HANSDIETER, S. Mesozoic and Early Cenozoic Terrestrial Ecosystems. *In*: BEHRENSMEYER, A.K. *et al.* *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. Chicago: Chicago Press, 327-416p.

O registro polínico e de megafósseis mostra diferentes padrões nas primeiras Angiospermas. As formações Yxian, na China, e Santana, no Brasil, datadas do início da história do grupo, contêm fósseis de Angiospermas providos de grandes estruturas reprodutivas e flores provavelmente vistosas. Os da Formação Santana, que incluem diversas Licophyta, Sphenophyta, Pteridophyta, grupos gimnospérmicos e Angiospermas, também indicam uma estreita relação entre as plantas da África e da América do Sul, durante o Cretáceo.

As unidades paleoflorísticas do Mesozóico têm sido delimitadas paralelamente às linhas de latitude, considerando que as mudanças climáticas, através dos continentes, eram influenciadas principalmente por gradientes latitudinais de temperatura.¹³ Durante o Mesojurássico, as floras do Hemisfério Norte e do Gondwana adquiriram características semelhantes, devido ao estabelecimento de um clima quente e úmido em todo o globo.¹⁴ As unidades florísticas deste intervalo são de difícil delimitação devido ao cosmopolitismo de muitos táxons.

No final do Jurássico e início do Cretáceo dominavam Pteridophyta (samambaias), Coniferophyta e Cycadophyta, tanto em baixas quanto em altas latitudes, em ambos os hemisférios.¹⁵ Devido à sua composição, que inclui Cycadophyta, bem como à dispersão latitudinal, estas floras são interpretadas como indicadoras de clima temperado-quente, com verões quentes.¹⁶ Uma nova interpretação, com base em vegetação florestal na Austrália, sugere, entretanto, a vigência de clima temperado-frio extremamente sazonal, com a ocorrência de gelo no inverno. Numerosas Pteridospermophyta, Cycadophyta (Cicadales e Bennetiales) e Coniferophyta demonstram adaptações ao ambiente pela aquisição de caracteres xerofíticos, como redução do limbo foliar, proteção dos aparatos estomáticos ou presença de pequenas folhas esféricas, muitas vezes com uma convergência morfológica entre gêneros e espécies de diferentes famílias.¹⁷ A presença de floras fósseis em altas latitudes parece indicar que os climas polares eram, então, uniformemente quentes. Própria das altas latitudes, esta associação é encontrada nos continentes gondwânicos da Índia, América do Sul, Austrália e Antártica, além de regiões ao norte. Apesar de cada hemisfério conter elementos do outro, as floras do sul parecem ter consistido principalmente de tipos ancestrais da moderna vegetação austral, incluindo as Podocarpaceae e Araucariaceae, enquanto, na vegetação do Norte, dominou a extinta família das Cheirolepidiaceae (Coniferophyta).¹⁸

¹³ FRAKES, L. A. *et al.* *Op. cit.*, 1994.

¹⁴ MEYEN, S. V. *Op. cit.*, 1987.

¹⁵ FRAKES, L. A. *et al.* *Op. cit.*, 1994.

¹⁶ FRAKES, L. A. *et al.* *Op. cit.*, 1994.

¹⁷ BARALE, G. The Evolution of Fossil Floras from Upper Triassic/Lower Cretaceous in the Euro-Sinian Area on the Border of Thetys. *In*: International Conference on Late Palaeozoic and Mesozoic Floristic Change, Cordoba, Abstracts... Cordoba, 1990. p. 2.

¹⁸ FRAKES, L. A. *et al.* *Op. cit.*, 1994.

Nos momentos iniciais do grande ciclo geotectônico que levou à desagregação mesozóica do supercontinente Pangea, o interior do Gondwana vivenciou condições desérticas.¹⁹ As rochas sedimentares, que indicam ambientes desérticos, dificilmente apresentam fósseis vegetais, não apenas pela adversidade à vida vegetal como, também, pela vigência de condições desfavoráveis à fossilização.

No Jurássico, ocorreram erosões em ampla escala na Bacia do Paraná, marcadas pela lacuna no seu registro estratigráfico. No Rio Grande do Sul, as formações Guará, Botucatu e Serra Geral representam parte do Jurássico e do Cretáceo.

A Formação Guará aflora na região oeste da Depressão Periférica, em uma faixa que se estende do município de Jaguari até Santana do Livramento. O mais provável é que esta sedimentação tenha ocorrido ao final do Jurássico.²⁰ Os arenitos fluviais apresentam um padrão de paleocorrente bastante consistente para o sul, ao contrário dos depósitos fluviais das unidades subjacentes, que mostram um sentido de paleocorrente para norte. A distribuição faciológica da seqüência sugere um depocentro em direção ao Uruguai. A paleocorrente do sistema fluvial, direcionada para o sul, indica uma mudança significativa no eixo deposicional da bacia.

A Formação Serra Geral constitui o maior registro ígneo continental da Terra.²¹ A alternância entre os primeiros derrames e o final da acumulação de eolianitos da Formação Botucatu, indica que o campo de dunas conviveu durante algum tempo com o vulcanismo, até que o completo soterramento pelas rochas basálticas impediu definitivamente sua manutenção. Estas duas formações afloram na porção centro-norte do Rio Grande do Sul.²²

Os arenitos da Formação Botucatu mostram uma área aflorante reduzida, ocorrendo em uma faixa leste-oeste, do Município de Torres até Jaguari, de onde inflete para o sul, estendendo-se até Santana do Livramento (Rio Grande do Sul). Nos arenitos eólicos são encontradas pegadas fósseis de dinossauros, terápsidos e mamíferos. Nestes arenitos, o padrão de paleoventos é unidirecional, para o NE.²³

As rochas ígneas decrescem de idade para cima, refletindo o processo de empilhamento, em direção à superfície. As manifestações mais antigas da Serra Geral ocorreram a noroeste (Pontal do Paranapanema, São Paulo), com idades entre $136,6 \pm 1,5$ M.a. e $130,8 \pm 0,6$ M.a., enquanto as mais jovens estão a sudeste (amostras de superfície no Uruguai), com idade de $126,8 \pm 2,0$ M.a..²⁴ Este magmatismo, portanto, durou entre 8 e 11 milhões de anos.

¹⁹ MILANI, E. J. *Op. cit.*, 2000.

²⁰ SCHERER, C. M. S.; FACINI, U. F. & LAVINA, E. L. Arcabouço Estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: HOLZ, M. & DE ROS, L. V. (ed.) *Geologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: CIGO/UFRGS, 2000. p. 335-354.

²¹ MILANI, E. J. *Op. cit.*, 2000

²² SCHERER, C. M. S. *et al. Op. cit.*, 2000.

²³ SCHERER, C. M. S. *et al. Op. cit.*, 2000.

²⁴ TURNER *et al.*, 1994, in MILANI, E. J. 2000. *Op. cit.*

O registro geológico representado pelas formações Guará, Botucatu e Serra Geral demonstram que a paleofisiografia do Rio Grande do Sul e da Bacia do Paraná sofreu grande alteração ao final da Era Mesofítica. Esta mudança na paisagem é, igualmente, comprovada pelo padrão de drenagem dos rios.

Entre 225 e 115 M.a., teve início a alteração na drenagem dos rios do sul da América do Sul, que foi concluída somente após a completa separação entre a América do Sul e a África, há 100 M.a.²⁵ Os depósitos fluviais das unidades subjacentes à Formação Guará mostram um sentido de paleocorrente para o norte, enquanto os arenitos fluviais desta formação apresentam um padrão de paleocorrente bastante consistente para o sul.²⁶ O estuário do rio de La Plata também está relacionado com a separação da América do Sul e África, tendo surgido entre o Neojurássico e o Eocretáceo.²⁷

No Rio Grande do Sul, a paleofisiografia mudou sensivelmente ao final da Era Cenofítica, propiciando, em consequência, novas barreiras físicas para a distribuição e dispersão das floras. Com o predomínio de ambientes áridos e desérticos, o padrão de paleoventos das dunas eólicas foi inicialmente bidirecional, um para SE e outro para NE (Formação Guará), e posteriormente unidirecional para NE (Formação Botucatu).²⁸

O vulcanismo, ocorrido entre Berriasiano e o Valangiano, afetou a distribuição dos táxons. Nas baixas e médias latitudes, as associações palinológicas indicam Angiospermas com polinização pela água, vento e animais. Após o vulcanismo, houve a colonização da área por táxons ancestrais da moderna vegetação austral, incluindo Coníferas e, provavelmente, as primeiras Angiospermas, que então se dispersaram pelos habitats perturbados.

A Era Cenofítica

A Era Cenofítica (Cenomaniano ao Recente) é marcada por uma notável diversificação das Angiospermas, que passaram a ocupar os mais diferentes ecossistemas do planeta. O início desta era indica uma tendência de modernização da vida terrestre animal e vegetal.

O clima da Terra esfriou gradualmente do Neocretáceo até o Recente.²⁹ Ocorreram vários pulsos de aquecimento e resfriamento, com o declínio da temperatura no limite Eoceno-Oligoceno e ao final do Mioceno Médio, além de fases de aquecimento no Eoceno (figura 1). As mudanças nestes períodos incluíram o aumento da zonação

²⁵ POTTER, P. E. The Mesozoic and Cenozoic Paleodrainage of South America: a Natural History. *Journal of South American Earth Science*, v. 10, n. 5-6, p. 331-344, 1998.

²⁶ SCHERER, C. M. S.; FACCINI, U. F. & LAVINA, E. L. *Op. cit.*, p. 335-354.

²⁷ POTTER, P. E. *Op. cit.* p. 331-344, 1998.

²⁸ SCHERER, C. M. S.; FACCINI, U. F. & LAVINA, E. L. *Op. cit.*, p. 335-354.

²⁹ FRAKES, L. A. *et al.* *Op. cit.*, 1994.

climática e o estabelecimento da estratificação térmica nos oceanos. Algumas destas grandes alterações estão relacionadas com o isolamento da Antártica. Apesar das associações de plantas fósseis indicarem temperaturas continentais geralmente um pouco mais altas do que os dados de isótopos obtidos nos oceanos, elas também refletem uma tendência geral de resfriamento.

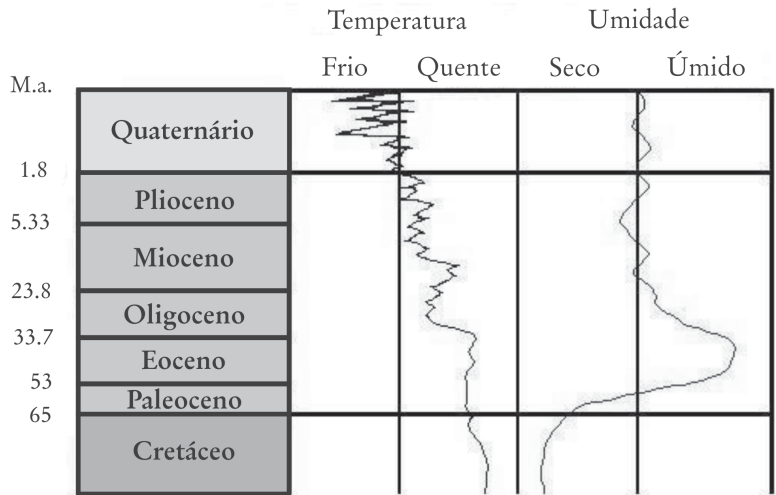


Figura 1: Mudanças climáticas no Cenozóico (modificado de FRAKES, L. A. 1979).

Os eventos tectônicos foram importantes no desenvolvimento da história climática da Era Cenozóica, incluindo, além das mudanças na circulação, a abertura de passagens oceânicas e alterações na paleogeografia e na topografia. O movimento para o norte dos continentes integrantes do Gondwana eliminou a Corrente Circum-equatorial, pelo fechamento do Caribe, do Tethys e do oceano entre a Austrália e a Indonésia.³⁰ Estas correntes equatoriais, que tinham estabilizado várias outras correntes pequenas nos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico, mantinham o Continente Antártico relativamente aquecido durante a Era Mesozóica e início da Era Cenozóica. Em consequência, aumentaram as capas de gelo na Antártica durante o Neógeno e as temperaturas provavelmente continuaram em declínio, em todo o planeta.³¹ Depois da formação da Corrente Circumpolar Antártica, outra importante característica nos oceanos modernos foi a separação entre o Atlântico e o Pacífico, pelo surgimento do Istmo do Panamá, ocorrido provavelmente no Plioceno. A Corrente do Golfo acabou restrita³² e, com o fechamento da comunicação entre o

³⁰ ROGERS, J. J. W. *A History of the Earth*. Cambridge: Cambridge University, 1994. 312 p.

³¹ ROGERS, J. J. W. *Op. cit.*, 1994.

³² FRAKES, L. A. *et al. Op. cit.*, 1994.

Atlântico e o Pacífico, as correntes superficiais quentes passaram a circular nos oceanos, atraindo calor e umidade das altas latitudes do norte e auxiliando no desenvolvimento da capa de gelo no Pólo Norte. Este isolamento permitiu a formação da Corrente de Água Profunda do Atlântico Norte.³³ O movimento desta corrente é responsável pelos ventos dos oceanos e a sua circulação contínua, através das latitudes, diminuiu os gradientes de temperatura.

A América do Sul permaneceu ligada ao Gondwana Ocidental durante toda a primeira terça parte do tempo de evolução das Angiospermas³⁴, possibilitando, durante o Cretáceo, a migração de espécies da América do Sul para a Antártica e, possivelmente, através da Ásia e da Austrália³⁵. A separação entre a Austrália e a Antártica teve início no Neocretáceo. As possibilidades de intercâmbio florístico, através de ilhas, pode, todavia, ter persistido até o Eoceno Inicial.³⁶

O final do Cretáceo foi marcado por um grande rebaixamento do nível do mar e por uma extinção em massa. No Hemisfério Sul, os registros indicam alterações menos drásticas do que no Hemisfério Norte, onde as Angiospermas foram substituídas por uma vegetação de baixa diversidade florística, dominada por samambaias. Em rochas sedimentares marinhas da plataforma das Ilhas Seymour (Antártida), por exemplo, as palinofloras não evidenciam extinções no intervalo Cretáceo/Terciário, indicando a presença de florestas de coníferas, com Podocarpáceas, samambaias e várias Angiospermas, inclusive *Nothofagus*.³⁷

No início do Cenozóico houve a separação das Proto-Antilhas, pelo deslocamento da América do Sul, para oeste, e da América do Norte, em direção sudoeste, favorecendo a diferenciação das respectivas floras.³⁸

A fauna de mamíferos do Cenozóico sul-rio-grandense demonstra que as condições climáticas eram distintas da atual, com o predomínio de clima subtropical e vegetação baseada em campos, florestas úmidas de terras altas e florestas de galeria.³⁹

Durante o Paleoceno, a chamada “Flora Neotropical” estendeu-se por quase toda a América do Sul.⁴⁰ Ao norte do continente, os elementos tropicais já mostravam nítidos indícios de diferenciação em relação à África, apesar da persistência de elementos comuns.⁴¹ Na província Argentina de Rio Negro, a rica flora paleocênica de Rio Pichileufu (41°S) compreende mais de 100 espécies, incluindo *Zamia terciaria*, *Ginkgo patagonica*, espécies de *Araucaria*, de *Fitzroya*, de *Libocedrus* e de *Podocarpus*, diversas samambai-

³³ ROGERS, J. J. W. *Op. cit.*, 1994.

³⁴ RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I. Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 61, n. 3, p. 539-673. 1974.

³⁵ HILL, R. S. & SCRIVEN, L. J. The Angiosperm-Dominated Woody Vegetation of Antarctica: Review. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 86, p. 175-198. 1995.

³⁶ RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I. History of the Flora and Fauna of Latin America. *American Scientist*, v. 63, p. 420-429. 1975.

³⁷ WING S. L. & SUES, H. D. Mesozoic and Early Cenozoic Terrestrial Ecosystems. In: BEHRENSMEYER, A. K.; DAMUTH, J. D.; DIMICHELE, W. A.; POTTS, R.; SUES, H. D. & WING, S. L. (ed.). *Terrestrial Ecosystems Through Time*. Chicago: University of Chicago, 1992. p. 327-416.

³⁸ GENTRY, A. H. Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical Connections between Central and South America, Pleistocene Climatic Fluctuations, or an Accident of the Andean Orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 69, n. 3, p. 557-593. 1982.

³⁹ OLIVEIRA, E. V. & LAVINA, E. L. Mamíferos – Protagonistas dos Tempos Modernos. In: HOLZ, M. E. & DE ROS, L. F. (ed.) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: CIGO/UFRGS, 2000. p. 376-397.

⁴⁰ ROMERO, E. J. *Op. cit.*, 1986.

⁴¹ RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I. *Op. cit.*, 1975.

as arborescentes e numerosas Angiospermas, pertencentes às famílias Anacardiaceae (*Astronium*, *Schinus*), Apocynaceae (*Allamanda*, *Plumeria*), Araliaceae (*Oreopanax*), Asclepiadaceae, Bignoniaceae, Burseraceae, Buxaceae, Celastraceae, Cochlospermaceae, Dilleniaceae (*Tetracera*), Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Hippocrateaceae, Icacinaceae, Lauraceae (*Nectandra*, *Phoebe* etc.), Leguminosae (*Cassia*, *Dalbergia*, *Inga* etc.), Malpighiaceae, Meliaceae (*Cedrela*, *Trichilia*), Monimiaceae, Moraceae (*Ficus*), Myristicaceae, Myrsinaceae, Myrtaceae, Nyctaginaceae, Polygonaceae, Proteaceae (*Embothrium*, *Lomatia*), Rubiaceae, Rutaceae, Sapindaceae (*Cupania*, *Paullinia*, *Sapindus*), Sapotaceae, Sterculiaceae (*Buettneria*, *Sterculia*), Styracaceae, Symplocaceae, Tiliaceae, Ulmaceae e Winteraceae.⁴² Na Província de Chubut, Argentina (43°40'S – 67°45'W), a análise de lenhos fósseis de Dicotiledoneae, das famílias Elaeocarpaceae, Rutaceae, Cunoniaceae, Rhizophoraceae e Euphorbiaceae, mostrou que a associação fóssil reúne elementos austrais e tropicais, constituindo uma “paleoestação” intermediária entre os Andes Austrais e o sudeste do Brasil.⁴³ Essencialmente arbórea e estratificada, esta associação assemelha-se a uma floresta-de-galeria. Na Patagônia (46°S), o clima subtropical úmido favoreceu a coexistência de vegetações distintas, como mangue, floresta pantanosa, floresta tropical pluvial, floresta pluvial de montanhas e savanas.⁴⁴ Na região central e setentrional da Patagônia, o registro de frutos e caules de palmeiras, indicam a vigência de clima quente.⁴⁵ Elementos da flora tropical alcançavam a ilha da Terra do Fogo, no extremo sul da América; o continente antártico, por sua vez, achava-se parcialmente coberto por florestas temperadas.⁴⁶

Ao longo do Paleoceno e do Eoceno, a flora sul-americana permaneceu fundamentalmente distinta em relação à da América do Norte, apesar da existência de um cordão de ilhas entre os dois continentes.⁴⁷ Com relação à Austrália e à Antártida, a flora paleocênica sul-americana revela similaridades, indicando a persistência do intercâmbio de espécies de clima temperado entre os continentes gondwânicos.⁴⁸

Do Paleoceno Final ao Eoceno Médio, a parte sul do continente acabou revestida por uma flora mista, com elementos de clima subtropical a temperado-frio, compondo vegetações mais abertas e adaptadas à seca.⁴⁹ Ao longo do litoral, as floras eocênicas da América do Sul e da África continuavam similares, apesar do distanciamento crescente dos continentes.⁵⁰

⁴² MEYEN, S. V. *Op. cit.*, 1987.

⁴³ PETRIELLA, B. Estudio de Maderas Petrificadas del Terciario Inferior del Area Central de Chubut (Cerro Bororo). *Revista del Museo de La Plata*, v. 6, n. 41, p. 159-254, 1972.

⁴⁴ SOMOZA, R.; CLADERA, G. & ARCHANGELSKY, S. Una Nueva Tafoflora Paleocena de Chubut, Patagonia, su Edad y Ambiente de Deposición. In: Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 6, Trelew, 1995. *Actas...* Trelew, p. 265-269. 1995.

⁴⁵ VOLKHEIMER, W. Aspectos Paleoclimatológicos del Terciario Argentino. *Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*, v. 1, n. 8, p. 243-262, 1971.

⁴⁶ SOMOZA, R.; CLADERA, G. & ARCHANGELSKY, S. *Op. cit.*

⁴⁷ GENTRY, A. H. *Op. cit.*, 1982.

⁴⁸ RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I. *Op. cit.*, 1975.
HILL, R. S. & SCRIVEN, L. J. *Op. cit.*, 1995.

⁴⁹ ROMERO, E. J. Paleogeología y Paleofitografía de las Tafofloras del Cenofítico de Argentina y Areas Vecinas. *Ameghiniana*, v. 15, n. 1/2, p. 209-228, 1979.

⁵⁰ RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I. *Op. cit.*, 1975.

Durante o Eoceno verificou-se uma intensa migração de espécies da América do Sul para o norte. Acredita-se que numerosos gêneros representados nas floras subtropicais norte-americanas, tanto atual, como do Terciário, são de origem austral, principalmente nas famílias Balanophoraceae, Begoniaceae, Bromeliaceae, Cannaceae, Chloranthaceae, Cochlospermaceae, Combretaceae, Cunoniaceae, Elaeocarpaceae, Flacourtiaceae, Gesneriaceae, Myrsinaceae e Proteaceae.⁵¹

Na Província de Chubut, Argentina (45°40'S-67°20'W), o estudo de uma Lauraceae do Eoceno e sua comparação com gêneros atuais, encontrados em regiões tropicais e subtropicais, sugere, neste período, a ocorrência de floresta temperada e chuvas provavelmente abundantes.

Na província argentina de Santa Cruz, a flora eocênica de Rio Turbio, composta por mais de 90 espécies, distribuídas em cerca de 50 gêneros, indica a vigência de um clima temperado frio e úmido⁵², reunindo elementos nitidamente antárticos (*Nothofagus*, *Saxegotheopsis*, *Embothriophyllum*, *Roophyllum*) e gêneros neotropicais ou tropical-cosmopolitas, como *Annona*, *Bignonia*, *Buettneria*, *Cupania*, *Nectandra* e *Phoebe*⁵³.

A partir do Eoceno Médio, bem como ao longo do Oligoceno, a América do Sul vivenciou um clima frio e/ou sazonal.⁵⁴ O final do Eoceno foi marcado por mudanças significativas na vegetação e pela perda de diversidade taxonômica nas florestas de média e alta latitudes.⁵⁵ Na Província de Santa Cruz, Argentina, a descrição de uma espécie de *Nothofagoxylon* (Eoceno Médio a Final), corrobora com a teoria da expansão para o norte das espécies precursoras de *Nothofagus*.⁵⁶ Na Província de Chubut, um lenho fóssil de Lauraceae do Terciário Inicial (Eoceno) está relacionado com representantes de florestas subtropicais, de clima relativamente estável ao longo do ano.⁵⁷ Na Patagônia, tornaram-se abundantes os elementos da paleoflora antártica, incluindo *Nothofagus*, *Araucaria* e *Lomanites*, indicando uma floresta mesofítica, de clima frio e úmido.

No intervalo Eoceno-Oligoceno (em torno de 38 M.a.), isótopos de oxigênio – de microfósseis marinhos indicam um resfriamento de 5°C interpretado como decorrência de uma redução de temperatura nas águas superficiais e profundas da Antártica –, bem como a formação das primeiras geleiras. O referido intervalo também está associado ao desenvolvimento de uma vegetação adaptada à grandes oscilações da temperatura média anual.⁵⁸

⁵¹ MEYEN, S. V. *Op. cit.*, 1987.

⁵² ROMERO, E. J. *Op. cit.*, 1986.

⁵³ MEYEN, S. V. *Op. cit.*, 1987.

⁵⁴ ROMERO, E. J. *Op. cit.*, 1986.

⁵⁵ WING, S. L. & SUES, H. D. *Op. cit.*, 1992.

⁵⁶ ANCIBOR, E. Determinación Xilológica de la Madera Fossil de una Fagacea de la Formación Rio Turbio (Eoceno), Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, v. 27, n. 1/2, p. 179-184, 1990.

⁵⁷ BREA, M. *Ulmium chubutense* n. sp. (Lauraceae), Leño Permineralizado del Terciario Inferior de Bahia Solano, Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, v. 32, n. 1, p. 19-30, 1995.

⁵⁸ FRANKS, L. A. *et al.* *Op. cit.*, 1994.

No Oligoceno Final, a abertura da passagem de Drake, entre a península Antártica e a América do Sul, possibilitou o desenvolvimento da corrente marítima Antártica.⁵⁹ No Mioceno, extinguiu-se o contato entre a América do Sul e a Austrália, através da Antártica, pois este último continente, tendo alcançando sua atual posição polar, foi recoberto por espessas capas de gelo, encerrando o intercâmbio florístico entre as terras austrais. Este fato explicaria a estreita relação da flora austral-antártica nos territórios que formavam o sul do Gondwana.⁶⁰ A acentuação desta corrente de águas geladas, durante o Mioceno e o Plioceno, determinou o esfriamento de boa parte do continente sul-americano, acarretando importantes alterações florísticas.⁶¹ Ainda durante o Oligoceno Final, bem como ao longo do Mioceno, deu-se a segunda fase de soerguimento dos Andes⁶², responsável por mudanças climáticas que levaram à desertificação da Patagônia, bem como ao aparecimento das florestas secas e dos precursores do pampa, fazendo retroceder as savanas em direção ao norte do continente⁶³. A partir do Mioceno Médio, são abundantes os registros do avanço de geleiras na Cordilheira Patagônica.⁶⁴

Durante o Mioceno, entre a Argentina e o Uruguai corria o paleo-rio Paraná, embora muito menor do que hoje e fluindo para o sul, onde pequenos rios seguiam a oeste para o mar, localizados em bacias como as de Colorado e São Jorge.⁶⁵ A elevação dos Andes, durante o Mioceno Médio e Final, deu origem ao atual rio Paraguai.⁶⁶

Relativamente escassos na América do Sul, os registros do Mioceno e do Plioceno refletem uma flora similar à atual, tanto em regiões subtropicais como temperado-frias.⁶⁷ Algumas floras do Mioceno registram florestas úmidas em áreas atualmente áridas. No platô boliviano, as assembléias fósseis de Pislipampa e Potosi reúnem gêneros nitidamente tropicais, como *Annona*, *Bauhinia*, *Cassia*, *Dalbergia*, *Drepanocarpus*, *Euphorbia*, *Heliconia*, *Inga*, *Jacaranda*, *Pithecolobium*, *Protium*, *Sideroxylum* e *Terminalia*, indicando uma elevação local de pelo menos 2.000 metros, nos últimos 5 a 7 milhões de anos.⁶⁸ Na Província de Salta (Argentina), em latitude de aproximadamente 25°S, as folhas de Angiospermas da Formação Palo Pintado, datadas do Mioceno Final, reforçam a hipótese de que a vegetação fóssil desenvolveu-se em clima subtropical até tropical e que suas espécies apresentam maior afinidade com a atual província fitogeográfica Paranaense.⁶⁹ Esta tendência para famílias e gêneros botânicos também é confirmada no contexto florístico de Villa Urquiza (Mioceno Final), na Província de Entre Rios (Argentina).⁷⁰

⁵⁹ HILL, R.S. & SCRIVEN, L. J. *Op. cit.*, 1995.

⁶⁰ VAN DER HAMMEN, T. South America. In: HUNTLEY, B. & WEBB, T. (eds.) *Vegetation History*. Dordrecht: Kluwer, 1988. p. 307-337.

⁶¹ RAVEN, P.H. & AXELROD, D. I. *Op. cit.*, 1974.

⁶² MARSHALL, L. G. & CIFELLI, R. L. *Op. cit.*, 1990.

⁶³ MARSHALL, L. G. & CIFELLI, R. L. *Op. cit.*, 1990.

⁶⁴ RABASSA, J. & CORONATO, A. Late Cainozoic Glaciations in Southernmost South America: na updated review. In: Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário, 6, Reunião sobre o Quaternário da América do Sul, Curitiba, *Resumos Expandidos...*, Curitiba: ABEQUA, p. 233-238. 1997.

⁶⁵ POTTER, P. E. *Op. cit.*, 1998.

⁶⁶ POTTER, P. E. *Op. cit.*, 1998.

⁶⁷ ROMERO, E. J. *Op. cit.*, 1979.

⁶⁸ MEYEN, S. V. *Op. cit.*, 1987.

⁶⁹ ANZÓTEGUI, L. M. Hojas de Angiospermas de la Formación Palo Pintado, Mioceno Superior, Salta, Argentina. Parte I: Anacardiaceae, Lauraceae y Moraceae. *Ameghiniana*, v. 35, n. 1, p. 25-32, 1998.

⁷⁰ ACEÑOLAZA, P. G. & ACEÑOLAZA, F. G. Imprints Foliar de una Lauraceae en la Formación Paraná (Mioceno Superior), en Villa Urquiza, Entre Rios. *Ameghiniana*, v. 33, n. 2, p. 155-159, 1996.

Na província argentina de Tucumán (aproximadamente 26°30'S-66°W), por sua vez, um lenho do Plioceno, reconhecido como pertencente à Família Leguminosae, sugere a vigência de um clima com estações mais definidas que atualmente, representado por bosques xerófilos.⁷¹ No Plioceno (provavelmente Final) da Província de Entre Rios, os espécimes estudados inserem-se nas famílias Anacardiaceae e Leguminosae.⁷²

Durante o Plioceno, o continente da América do Norte uniu-se à América do Sul pelo Istmo do Panamá, pondo fim a uma das mais importantes barreiras cenozóicas para as biotas americanas.⁷³ O intercâmbio de espécies vegetais entre os dois continentes, resultante desta ligação, tornou-se um dos eventos mais importantes para a definição dos atuais padrões fitogeográficos da Flora Neotropical.⁷⁴ Desprovida de elementos próprios, a flora da América Central resulta de elementos boreais (*Pinus* e *Quercus*, por exemplo) e, principalmente tropicais, oriundos do sul do México e Amazônia.⁷⁵

A “ponte centro-americana” viabilizou a migração norte-sul de diversos táxons holárticos, notadamente das famílias Berberidaceae (*Berberis*), Betulaceae (*Alnus*), Caprifoliaceae (*Lonicera*, *Sambucus*), Fagaceae (*Quercus*), Juglandaceae (*Juglans*) e Myricaceae (*Myrica*), possibilitando sua distribuição até o sul da Argentina e Chile, através da Cordilheira dos Andes⁷⁶, bem como aos pontos mais altos do planalto sul-brasileiro.

O início do Plioceno foi marcado por deterioração climática⁷⁷ e conseqüente redução de diversidade taxonômica⁷⁸. Os registros isotópicos no Hemisfério Sul indicam um intervalo frio entre 3.2 e 2.7 milhões de anos, coincidindo com a expansão das calotas de gelo na Antártica, confirmadas por vários indicadores de clima árido e/ou frio, na seqüência estratigráfica do pampa argentino.⁷⁹

No Plioceno, a floresta temperada dos Andes austrais sobreviveu apenas na parte oeste da cordilheira, enquanto a leste da mesma predominavam vegetações de estepe e savana, como observado atualmente na Patagônia.⁸⁰

Na região de Uruguaiana, Estado do Rio Grande do Sul, os lenhos fósseis de Dicotyledoneae do Plioceno-Pleistoceno Inicial inserem-se nas famílias Myrtaceae e Leguminosae.⁸¹ Afins a táxons atuais, que habitam preferentemente a Floresta Estacional sul-brasileira, tais fósseis indicam um clima quente e úmido e vegetação comparável a uma Floresta de Galeria.

⁷¹ MENÉNDEZ, C. A. Leño Petrificado de una Leguminosa del Terciario de Tio-punco, Provincia de Tucumán. *Ameghiniana*, v. 2, n. 7, p. 121-129, 1962.

⁷² LUTZ, A. I. Maderas de Angiospermas (Anacardiaceae y Leguminosae) del Plioceno de la Provincia de Entre Rios, Argentina. *Revista de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (FACENA)*, v. 3, p. 39-63, 1979.

⁷³ WEBB, S. D. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, v. 17, n. 3, p. 266-280, 1991.

⁷⁴ GENTRY, A. H. *Op. cit.*, 1982.

⁷⁵ RIZZINI, C. T. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural, 1979. 747 p.

⁷⁶ MEYEN, S. V. *Op. cit.*, 1987.

⁷⁷ TONNI, E. P.; ALBERDI, M. T.; PRADO, J. L.; BARGO, M. S. & CIONE, A. L. Changes of Mammal Assemblages in the Pampean Region (Argentina) and their Relation with the Pliocene-Pleistocene Boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 95, p. 179-194, 1992.

⁷⁸ POTTS, R. & BEHRENSMEYER, A. K. *Op. cit.*, 1992.

⁷⁹ TONNI, E. P.; ALBERDI, M. T.; PRADO, J. L.; BARGO, M. S. & CIONE, A. L. *Op. cit.*, 1992.

⁸⁰ MEYEN, S. V. *Op. cit.*, 1987.

⁸¹ BOLZON, R. T.; GUERRA-SOMMER, M. & MARCHIORI, J. N. C. Associação de lenhos fósseis de uma Floresta de Galeria no Cenozóico do Rio Grande do Sul. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1999, Crato. *Boletim de Resumos*. Crato, URCA, 1999. v. 1. p. 28-28.

O período Quaternário, iniciado a 1.8 M.a., corresponde ao momento atual. Durante este tempo, o clima global experimentou flutuações dramáticas, com glaciações periódicas em altas latitudes, acompanhando as mudanças no nível do mar, a produtividade da biosfera, bem como a química da atmosfera e dos oceanos. Intervalos de aproximadamente 100 mil anos e com temperaturas muito baixas (glaciações) intecaram-se com tempos mais quentes (interglaciais) e de menor duração (cerca de 20 mil anos). Durante o último 0,6 M.a., as maiores mudanças ambientais estão associadas às variações do clima, entre os estágios glacial e interglacial, principalmente com relação ao volume do gelo, ao nível do mar, à temperatura, à concentração de CO₂ atmosférico, à distribuição geográfica de plantas e animais, e aos modelos de circulação oceânica e atmosférica.⁸²

O conhecimento da vegetação sul-americana durante o Plioceno Final e o Quaternário baseia-se principalmente em pólenes conservados nos ambientes lacustres.⁸³ Nestes períodos, a vegetação experimentou alterações importantes, tanto nos Andes, como nas planícies e em regiões montanhosas tropicais, induzidas por movimentos tectônicos e mudanças climáticas, com ciclos de diferentes amplitudes e durações, propiciando uma nítida expansão ou retração de florestas e outros tipos de vegetação.⁸⁴ Nos períodos glaciais, as savanas expandiam-se em baixas latitudes sobre áreas florestadas, que sofriam retração. Nos interglaciais, ao contrário, as florestas avançavam sobre áreas campestres, substituindo estepes e savanas. Cerca de 27 destes ciclos são reconhecidos ao longo do Quaternário.⁸⁵

No tocante à América do Sul, Webb⁸⁶ propôs um modelo fitogeográfico para as fases glaciais e interglaciais do Neógeno e Quaternário, considerando quatro tipos básicos de vegetação: deserto, savana, floresta pluvial e floresta temperada (figura 2). Nas fases interglaciais, a distribuição fitogeográfica assemelhava-se à atual; nas glaciais, ao contrário, o nítido predomínio de vegetações campestres, com savanas ou desertos nas regiões subtropicais e temperadas, confinava as florestas à margem dos rios (matas de galeria) ou em refúgios relativamente pequenos, favorecidos por altos índices pluviométricos.

Na província argentina de Entre Rios, a análise de lenhos fósseis do Pleistoceno Final indicou espécies de Lauraceae semelhantes aos gêneros atualmente encontrados em florestas subtropicais e tropicais, constituindo o primeiro registro da família na tafoflora regional.⁸⁷

⁸² FRAKES, L. A. *et al.* *Op. cit.*, 1994.

⁸³ POTTS, R. & BEHRENS-MEYER, A. K. *Op. cit.*, 1992.

⁸⁴ VAN DER HAMMEN, T. *Op. cit.*, 1988.

⁸⁵ POTTS, R. & BEHRENS-MEYER, A. K. *Op. cit.*, 1992.

⁸⁶ WEBB, S. D. *Ecogeography and the Great American Interchange. Paleobiology*, v. 17, n. 3, p. 266-280, 1991.

⁸⁷ BREA, M. *Ulmium mucilaginosum* n. sp. y *Ulmium artabeae* n. sp. Dos Leños Fósiles de Lauraceae en la Formación El Palmar, Provincia de Entre Rios, Argentina. *Ameghiniana*, v. 35, n. 2, p. 193-204, 1998.

Interglacial



Glacial



Figura 2: Distribuição de grandes associações vegetais durante as fases interglacial e glacial (modificado de WEBB, S. D., 1991).

O último registro de máximo glacial ocorreu entre 21.000-18.000 anos atrás, quando o nível do mar estava 120-140 m abaixo do atual e capas de gelo cobriam o sul dos Andes, bem como altas latitudes. A região tropical da América do Sul, bem como as terras baixas da Amazônia, eram provavelmente mais secas do que no presente. Entre 20-22°S e 45-50°W, na região subtropical do continente, os dados geomorfológicos indicam uma vegetação aberta nos planaltos, provavelmente de campos secos, sujeitos a tempestades episódicas, e remanescentes de florestas nas proximidades do litoral.⁸⁸ Ao norte da Argentina e no Paraguai, a presença de dunas eólicas sugere, no mesmo tempo, a vigência de clima desértico ou semi-desértico.⁸⁹

Para o sul e sudeste do Brasil, os estudos palinológicos mostram um clima geral semi-árido, entre 28.000 e 11.000 anos A. P., tanto no Planalto como na Planície Costeira.⁹⁰

Os mamíferos fósseis indicam a ocorrência de biomas abertos e florestais no Quaternário meridional do Brasil, variando de acordo com as flutuações climáticas. No Rio Grande do Sul, a mudança na fauna de mamíferos, durante o Quaternário, comprova as variações ambientais e alternâncias climáticas atestadas pela vegetação.⁹¹ Através da morfologia, da analogia com grupos atuais, das relações ecológicas e de outros aspectos, é possível traçar inferências sobre a paleoecologia de alguns grupos. Na Formação Touro Passo, do Pleistoceno (11.000-9.000), citam-se, como exemplos, *Toxodon platensis*, com dieta de ervas e habitando biomas abertos, próximos a corpos d'água; *Brasilochoerus*, ocorrendo em biomas abertos e secos; *Tayassu*, em habitats florestados e úmidos; *Antifer*, comparável a cervos, com dieta pastadora ou folívora; e *Lama guanica*, ocorrendo em biomas abertos e de clima frio.⁹²

Há 8.000 anos atrás, a América do Sul subtropical era mais úmida do que atualmente. Evidências sedimentológicas, arqueológicas e zoológicas indicam que o clima era provavelmente mais úmido do que o atual, na latitude 30°S, a oeste da Argentina.⁹³ Florestas semidecíduas predominavam na região centro-sul do Brasil⁹⁴ e a presença de *Araucaria* sugere a ausência de uma estação seca.

No início do Holoceno, as evidências apontam para uma melhoria climática significativa no sul do Brasil, com aumento da temperatura e da umidade. O "ótimo climático" foi alcançado entre 5.000 e 4.000 anos A. P., coincidindo com o pico da transgressão marinha, iniciada em torno de 6.700 anos atrás. Este aumento significativo da temperatura

⁸⁸ CLAPPERTON, C. M. *Quaternary Geology and Geomorphology of South America*. London: Elsevier, 1993.

⁸⁹ CLAPPERTON C. M. *Op. cit.*, 1993.

⁹⁰ LORSCHREITER, M. L. Paleoambientes do Sul do Brasil no Quaternário Através da Palinologia: Revisão dos Resultados Obtidos. *Revista Universidade Guarulhos – Geociências II*, (edição especial), 197-199, 1997.

⁹¹ OLIVEIRA, E. V. & LAVINA, E. L. *Op. cit.*, 2000.

⁹² OLIVEIRA, E. V. & LAVINA, E. L. *Op. cit.*, 2000.

⁹³ IRIONDO, M. H. & GARCIA, N. O. Climatic Variation in the Argentine Plains During the last 18.000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 101, p. 209-220, 1993.

⁹⁴ LEDRU, M. P. Late Quaternary Environmental & Climatic Changes in Central Brazil. *Quaternary Research*, v. 39, p. 90-98, 1992.

⁹⁵ LORSCHUITTER, M. L. *Op. cit.*, 1997.

⁹⁶ IRIONDO, M. H. & GARCIA, N. O. *Op. cit.*, 1993.

⁹⁷ IRIONDO, M. H. & GARCIA, N. O. *Op. cit.*, 1993.

⁹⁸ SUGUIO, K.; ABSY, M. L.; FLEXOR, J. M.; LEDRU, M. P.; MARTIN, L.; SIFEDDINE, A.; TURCO, B. & YBERT, J. P. Evolution of Continental and Coastal Environments During the Last Climatic Cycle in Brazil. (120 ky B. P. to the Present). *Boletim do Instituto Geológico-USP*, v. 24, p. 27-41, 1993.

⁹⁹ MEGGERS, B. J. Climatic Oscillation as a Factor in the Prehistory of Amazonia. *American Antiquity*, v. 44, n. 2, p. 252-266, 1979.

¹⁰⁰ LORSCHUITTER, M. L. *Op. cit.*, 1997.

¹⁰¹ VAN DER HAMMEN, T. *Op. cit.*, 1988.

¹⁰² VAN DER HAMMEN, T. *Op. cit.*, 1988.
MEYEN, S. V. *Op. cit.*, 1987.

¹⁰³ GENTRY, A. H. *Op. cit.*, 1982.

e da umidade propiciou a expansão da Floresta Atlântica, a partir de latitudes mais baixas ou de refúgios ecológicos.⁹⁵

Entre 8.000 e 3.000 anos atrás, a floresta úmida, atualmente restrita ao extremo nordeste da Argentina, deve ter ocorrido mais ao sul, na região de Buenos Aires e se estendido em direção leste, ao longo do Uruguai⁹⁶, favorecida por clima mais chuvoso, provavelmente com o dobro da precipitação atual (1.600 mm). Na Argentina e em áreas adjacentes, as condições climáticas eram mais úmidas e um pouco mais quentes que na atualidade⁹⁷, contrastando com as indicações de expansão da aridez no Chile Andino e sudeste do Brasil. No sudeste do Brasil, os dados palinológicos indicam uma estação seca mais prolongada e temperaturas de inverno provavelmente 5°C acima da atual.⁹⁸

Para a América do Sul, dados geológicos, geomorfológicos e paleoclimáticos indicam a vigência de climas mais frios e secos nos intervalos de 4.000 a 2.000 anos A. P. e de 1.500 a 400 anos atrás.⁹⁹ Em cada um destes eventos, as florestas tropicais regrediram, subsistindo em ilhas (refúgios), cedendo lugar a formações campestres (savanas, estepes) e paisagens áridas. Para o sul do Brasil, entretanto, não foram encontradas evidências significativas de fases secas após 5.000 anos A. P., provavelmente devido a repetidos fenômenos do tipo *El Niño*, que promovem maior pluviosidade na região.¹⁰⁰

Considerações finais

Na América do Sul são reconhecidas duas grandes regiões fitogeográficas: a Neotropical e a Antártica.¹⁰¹ Estabelecida no extremo sul do continente, a Flora Antártica deslocou-se gradualmente, empurrando para o norte seu limite com a Flora Neotropical, a partir do Terciário Médio e Final.¹⁰²

A maior parte da evolução da flora Neotropical ocorreu simultaneamente ao afastamento progressivo da América do Sul em relação à África e aos demais continentes, que determinou um isolamento quase completo, à semelhança da moderna Austrália.¹⁰³ A flora Neotropical reúne 47 famílias endêmicas de Angiospermas, enquanto na África elas são em número de 17, e de 15 na Ásia. As três principais regiões tropicais reúnem cerca de 60 famílias, das quais apenas 12 são restritas à América do Sul e à África. Nas regiões temperadas da América do Sul existem 14 famílias parcial ou totalmente endêmicas, havendo 10 na África do Sul, 12 em Madagascar e 19 na Austrália. Cerca de 12

famílias restringem-se ao Hemisfério Sul, na América do Sul, África e Australásia. Outro grupo, de 9 famílias, apresenta distribuição descontínua, na América do Sul e Australásia, salientando-se: Epacridaceae, Goodeniaceae (com exceção de duas espécies pantropicais) e Stylidiaceae.

São numerosos os gêneros com distribuição descontínua nas regiões temperadas do Hemisfério Sul. Destes, cerca de 50 repartem-se na América do Sul e Australásia, mas apenas três (*Acaena*, *Gunnera*, *Tetragonia*) encontram-se, igualmente, na África do Sul. Parecem não haver gêneros restritos apenas à América do Sul temperada e África do Sul.¹⁰⁴ Os trópicos da América do Sul contêm uma associação diferente de organismos modernos e serviram como centro de origem para muitos grupos que posteriormente se estenderam a outras partes do mundo, muitos dos quais invadiram, com sucesso, outros continentes.¹⁰⁵

Os diversos grupos da biota sul-americana indicam, em diferentes tempos, relações com a América do Norte, África e Austrália-Nova Zelândia. Muitas plantas primitivas relacionam-se com as da parte austral da América do Sul, incluindo os musgos, *Araucaria* e *Podocarpus*, além de Angiospermas, como *Nothofagus*. Em geral, estas plantas primitivas estão concentradas no sudeste da Ásia, na Austrália e na Nova Zelândia, e podem ter migrado para a América do Sul via Antártica. No Cenozóico, verificou-se um gradual declínio da vegetação na Antártica, induzido por mudanças climáticas.

O aumento progressivo da distância entre a América do Sul e a África reduziu as similaridades florísticas entre os dois continentes. As associações de pólenes do Cretáceo e do Paleoceno compartilham alguns elementos taxonômicos. Durante o Paleoceno, a Flora Tropical no norte da América do Sul apresentava nítidos indícios de diferenciação com relação à África. No Eoceno, as floras litorâneas continuaram muito similares. Durante o Oligoceno e o Mioceno, apenas a presença de alguns elementos comuns e pantropicais comprovam os vínculos florísticos anteriores.¹⁰⁶

As paleofloras da América do Sul também diferem das encontradas na América do Norte. No final do Cretáceo, existiu a possibilidade de migração através das ilhas da cadeia Proto-antilhana. Durante o Eoceno e Oligoceno, ocorreu a migração de elementos da flora da América do Sul para a América do Norte. Durante o Plioceno (em torno de 2.5 M.a.), a formação de um cordão de ilhas (eventualmente coalescentes), associada ao vulcanismo, juntamente com a queda glacio-eustática no nível do mar, resultaram na

¹⁰⁴BRIGGS, J. C. *Biogeography and Plate Tectonics*. Amsterdam: Elsevier, 1987. 204 p.

¹⁰⁵BRIGGS, J. C. *Op. cit.*, 1987.

¹⁰⁶VAN DER HAMMEN, T. *Op. cit.*, 1988.

união continental da América do Sul com a América do Norte. A formação do Istmo do Panamá ocasionou o desaparecimento de uma das mais importantes barreiras para as biotas latino-americanas.

A partir do Neocretáceo, o esfriamento climático gradual da Terra determinou a expansão dos campos e a retração das florestas, bem como o aparecimento dos precursores da flora savânica da América do Sul.¹⁰⁷ Do final do Eoceno em diante, as mudanças climáticas promoveram o deslocamento gradual dos elementos característicos da flora Neotropical para o norte. A formação da Cordilheira dos Andes, que determinou importantes mudanças climáticas em todo o continente, também funcionou como uma ponte de clima frio entre o Panamá e a Terra do Fogo¹⁰⁸ e como barreira para os ventos úmidos do Pacífico, ocasionando, na parte sul do continente, uma intensificação das chuvas, no lado oeste, e intensa aridez na Patagônia argentina¹⁰⁹. A extremidade austral da América do Sul, de clima temperado-frio, constitui um refúgio para animais primitivos e plantas que foram anteriormente cosmopolitas.¹¹⁰

Os processos relacionados com a separação da África e o soerguimento dos Andes influenciaram na paleofisiografia da América do Sul. A mudança na paisagem incluiu o padrão de drenagem de alguns rios. De início, tanto o Paleo-Paraná, como seus tributários, provavelmente seguiam a deposição dos espessos basaltos cretácicos da Formação Serra Geral, os quais abaixaram e possivelmente abriram para o sudeste. Contudo, após a elevação da Serra do Mar e das terras altas para o norte e leste, o relevo marginal desta imensa linha divisória de águas tornou-se muito acentuado. A drenagem do rio Uruguai, com direção para o interior, paralela à drenagem costeira, pode ter sido herdada no início da separação da América do Sul, que certamente criou uma paleoplateforma para o norte, distante da linha costeira inicial. Os rios Iguazu, Grande, Paranapanema e outros tributários menores da margem esquerda do Paraná, no sudeste do Brasil, também fluem para oeste, distanciando-se da costa e da Serra da Mantiqueira, até unir-se ao ramo principal do rio Paraná, que segue o eixo estrutural da Bacia de mesmo nome.¹¹¹ Na região sul-rio-grandense, cabe também lembrar que um certo isolamento, em relação às floras da Argentina, deve-se à vigência de transgressões marinhas no Paleoceno e Mioceno.

¹⁰⁷ROMERO, E. J. Paleogene Phytogeography and Climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 73, p. 449-461, 1986.

¹⁰⁸VAN DER HAMMEN, T. *Op. cit.*, 1988.

¹⁰⁹MARSHALL, L. G. & CIFELLI, R. L. Analysis of Changing Diversity Patterns in Cenozoic Land Mammal Age Faunas, South America. *Palaeovertebrata*, v. 19, fasc. 4, p. 169-210, 1990.

¹¹⁰BRIGGS, J. C. *Op. cit.*, 1987.

¹¹¹POTTER, P. E. *Op. cit.*, 1998.

Robson Tadeu Bolzon é biólogo, doutor em Paleontologia e professor do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Paraná.

bolzonrt@ufpr.br

José Newton Cardoso Marchiori é engenheiro florestal, doutor em Ciências Florestais e professor do Departamento de Ciências Florestais da Universidade Federal de Santa Maria. marchiori@ccr.ufsm.br