

UCH-FC
MAG-EBE
G 288
C.1

**ESTUDIO TAXONÓMICO Y FISIONÓMICO-CLIMÁTICO DE LA
TAFOFLORA CALETA COCHOLGÜE (36° 35' S y 72° 58' W),
EOCENO INFERIOR, CHILE CENTRAL.**

TESIS

Entregada a la

Universidad de Chile

En cumplimiento parcial de los requisitos

Para optar al grado de

**Magíster en Ciencias Biológicas con
Mención Ecología y Biología Evolutiva**

Facultad de Ciencias

Por

Eugenia Monserrat Gayó Hernández

Noviembre, 2004

Directora de Tesis: Dra. Carolina Villagrán Moraga.

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por la candidata

EUGENIA MONSERRAT GAYO HERNÁNDEZ

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 06 de septiembre de 2004.

Director de Tesis:

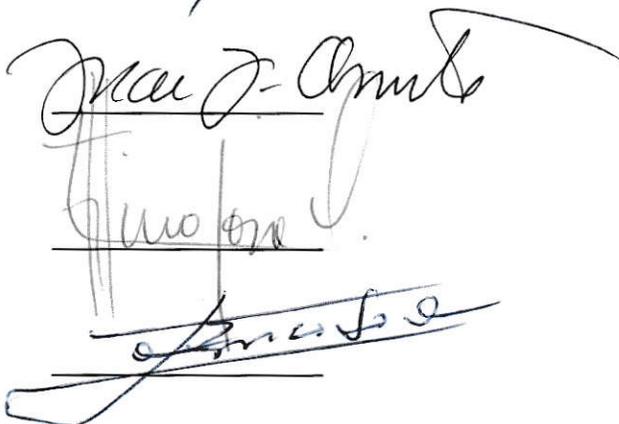
Firma

Dra. Carolina Villagrán M.



Comisión de Evaluación de Tesis:

Dr. Juan Armesto Z.



Dr. Luis Felipe Hinojosa O.

Dr. Alejandro Troncoso A.

A mis padres y hermanas

Un buen padre vale por cien maestros....
(Jean-Jacques Rousseau)

AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mis profundos agradecimientos a mi tutora de Tesis, la Dra. Carolina Villagrán, quien ha contribuido valiosamente con su enseñanza acerca de la fitogeografía de Chile en mi formación como científico, y que con su enorme ayuda he podido concluir esta tarea. Agradezco a los revisores Drs. Juan Armesto, Luis Felipe Hinojosa y Alejandro Troncoso, quienes con acertados comentarios y sugerencias enriquecieron la versión final de esta tesis.

Mis agradecimientos también a mis amigos y compañeros del Laboratorio de Palinología de la Universidad de Chile: Luis Felipe Hinojosa, Rodrigo Villa-Martínez, Patricio Moreno, Claudio Latorre, Ana María Abarzúa, Pamela Solar, Macarena Cárdenas, Jean Pierre Francois, Lucía Gonzaloren y Ana León, que con esmero han forjado un grato y especial ambiente de trabajo y discusión. Merece un especial reconocimiento L. Felipe Hinojosa por sus valiosos aportes en mi formación en el Terciario de Sudamérica, y su desinteresada ayuda en la realización de esta tesis. Asimismo, R. Villa-Martínez y C. Latorre, por su fe, ayuda y comprensión. Van mis agradecimientos a mis compañeros de Botánica y Ecología, Juan Luis Celis y Denise Rougier.

Mis agradecimientos a mis compañeros de la Universidad de Concepción, Christian Salazar y Sylvia Figueroa, por su voluntad y colaboración en el terreno a la localidad de Caleta Cocholgüe. Además quisiera agradecer al Dr. Luis Arturo Quinzio y a Gerardo Flores, por facilitar la colección de Caleta Cocholgüe conservada en el Museo de Paleontología del Departamento Ciencias de La Tierra de la Universidad de Concepción.

Mis agradecimientos a la Dirección Estudiantil del Departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile, por otorgarme financiamiento para la realización de esta tesis (Beca PG/57/02). Al Departamento de Postgrado de la Facultad de Ciencias y al Centro Milenio, por financiar la presentación de los resultados esta tesis en Congresos internacionales.

A mi familia, Eugenio, Nieves, “Pollito”, Paola y Manolo, quienes me han apoyado en todo momento..... gracias a su amor y ayuda sigo adelante.....

INDICE DE MATERIAS

Lista de figuras	v
Lista de láminas	vi
Lista de tablas	vii
Lista de Anexos	ix
Lista de Abreviaciones	x
Resumen	xii
Abstract	xiv
Capitulo 1: Introducción general	
1.1 Introducción	1
1.2 Hipótesis	10
1.3 Objetivo general	11
1.4 Objetivos específicos	12
1.5 Estructura de la tesis	13
1.6 Literatura citada	14
Capitulo 2: Taxonomía, fisonomía foliar y clima de una tafoflora del Paleógeno de Arauco: Caleta Cocholgüe	
2.1 Introducción	19
2.2 Área de estudio	23
2.3 Materiales y métodos	26
2.4 Resultados	33
2.5 Discusión	63
2.6 Literatura citada	71

Capítulo 3: Análisis paleofitogeográfico de las Paleofloras Terciarias del sur de Sudamérica

3.1 Introducción	113
3.2 Metodología	117
3.3 Resultados	120
3.4-Discusión	122
3.5- Literatura citada	132

Capítulo 4: Conclusiones generales	147
------------------------------------	-----

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1: Mapa de ubicación del área de estudio mostrando los afloramientos del Paleógeno de Arauco: Lota-Coronel y Caleta Cocholgüe.

Figura 1.2: Columna estratigráfica de Caleta Cocholgüe (Modificado de Biró, 1982).

Figura 1.3: Caracteres foliares más relevantes empleados para la descripción morfológica y clasificación de los especímenes en morfotipos.

Figura 1.4: Tafofloras sudamericanas consideradas en el análisis de afinidad fitogeográfica. En color rojo se indican las floras tropicales del Paleoceno superior-límite Paleoceno-Eoceno (Ligorio Márquez) y Eoceno inferior (Caleta Cocholgüe y Lota-Coronel), y en color verde las floras de carácter mixto del Eoceno inferior (Quinamávida, Río Pichileufú y Laguna del Hunco).

Figura 1.5: Análisis de similitud, basado en porcentaje de elementos fitogeográficos, entre Caleta Cocholgüe y cinco tafofloras paleógenas del sur de Sudamérica (Significancia bootstrap >0.29).

Figura 1.6: Distribución de las floras tropicales y mixtas en el sur de Sudamérica durante el Eoceno inferior.

Figura 2.1: Esquema de la evolución temporal y espacial de las distintas Paleofloras Terciarias (Hinojosa & Villagrán 1997). A-) Cretácico superior a Paleoceno. B-) Límite Paleoceno – Eoceno al Eoceno medio. C-) Eoceno superior a Oligoceno. D-) Mioceno inferior. E-) Mioceno medio a superior. F-) Plioceno.

Figura 2.2: Estructura fitogeográfica y clima asociado de las Paleofloras del Terciario del sur de Sudamérica (modificado de Hinojosa 2003).

Figura 2.3: Distribución de las tafofloras y palinofloras terciarias del sur de Sudamérica consideradas en el presente estudio. Los números indican su ordenamiento en el Anexo 5, de acuerdo a edad y ubicación geográfica. AN: Antártica.

Figura 2.4: Distribución porcentual de elementos fitogeográficos durante el lapso Paleoceno-Plioceno para las cuatro áreas geográficas del sur de Sudamérica.

Figura 2.5: Comparación de la estructura fitogeográfica (% de géneros), entre las Paleofloras del Terciario y los bosques actuales del sur de Sudamérica.

Figura 2.6: Modelo paleofitogeográfico para el Terciario del sur de Sudamérica. A: Paleoceno, B: Eoceno inferior, C: Eoceno medio a Mioceno inferior, D: Mioceno medio a Plioceno.

LISTA DE LÁMINAS

Lámina 1: A- *Annona infestans*, B- *Persea macrophyloides*, C- *Persea microphylla*, D- *Persea* sp., E- *Nectandra patagonica*, F- *Nectandra prolifica*, G- *Cinnamomun* sp.1, H- *Cinnamomum* sp.

Lámina 2: A- *Notaphoebe neogena*, B- *Phoebe* sp, C- *Goeppertia* sp., D- *Ocotea menendezii*, E- *Casearia patagonica*, F- *Sterculia patagonica*, G- *Myrceugenia* sp.

Lámina 3: A- *Myrcia reticulo-venosa*, B-, *Cupania patagonica*, C- *Schinus* sp., D- *Adenocalymma terciaria*, E- *Cochlospermum* sp. F- *Carpolites* sp1.

Lámina 4: A- *Carpolites* sp. 2, B- *Phyllites* sp. 1, C- *Phyllites* sp. 2, D- *Phyllites* sp. 5, E- *Phyllites* sp. 3, F- *Phyllites* sp. 4, G- *Phyllites* sp. 6, H- *Phyllites* sp. 7, I- *Phyllites* sp. 8, J- *Phyllites* sp. 9.

Lámina 5: A- *Phyllites* sp. 10, B- *Phyllites* sp. 11, C- *Phyllites* sp. 12, D- *Phyllites* sp. 13, E- *Phyllites* sp. 14, F- *Phyllites* sp. 15, G- *Phyllites* sp. 16, H- *Phyllites* sp. 17, I- *Phyllites* sp. 18, J- *Phyllites* sp. 19, K- *Phyllites* sp. 20.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.1: Análisis de regresiones múltiples para estimación de variables temperatura (°C). TMA= temperatura media anual, TMMF= temperatura media del mes más frío, TMTC= temperatura media del mes más cálido, DEC= duración de la estación de crecimiento (número de meses), ES= error standard, r^2 = coeficiente de determinación.

Tabla 1.2: Análisis de regresiones simples y múltiples para estimación de variables de precipitaciones (cm). PMA= precipitación media anual, ecuación establecida por Hinojosa (2003), PEC= precipitación de la estación de crecimiento, 3MS= precipitación de los 3 meses consecutivos más secos, ES= error standard, y r^2 = coeficiente de determinación.

Tabla 1.3: Ecuaciones establecidas por Hinojosa (2003) para estimación de variables climáticas de temperatura (°C) y precipitaciones (cm), en base a Análisis de Correspondencia Canónica. TMA= temperatura media anual, TMMC= temperatura media del mes más cálido, TMMF= temperatura media del mes más frío, DEC= duración de la estación de crecimiento (número de meses), PEC= precipitación de la estación de crecimiento, 3MS= precipitación de los 3 meses consecutivos más secos, ES= error Standard, y r^2 = coeficiente de determinación.

Tabla 1.4: Tafofloras sudamericanas consideradas en el análisis de afinidad fitogeográfica. El carácter de las Paleofloras es consignado de acuerdo a los modelos paleofitogeográficos de Romero (1978, 1986) e Hinojosa y Villagrán (1997). P.N= Paleoflora Neotropical y P.M= Paleoflora Mixta.

Tabla 1.5: Estimaciones de las precipitaciones (cm) de Caleta Cocholgüe, de acuerdo a regresiones lineales simples (RLS), regresiones lineales múltiples (RLM) y CLAMP. PMA= precipitación media anual, PEC= precipitación en la estación de crecimiento, y 3MS= precipitación durante los tres meses consecutivos más secos. Valores entre paréntesis corresponden a error standard del modelo.

Tabla 1.6: Estimación de las temperaturas (°C) de Caleta Cocholgüe, de acuerdo a regresiones lineales múltiples (RLM) y CLAMP. TMA: temperatura media anual, TMMC: temperatura media del mes más cálido, TMMF: temperatura media del mes más frío, DEC: duración de la estación de crecimiento (número de meses). Valores entre paréntesis corresponden a error standard del modelo.

Tabla 1.7: Proporción de los distintos elementos fitogeográficos en las tafofloras terciarias del sur de Sudamérica consideradas en el análisis de similitud fitogeográfica. P: elemento fitogeográfico Pantropical, AU: Australasiano, N: Neotropical, AA: Austral-Antártico, y E: Endémico.

Tabla 2.1: Paleofloras del sur de Sudamérica, de acuerdo a Troncoso y Romero (1998)

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1: Caracteres foliares empleados en la descripción morfológica de las improntas de Caleta Cocholgüe. En la columna izquierda se listan los caracteres foliares y la columna derecha se incluyen las distintas clases y sus correspondientes definiciones de acuerdo a la nomenclatura de arquitectura foliar de Hickey (1974), y al diccionario de Botánica de Font Quer (2000).

Anexo 2: Caracteres morfológicos empleados en los métodos fisionómicos-climáticos (Wolfe 1993, 1995, Herman *et al.* 1996).

Anexo 3: Coeficientes de correlación obtenidos en la correlación múltiple entre los 31 caracteres fisionómicos y las 8 variables climáticas consideradas en CLAMP. TMA: temperatura media anual, TMMC: temperatura media del mes más cálido, TMMF: temperatura media del mes más frío, DEC: duración de la estación de crecimiento, PEC: precipitación de la estación de crecimiento, PMMEC: precipitación media mensual de la estación de crecimiento, 3ML: precipitación de los 3 meses consecutivos más húmedos, 3ML: precipitación de los 3 meses consecutivos más secos, * valores de Probabilidad (p)<0.001.

Anexo 4: Descripción de los morfotipos consignados como *Incertae sedis*

Anexo 5: Taofloras y palinofloras terciarias de Chile, Argentina y Bolivia utilizadas. La columna S indica el número asignado a cada una de ella. La columna E, indica edades aproximadas de localidades fosilíferas analizadas, donde P= Paleoceno, E= Eoceno, O= Oligoceno, M= Mioceno y PL= Plioceno; el símbolo / indica límite entre épocas; mientras que - indica lapso de edad y las letras minúsculas indican los diferentes pisos de cada época. La columna P indica el carácter de la Paleoflora presente de acuerdo a los modelos paleofitogeográficos (Romero, 1978 1986, Hinojosa & Villagrán, 1997), donde N= Neotropical, A= Paleoflora Antártica, M= Mixta sin *Nothofagus*, MN= Mixta con *Nothofagus*, SM= Subtropical Mésica y SX= Subtropical Xérica Las columnas Lat. (°S) y Long. (° W) indican latitud y longitud respectivamente. Columna Referencias indica el número del autor según orden alfabético.

LISTA DE SIMBOLOS Y ABREVIATURAS

PGO:	Paleoflora Gondwánica Occidental
PSG:	Paleoflora Subtropical Gondwánica
PM:	Paleoflora Mixta
PSN:	Paleoflora Subtropical Neógena
CLAMP:	Climate-Leaf Analysis Multivariate Program
RLM:	Regresiones Lineales Múltiples
RLS:	Regresiones Lineales Simples
TMA:	Temperatura Media Anual
TMMC:	Temperatura Media del Mes Mas Cálido
TMMF:	Temperatura Media del Mes Mas Frío
DEC:	Duración Estación de Crecimiento
PMA:	Precipitación Media Anual
PEC:	Precipitación de la Estación de Crecimiento
3MS:	Precipitación de los 3 Meses Consecutivos Más Secos
MVSP:	Multi-Variate Statistical Package
UPGMA:	Unweighted Pair Group Method Using Arithmetic Average

RESUMEN

Se presenta un estudio taxonómico y paleoclimático de una taoflora del Paleógeno de Arauco, Caleta Cocholgüe (Eoceno inferior), localizada en la costa de la región de Chile-Central (36° 35' S y 72° 58' W). El propósito general del estudio es establecer el eventual carácter tropical de esta taoflora, evaluar sus relaciones con otras floras Paleógenas del sur de Sudamérica, y explicar las divergencias del conjunto de las taofloras de Arauco con respecto a las floras mixtas que dominaron el Cono Sur de América durante el Eoceno inferior.

Las metodologías utilizadas consideran la determinación del espectro taxonómico de la taoflora en estudio, y de los patrones de distribución geográfica actual de los taxa representados en su espectro fitogeográfico. El clima asociado se establece a partir de un análisis fisionómico-foliar de las improntas. Sobre la base de un análisis de similitud fitogeográfica se correlaciona la taoflora en estudio con otras taofloras tropicales y mixtas del sur Sudamérica, y se discute su posición dentro de los modelos paleofitogeográficos propuestos para la región. Adicionalmente, se presenta un análisis fitogeográfico de 49 taofloras terciarias del Sudamérica, con el objeto de evaluar críticamente los esquemas paleofitogeográficos propuestos para esta región. Para esto se consideró conjuntamente la distribución de elementos fitogeográficos y las estimaciones climáticas resultantes del análisis fisionómico-foliar de cada Paleoflora.

Los resultados muestran dominancia de linajes tropicales y subtropicales en la taoflora de Cocholgüe (principalmente Lauráceas), asociados a un clima cálido-húmedo, con temperatura y precipitación media anual sobre los 19°C y 260 cm, respectivamente. Estos resultados son congruentes con el desarrollo de una flora de carácter tropical en Chile Central durante el Eoceno inferior.

Por otro lado, las correlaciones fitogeográficas entre Caleta Cocholgüe y las floras tropicales y mixtas, muestran que ella estaría muy relacionada con las floras tropicales de Ligorio Márquez (Paleoceno superior-límite Paleoceno-Eoceno), Lota-Coronel (Eoceno inferior, Paleógeno de Arauco), y la flora de mezcla de Quinamávida (Eoceno inferior). En contraste,

exhibiría escasa relación con las floras mixtas del Eoceno inferior, como Laguna del Hunco y Río Pichileufú.

Los resultados obtenidos en el análisis fitogeográfico de las tafofloras terciarias del sur de Sudamérica, demuestran que los cambios en la estructura fitogeográfica de las floras terciarias se relacionan con los grandes cambios climáticos establecidos para el periodo. Asimismo, estos resultados permiten establecer la sucesión temporal-espacial de cuatro grandes Paleofloras: 1) Durante el Paleoceno, entre los 38° a 50° S, se desarrolla una flora dominada por elementos cálidos de diversa procedencia, la cual se ha denominado Paleoflora Gondwánica Occidental. 2) Durante el Eoceno inferior la Paleoflora Gondwánica Occidental se habría distribuido en una franja, a lo ancho de los actuales subtrópicos de Sudamérica, desde los 25°S a los 37°S. Al sur de esta franja, la dominancia de elementos cálidos, asociada a una baja representación de taxa templado-fríos, sugiere el desarrollo de una Paleoflora Subtropical Gondwánica. Esta flora ya estaba presente al sur de los 50° S durante el Paleoceno. 3) Durante el lapso Eoceno medio-Mioceno inferior, las floras de la región 30°-50° S ya exhiben proporciones equiparadas de elementos cálidos y templado-fríos, correspondiendo así a la proposición de Paleoflora Mixta. 4) Durante el lapso Mioceno medio a Plioceno al sur de los 38°S persisten las floras mixtas, mientras que al norte de esta latitud se desarrolló una flora dominada por elementos cálidos y Endémicos, y que se ha denominado Paleoflora Subtropical Neógena.

Se concluye que en este escenario paleovegetacional del Terciario de Sudamérica el complejo de tafofloras de Arauco, al cual se integraría la flora de Caleta Cocholegüe, representaría la persistencia (36°-37°S) de la Paleoflora Gondwánica Occidental en el Eoceno inferior de Chile Central, hecho no destacado hasta la fecha en ninguno de los modelos publicados. Las condiciones cálido-húmedas del Eoceno inferior de Chile Central estarían relacionadas con el desplazamiento hacia el norte, a Chile Central, del cinturón tropical de América del sur desde su posición más austral que ocupó durante el límite Paleoceno-Eoceno. Asimismo, a la ocurrencia del Óptimo climático del Eoceno inferior.

ABSTRACT

We developed a taxonomic and paleoclimatic study of an Arauco's Paleogene taphoflora, Caleta Cocholgüe (lower Eocene), from the coastal of Central Chile (36° 35' S and 72° 58' W). Our major purpose is to assess its eventual tropical character, evaluate its relations with others tropical and mixed floras from South America, and explain the divergences between the Arauco's Paleogene floras and lower Eocene mixed floras. Moreover, we developed a phytogeographic analysis of 49 Tertiary taphofloras of southern South America to evaluate current phytogeographic models for the region.

We determined the taxonomic and phytogeographic spectra of Caleta Cocholgüe, and its associated climate based on leaf-physiognomic analysis. In addition, considering a phytogeographic similarity analysis, we established relations between Caleta Cocholgüe and others tropical and mixed floras from southern South America. In order to test current Tertiary phytogeographic models, we considered changes in both the distribution/composition of phytogeographic elements per latitudinal belt and paleoclimate estimates from previous studies.

Our results show that in Caleta Cocholgüe prevailed tropical and subtropical lineages (chiefly Lauraceae) associated with a humid-warm climate, with mean annual temperature and mean annual precipitation over 19°C and 260 cm, respectively. These results agree with a tropical flora in Central Chile during the lower Eocene. On the other hand, the affinities analysis suggests that Caleta Cocholgüe is poorly related with lower Eocene mixed taphofloras, as Laguna del Hunco and Río Pichileufú. In fact, this analysis suggests a strong link with tropical floras, as Ligorio Márquez (upper Paleocene - Paleocene-Eocene boundary) and Lota-Coronel (lower Eocene), and with the mixed taphoflora of Quinamávida (lower Eocene).

The results of phytogeographic analysis of 49 Tertiary taphofloras of southern South America show the succession of four Paleofloras through time across latitudinal belts: A Western Gondwana Paleoflora with warm floristic elements dominated the region between 38°-50°S during Paleocene. During the lower Eocene, this assemblage persisted into a belt, across the current subtropical latitudes from South America, between 25°S-37°S. South this belt, a

Subtropical Gondwana Paleoflora, with warm floristic elements and low frequencies of cold-temperate elements, existed. This same assemblage is found south of 50°S in Paleocene beds. A Mixed Paleoflora, with equal proportions of warm and cold-temperate elements, developed between 30°-50°S during the middle Eocene-lower Miocene. Throughout the middle Miocene-Pliocene range, Mixed Paleofloras are restricted south of 38°S. Whereas, a Subtropical Neogene Paleoflora is recorded in areas north of 38°S. This Paleoflora is dominated chiefly by warm and Endemic elements, showing a strong link with the modern taxa of southern South America forests. These forests display higher abundance of Endemic taxa and a reduction of Neotropical and Australasian elements.

In conclusion, the Arauco's Paleogene taphofloras, including Caleta Cocholgüe, represents the persistence of a Western Gondwana Paleoflora in Central Chile (36 °-37 ° S) during the lower Eocene, feature not emphasized in current phytogeographic models developed to the Tertiary from southern South America. The humid-warm climate in Central Chile was determined by lower Eocene Climatic Optimum, and by the northern displacement, toward Central Chile, of the tropical belt of South America, from its austral position reached during the Paleocene-Eocene transition.

CAPITULO 1

1.1- INTRODUCCIÓN GENERAL

Las singularidades biogeográficas que caracterizan a los bosques del sur de Sudamérica, tales como elevados niveles de endemismo, disyunciones a distintos niveles taxonómicos y mezcla de elementos fitogeográficos de diversas procedencias, denotan su carácter relictual y larga historia de aislamiento geográfico de los restantes bosques del continente (Villagrán & Hinojosa 1997, Hinojosa 2003). Ya en 1956 Schmithüsen había reconocido el carácter fitogeográfico mixto de los bosques chilenos e interpretado como producto de la confluencia de elementos procedentes tanto del sur como del norte del continente. Así, él caracterizó la región como una transición entre los reinos florísticos Neotropical y Subantártico, carácter también reconocido por Cabrera y Willink (1973) en su distinción de una Provincia Chilena Central del Dominio Andino Patagónico.

En concordancia con su carácter transicional, las formaciones vegetales con mayor número de taxa fitogeográficamente mixtos y concentración de endemismos se localizan en la región mediterránea de Chile Central, entre los 30° S y 38° S (Villagrán & Hinojosa 1997). El clima mediterráneo de esta región está determinado por el ciclo anual del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur (ASPS, Aceituno 1990). Durante los meses estivales, la actividad anticiclónica se fortalece y el ASPS desplaza hacia el sur su zona de influencia, generando una estación seca. En contraste, durante los meses de invierno el ASPS presenta su máxima penetración hacia el norte, permitiendo precipitaciones procedentes de los vientos del oeste de las latitudes templadas sobre la región de Chile Central (Aceituno 1990). Así, el ciclo anual del ASPS determina un acentuado gradiente de precipitaciones dentro de la región mediterránea de Chile Central, hecho que se expresa en montos sobre 1000 mm anuales en su límite sur (aprox. 38° S), y 130-160 mm anuales en su límite norte (aprox. 30° S, Di Castri & Hajek 1976).

Debido al agudo gradiente de precipitaciones, las formaciones vegetales de la región mediterránea exhiben heterogeneidad florística y fisionómica, hecho que se traduce en una notable diversidad de taxa y en una sucesión de formaciones xéricas a méxicas, desde el norte hacia el sur (Villagrán 1995, Arroyo *et al* 1995). Así en el borde norte se desarrollan matorrales xéricos. Entre 30° S y 38°, por la Depresión Intermedia, una estepa dominada por *Acacia caven*, asociada a *Schinus polygamus*, *Prosopis chilensis*, *Quillaja saponaria*, *Lithraea caustica* (Cabrera & Willink 1973, Troncoso 1987). En la costa se desarrolla un bosque esclerófilo costero, donde dominan

principalmente *Peumus boldus*, *Cryptocarya alba*, *Schinus latifolius* (Troncoso 1987). En las laderas de ambas cordilleras se desarrollan bosques esclerófilos, estructurados principalmente por *Peumus boldus*, *Cryptocarya alba*, *Schinus latifolius* y *Myrceugenia obtusa*, en la Cordillera de la Costa, y *Quillaja saponaria* con *Litharea caustica*, en los Andes (Oberdorfer 1960, Cabrera & Willink, 1973, Troncoso 1987). Hacia el borde sur de la región mediterránea dominan bosques deciduos de distintas especies de *Nothofagus* (Troncoso 1987).

Numerosas hipótesis (Schmithüsen 1956, Raven 1971, Solbrig *et al.* 1977, Landrum 1981, Arroyo *et al.* 1995) han sido propuestas para explicar el origen de la flora actual de la Provincia Chilena Central, coincidiendo la mayoría de ellas en derivarla de las diferentes Paleofloras terciarias. No obstante, el primer registro paleobotánico de del espectro esclerófilo, ha sido documentado para el afloramiento del Cerro Los Litres (33° 18' S, Hinojosa 1996) durante el lapso Mioceno inferior-medio, previo al levantamiento final de los Andes. Luego, de acuerdo a lo anterior, es evidente que el origen de la actual flora mediterránea de Chile Central se remontaría al Terciario, resultando así un problema importante el conocimiento de las Paleofloras precursoras.

En el presente trabajo se presenta un estudio taxonómico y fisionómico - climático de una tafoflora paleógena de la costa de la actual zona climática mediterránea, Caleta Cocholgüe (36° 35' S) del Paleógeno de Arauco. Se pretende esclarecer la posición que ocupa esta flora dentro del marco de los modelos paleofitogeográficos y reconstrucciones climáticas propuestas para el Paleógeno de Sudamérica. Para alcanzar este objetivo, se llevó a cabo un análisis de las distribuciones actuales tanto de taxa

fósiles como actuales de Chile Central para establecer así sus conexiones florísticas con las Paleofloras terciarias. Adicionalmente, se realizó un examen de la fisionomía foliar y su relación con el clima para así contribuir al conocimiento del paleoclima asociado a las Paleofloras precursoras de la actual flora mediterránea de Chile Central-sur.

1.1.1-Paleofloras Terciarias

Varios autores (Romero 1978, 1986, Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso & Romero 1998, Hinojosa 2003) han estudiado la distribución temporal y espacial de las Paleofloras terciarias del sur de Sudamérica. En general, todos estos autores proponen esquemas fitogeográficos que distinguen una sucesión de cuatro Paleofloras para el período. Así, desde el Cretácico superior al Paleoceno superior se ha descrito para gran parte del sur de Sudamérica una Paleoflora Neotropical (Romero 1978, 1986, Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso & Romero 1998), denominada Paleoflora Gondwánica Occidental por Hinojosa (2003), la cual estaría dominada por elementos cálidos con distribución en Gondwana Occidental. Al mismo tiempo en Antártica se desarrollaba una Paleoflora Mixta, dominada por elementos cálidos, fríos y otros generados por evolución *in situ*. Esta asociación se habría extendido en un amplio rango latitudinal y temporal hasta el Mioceno inferior. Recientemente, ha sido red denominada Paleoflora Subtropical Gondwánica por Hinojosa (2003). Desde el Eoceno inferior, en el área austral de Sudamérica dominó una Paleoflora Antártica (Romero 1978, 1986, Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso & Romero 1998), la cual estaría dominada por elementos templado-fríos. De acuerdo a Hinojosa (2003), esta unidad paleoflorística correspondería

más propiamente a una Paleoflora Mixta, por la distribución equilibrada de elementos con distintos requerimientos climáticos. Finalmente, durante el Mioceno superior al Plioceno persistió una Paleoflora Subtropical (Hinojosa & Villagrán 1997), red denominada posteriormente Paleoflora Subtropical Neógena (Hinojosa 2003), dominada por taxa endémicos y tropicales-subtropicales.

La evolución temporal y espacial de las distintas Paleofloras reconocidas en los modelos citados es consistente con los eventos tectónicos y climáticos que afectaron la región durante el período (Hinojosa & Villagrán 1997, Hinojosa 2003). Así, eventos tectónicos, como la separación de Australia de Sudamérica en el límite Eoceno – Oligoceno, el inicio de la glaciación Antártica y el alzamiento andino, determinaron fuertes cambios paleoambientales, como por ejemplo, desarrollo de climas cálidos durante el lapso Paleoceno-Eoceno inferior y de climas más fríos a partir del Eoceno medio al Mioceno inferior (Hinojosa & Villagrán 1997). Durante el Neógeno un episodio cálido durante el Mioceno medio tuvo también importantes consecuencias en la distribución de la vegetación.

1.1.2- El problema de la edad de las floras de Arauco

La flora de Lota-Coronel (Miembro Lota de la Formación Curanilahue) ha sido privilegiada en los estudios por su exuberante flora fósil (Engelhardt 1891, Berry 1922, Florin 1940, Frutos 1967, Martínez-Pardo *et al.*, 1968, Doubinger 1972, Doubinger & Chotin 1975, Palma-Heldt & Collao 1978, Palma-Heldt 1980a y b, 1984, 1998, Palma-Heldt *et al.* 1997). En la macro y microflora de Lota - Coronel, la asociación florística ha

sido asignada a la Paleoflora Neotropical (*sensu* Romero), llamada también Paleoflora Neotropical de Arauco por Troncoso y Romero (1998). Esta vegetación se desarrolló bajo condiciones climáticas mucho más cálidas y húmedas que las que actualmente imperan en el área. Trabajos previos realizados en la tafoflora de Caleta Cocholgüe (Moreno-Chacón *et al.* 2000, 2001, Moreno-Chacón 2000, Gayó 2001), han evidenciado que esta incluye abundantes elementos cálidos (*Persea*, *Cupania*, *Nectandra*, *Goepertia*) característicos de una flora tropical. De estos antecedentes se desprende que la flora de Caleta Cocholgüe estaría florísticamente vinculada con la Flora de Lota-Coronel. Un análisis preliminar muestra que alrededor del 40% de las especies determinadas para esta tafoflora son compartidas con la Flora de Lota-Coronel (Gayó, 2001). Esta vinculación también ha sido sugerida en los estudios geológicos de las áreas, sobre la base de similitudes litológicas y de la composición de los carbones entre los sectores (Biró 1982, Frutos *et al.*, 1982, Tanai 1986). Lo mismo se desprende de las estimaciones paleoclimáticas realizadas para Caleta Cocholgüe (Moreno-Chacón *et al.*, 2000, 2001, Moreno-Chacón 2000, Gayó 2001, Hinojosa 2003).

Un problema crítico de las Paleofloras de Arauco es el referente a su edad. Sobre la base de su carácter tropical, la mayoría de los paleobotánicos han atribuido una edad Paleoceno superior a la flora de Lota – Coronel, Formación Curanilahue (Doubinger & Chotin 1975, Romero 1978, Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso & Romero 1998). En contraste, los estudios paleontológicos, basados en la asociación faunística de Gastrópodos y Bivalvos, asignan una edad Eoceno inferior a la Formación Curanilahue (Brüggen 1915, Tavera 1942). Concordantemente, estudios geológicos basados en la

interpretación petrográfica y sedimentológica de sondajes realizados en la Cuenca de Arauco, señalan que el Paleoceno no estaría representado en la secuencia Cenozoica inferior de Arauco debido a la existencia de un hiato en la sedimentación (Muñoz Cristi 1956, Pineda 1983). De acuerdo a Pineda (1983), durante el Paleoceno la Cuenca de Arauco habría experimentado emergencia con interrupción de la sedimentación marina, una consecuencia de movimientos tectónicos asociados a una fase diastrófica. Sobre la base de estos antecedentes geológicos y paleontológicos, Muñoz Cristi (1956) asigna formalmente una edad Eoceno inferior a la Formación Curanilahue. En conclusión, considerando las relaciones geológicas entre la flora de Lota–Coronel y Caleta Cocholgüe, hemos situado temporalmente nuestra tafoflora en estudio en el Eoceno inferior.

1.1.3- Implicancias fitogeográficas

De acuerdo a los esquemas paleofitogeográficos, la Paleoflora Neotropical se distribuyó ampliamente en el cono sur del continente sudamericano durante el Cretácico superior - Paleoceno superior (Romero 1978, 1986, Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso & Romero 1998, Hinojosa 2003). Así lo evidencia el espectro taxonómico de la flora Ligorio Márquez de edad Paleoceno superior – límite Paleoceno-Eoceno, localizada al sur de Chile Chico (46° 36'S, Yoshida 1990, Suárez *et al.* 2000, Troncoso *et al.* 2002), la cual se ha correlacionado florísticamente con las floras del Paleógeno de Arauco (Suárez *et al.* 2000, Troncoso *et al.* 2002). Por otra parte, los modelos paleofitogeográficos destacan que, a partir del Eoceno inferior, las floras de carácter

Neotropical fueron remplazadas por la Paleoflora Mixta (Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso & Romero 1998, Hinojosa 2003). Este reemplazo ha sido evidenciado tanto en las taofloras del Eoceno inferior del sur de Argentina, Laguna del Hunco (42° 27' S, Berry 1925, Wilf *et al.* 2002) y Río Pichileufú (41° S, Berry 1938), como en la taoflora de mezcla de Quinamávida (35° 47' S, Troncoso 1992), del Eoceno inferior de Chile Central.

Considerando la edad Eoceno inferior atribuida a las taofloras de Arauco, incluida nuestra flora en estudio de Caleta Cocholegüe, y los antecedentes recién mencionados surgen algunas preguntas: ¿Por qué las floras de Arauco del Eoceno inferior no exhiben un carácter mixto, como lo predicen los modelos paleofitogeográficos? ¿Por qué ellas registran elementos que caracterizaron a las Paleofloras Neotropicales del Cretácico Superior-Paleoceno? Como se dijo, por su composición taxonómica las floras del Paleógeno de Arauco estarían más relacionadas con la flora Neotropical de Ligorio Márquez del Paleoceno que con las tres floras mixtas mencionadas del Eoceno (Laguna del Hunco, Río Pichileufú y Quinamávida). Esto ha sido evidenciado por Romero (1978) y Fuenzalida (1980), quienes señalan que Lota-Coronel presenta sólo un 20% de similitud florística con las floras mixtas argentinas, afinidad que proviene exclusivamente de taxa cálidos comunes (*Banara*, *Cupania*, *Maytenus*, *Myrcia*, *Nectandra*, *Sapindus*, *Sterculia*, *Styrax*, *Tetracera*). Por otra parte, en la Flora de Lota-Coronel están ausentes los taxa templado-fríos que caracterizan las taofloras mixtas de Río Pichileufú y Laguna del Hunco (Hinojosa 2003).

De acuerdo a las evidencias paleoclimáticas disponibles, el límite Paleoceno-Eoceno, lapso en que las floras tropicales expandieron hacia el sur, hasta los 46° S (como por ejemplo en Ligorio Márquez), coincidiría con el periodo más cálido del Terciario a nivel global, lapso conocido como “Máximo Termal del Límite Paleoceno-Eoceno” (Zachos *et al.* 1993, Malumián & Caramés 1997, Bains *et al.* 2000, Pearson & Palmer 2000, Wilf 2000, Zachos *et al.* 2001, Francis & Poole 2002, Hinojosa 2003). En este tiempo se registra un aumento en 5°-6°C de las temperaturas superficiales del mar, episodio interpretado como una respuesta al aumento de las concentraciones atmosféricas de CO₂ y vapor de agua. Asimismo, para este periodo se ha sugerido un desplazamiento hacia el sur del cinturón tropical del Hemisferio Sur, hasta los 40° S; Anticiclones Subtropicales situados entre 50° S y 60° S; y predominancia de una circulación oceánica longitudinal, con corrientes marinas de latitudes altas dirigidas hacia el norte y corrientes cálidas hacia el sur (Hinojosa & Villagrán 1997; Villagrán & Hinojosa 1997).

Durante el Eoceno inferior se registra otro evento de calentamiento de menor magnitud que el registrado para el límite Paleoceno-Eoceno, denominado “Óptimo climático del Eoceno inferior” y asociado a un nuevo aumento en la concentración de CO₂ (Wolfe 1971, Romero 1986, Christophel & Greenwood 1989, Wing & Greenwood 1993, Zachos *et al.* 1993, Greenwood & Wing 1995, Dingle *et al.* 1998, Rull 1999, Pearson & Palmer 2000, Wilf 2000, Zachos *et al.* 2001, Hinojosa 2003, Svensen *et al.* 2004). Hinojosa (2003) sugiere condiciones algo menos húmedas para este lapso. Tavera (1942), sobre la base de la asociación faunística asociada a la Formación Curanilahue,

sugiere que durante el Eoceno inferior el cinturón tropical se habría situado algo al norte de la Cuenca de Arauco.

Considerando el escenario geomorfológico y paleoclimático reseñado es posible hipotetizar acerca de la dinámica distribucional de las taofloras paleógenas del sur de Sur América. En primer término, considerando que en las floras de Arauco, incluida Caleta Cocholgüe, se registran elementos de la Paleoflora Neotropical del Paleoceno superior, como por ejemplo la flora de Ligorio Márquez, no concordaríamos con la distribución de una Paleoflora Mixta en Chile Central durante el Eoceno inferior, como ha sido propuesto en los modelos paleofitogeográficos del sur de Sudamérica. Alternativamente, sugerimos que las taofloras del Paleógeno de Arauco representarían la persistencia en Chile Central de las floras tropicales que cubrieron el sur de Sudamérica hasta los 46° S durante el límite Paleoceno-Eoceno. Por otra parte, la existencia coetánea de una Paleoflora Mixta al sur de 41° S y en Chile Central (35° S) sugiere un desplazamiento al norte, hacia Chile Central, del cinturón tropical de Sudamérica durante el lapso de calentamiento del Eoceno inferior.

1.2- HIPÓTESIS

Si durante el Máximo Térmico del límite Paleoceno-Eoceno las floras tropicales cálido-húmedas llegaron hasta la latitud 46° S (Ligorio Márquez), podemos suponer que durante el periodo algo menos cálido-húmedo del Eoceno inferior el límite sur del cinturón tropical se habría desplazado hacia Chile-Central. Esto habría permitido la persistencia de las floras tropicales paleocenas a la latitud de la Cuenca de Arauco (36°-

37° S), mientras que en el resto del cono sur se desarrollarían Floras Mixtas, con presencia de elemento austral-antártico y endémico, adaptadas a condiciones subtropicales. De acuerdo a esta hipótesis se puede inferir que:

1) La flora de Caleta Cocholgüe estudiada, incluida en el Paleógeno de Arauco junto a Lota-Coronel, debiera exhibir un espectro florístico similar al de la taoflora Ligorio Márquez del Paleoceno superior – límite Paleoceno-Eoceno.

2) Los niveles de afinidad florística entre la flora de Caleta Cocholgüe y las floras tropicales de Lota-Coronel y Ligorio Márquez debieran ser relativamente mayores, en comparación con los obtenidos con las Paleofloras Mixtas del Eoceno inferior, situadas al sur de 40° S (Pichileufú y Laguna del Hunco) y con la flora preandina de Quinamávida, en Chile Central.

3) La fisionomía foliar de los taxa descritos para Caleta Cocholgüe debería corresponder con la de un clima tropical, cálido y húmedo.

1.3- OBJETIVO GENERAL

Contribuir al conocimiento florístico y paleoecológico de las Paleofloras Neotropicales precursoras de la actual flora de Chile Central, sobre la base de un estudio taxonómico, fitogeográfico y paleoclimático de la taoflora paleógena de Caleta Cocholgüe (36° 35' S) y su correlación con otras floras del Paleógeno del sur de Sudamérica

1.4- OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Determinar taxonómicamente las improntas del afloramiento del Eoceno inferior de Caleta Cocholgüe, sobre la base de comparaciones con colecciones y descripciones de taxa descritos para la flora de Lota-Coronel, Austrosudamérica y especies actuales.

- 2) Definir el carácter fitogeográfico de esta taoflora, sobre la base de la taxonomía y distribución de los taxa determinados y su correlación con diferentes tipos de floras propuestos para el Paleógeno de Sudamérica.

- 3) Inferir el clima en que esta taoflora se desarrolló, sobre la base de un análisis fisionómico foliar de las improntas y su correlación con modelos fisionómico-climáticos actualísticos.

- 4) Integrar los resultados obtenidos en el contexto fitogeográfico y paleoclimático propuesto para Chile central-sur, sobre la base de la evaluación de afinidades fitogeográficas entre Caleta Cocholgüe, y las floras tropicales de Lota-Coronel (Eoceno inferior), y Ligorio Márquez (Paleoceno superior-límite Paleoceno-Eoceno) y las floras mixtas del Eoceno inferior (Quinamávida, Río Pichileufú y Laguna del Hunco), y de la consideración de las reconstrucción climáticas del lapso.

1.5- ESTRUCTURA DE ESTA TESIS

En los siguientes dos capítulos de esta tesis (Capítulos 2 y 3) se describen los métodos, resultados y discusión de este trabajo de tesis. Estos capítulos corresponden a manuscritos que han sido preparados para su publicación en revistas especializadas (Journal of Biogeography y Journal of South American Earth Sciences).

El capítulo 2 corresponde al manuscrito titulado “Taxonomía, fisionomía foliar y clima de una taoflora del Paleógeno de Arauco: Caleta Cocholgüe” preparado para el Journal of South American Earth Sciences. En este capítulo se establece la composición taxonómica y composición fitogeográfica de la flora de Caleta Cocholgüe (Eoceno inferior). Sobre la base de un análisis de la fisionomía foliar y bases de datos climáticos actuales, se estiman las temperaturas y precipitaciones asociadas a la flora de Cocholgüe. Adicionalmente, se realiza un análisis de similitudes fitogeográficas con cinco floras paleógenas de Sudamérica. De los resultados se desprende que la composición de flora de Caleta Cocholgüe corresponde a un espectro neotropical asociado a un clima cálido-lluvioso, y exhibe claras relaciones con las floras sudamericanas más cálidas del Terciario (Lota-Coronel del Eoceno inferior y Ligorio Márquez del Paleoceno superior - límite Paleoceno-Eoceno). Se concluye que las Paleofloras cálidas que dominaron el Paleoceno superior, persistieron durante el Eoceno inferior en Chile Central.

El capítulo 3 corresponde al manuscrito “Análisis fitogeográfico de las Paleofloras Terciarias del sur de Sudamérica” y será enviado al Journal of Biogeography. Ha sido presentado en el X Congreso Geológico Chileno (Concepción,

Octubre de 2003) y en la VII International Organization of Paleobotany Conference (Bariloche, Argentina, Marzo 2004). En este capítulo se establece la variación temporal y espacial de las frecuencias relativas de los distintos elementos fitogeográficos componentes de 49 taofloras terciarias, además de los de los bosques actuales de Austrosudamérica. De la relación de estos resultados con los distintos modelos paleofitogeográficos propuestos para el Terciario de Sudamérica, se concluye con la proposición de un modelo paleofitogeográfico que establece la sucesión de cuatro grandes Paleofloras durante el período.

En el capítulo 4 se sintetizan las conclusiones generales del trabajo de tesis.

1.6- LITERATURA CITADA

- Aceituno, P. 1990.** Anomalías climáticas en la región Sudamericana durante los extremos de la oscilación austral. *Rev. Geofis* 32:65-78
- Arroyo MTK; Cavieres L; Marticorena, C. & M. Muñoz-Schick . 1995.** Convergence in the Mediterranean Floras in Central Chile and California: Insights from comparative biogeography. En Arroyo MTK, Zedler, P. & Fox, M. (eds) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystem in Chile, California and Australia*. Ecological Studies, vol 108. Springer-Verlag, NY. pp:43-88.
- Bains, S; Norris, R., Cordfield, R & K. Faul. 2000.** Termination of global warmth at the Palaeocene - Eocene boundary through productivity feedback. *Nature* 407: 171-173.
- Berry, E. 1922.** The flora of the Concepcion - Arauco coal measures of Chile. Johns Hopkins University, *Studies in Geology* 6: 183-233.
- Berry, E. 1925.** A Miocene flora from Patagonia. *Johns Hopkins Univ. Stud. Geol.* 47: 121-132.
- Berry, E. 1938.** Tertiary flora from Río Pichileufú, Argentina. *Special Pap. Geol. Soc. Amer.* 12: 1-149.
- Biró-Bagóczy, L. 1982.** Revisión y redefinición de los "estratos de Quiriquina", Campaniano-Maastrichtiano, en su localidad tipo, en la Isla Quiriquina, 36°37' Lat. Sur, Chile, Sudamérica, con un perfil complementario de Cocholgüe. *Contribuciones del Departamento de Geociencias N°5, Universidad de Concepción.* 29-64
- Brüggen, J. 1915.** El Cretáceo del Algarrobo y las supuestas relaciones entre las formaciones cretácea y Terciaria de Chile. *Sociedad Imprenta-Litografía Barcelona.* Santiago-Valparaíso, 15 p.

- Cabrera, A. & A. Willink. 1973.** Biogeografía de América Latina. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico - Departamento de Asuntos Científicos. Secretaría General de la OEA. Serie de Biología - Monografía n°13. 120 pp.
- Christophel, D.C. & D.R. Greenwood, 1989.** Changes in Climate and vegetation in Australia during the Tertiary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 58: 95-109.
- Di Castri, F. & E. Hajek. 1976.** Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile. 129 pp
- Dingle, R.V; Marensib, S.A. & M. Lavellea. 1998.** High latitude Eocene climate deterioration: evidence from the northern Antarctic Peninsula. *Journal of South American Earth Sciences* 11 (6): 571-579.
- Doubinger, J. 1972.** Evolution de la flore (pollen et espores) au Chili Central (Arauco) du Crétacé Supérieur au Miocène. *Comptes Rendus. Société de Biogéographie* 427: 17-25.
- Doubinger, J & P. Chotin. 1975.** Étude palynologique de lignites terciaries du bassin D' Arauco-Concepcion (Chili). *Rev. Española Micropal.* 7 (3): 549-565.
- Engelhardt, H. 1981.** Ueber Tertiarpflanzen von Chile. *Abhandl. Senckenberg. Naturf. Fes. Frankfurt. a. M.* 16:629-692.
- Florin, R. 1940.** The Tertiary fossil conifers of South Chile and their phytogeographical significance. *K. Svenska Vet. Akad. Randl. Tredje Ser. Stockholm* 19 (2): 120 páginas.
- Francis J.E. & I. Poole. 2002.** Cretaceous and Tertiary climates of Antarctica: evidence from fossil wood. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 182: 47-64.
- Frutos, J. 1967.** Palinología de los niveles carboníferos del Terciario de Arauco. Memoria para optar al título de Geólogo: Departamento de Geología y Geofísica. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas. Universidad de Chile. 131 pp.
- Frutos, J., Mencarini, P., Pincheira, M., Bourret, Y. & G. Alfaro. 1982.** Geología de la Isla Quiriquina. En *Actas III Congr. Geol. Chil. Concepción: F307-F338.*
- Fuenzalida, H. 1980.** Historia vegetacional de Chile. *Estudios geográficos: Homenaje a Dr. Humberto Fuenzalida. Notas mensuales del Museo de Historia Natural* 15(287): 21-39.
- Gayó, E. 2001.** Estudio de improntas terciarias y estimaciones paleoclimáticas en la zona de Concepción, VIII región del Bío-Bío, Chile. Seminario de título para optar al título profesional de Biólogo. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción. 52 pp.
- Greenwood, D. & S. Wing. 1995.** Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. *Geology* 23 (11): 1044-1048.
- Hinojosa, L.F. 1996.** Estudio Paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la Precordillera de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima de Austrosudamérica. Tesis de Magíster en Ciencias con Mención en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 156 pp.
- Hinojosa, L.F. & C. Villagrán. 1997.** Historia de los bosques del sur de Sudamérica I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural.* 70: 225-239.
- Hinojosa, L.F. 2003.** Fisonomía foliar y clima de las Paleofloras Mixtas del Terciario de Sudamérica. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Programa Ecología y Biología Evolutiva. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 207 pp.
- Landrum, L. 1981.** The phylogeny and geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Brittonia* 33 (1):105-129.

- Malumián, N. & A. Caramés. 1997.** Upper Campanian-Paleogene from the Río Turbio coal measures in southern Argentina: micropaleontology and the Paleocene/Eocene boundary. *Journal of South American Earth Sciences* 10 (2): 189-201.
- Martínez-Pardo, R. & J. Frutos. 1968.** Resultados palinológicos preliminares sobre el Terciario Lignitifero de Arauco Concepción. Ed. Ceccioni, G. *El Terciario De Chile, Zona Central*. Editorial Andrés Bello. 105-117.
- Moreno-Chacón, M.; Palma-Heldt, S. & M. Leppe. 2000.** Estudio de la arquitectura foliar de Angiospermas fósiles del Paleógeno de Cocholgué, VIII región (Chile). *Actas del XII Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile- XXVII Jornadas Argentinas de Botánica*. Concepción- Chile. *Gayana Botánica*. 57:54.
- Moreno-Chacón, M. 2000.** Estudio de la arquitectura foliar de Angiospermas fósiles del Paleógeno de Cocholgué, VIII región (Chile). Unidad de Investigación para optar al Grado Académico de Licenciado en Biología. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción. 30 pp.
- Moreno-Chacón, M.; Leppe, M.; & S. Palma-Heldt. 2001.** Arquitectura foliar y aproximaciones paleoclimáticas de improntas del paleógeno de Cocholgué, VIII Región, Chile. *Actas de la XIII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile. La Serena-Chile*. *Gayana Botánica*. 58(1):71.
- Muñoz Cristi, J. 1956.** Chile. En: Yenks, W.F (ed.). *Handbook of South American Geology*: 187-214. *Geol. Soc. Am. Mem.* 65.
- Oberdorfer, E. 1960.** Pflanzensoziologische studien in Chile. Ein Vergleich mit Europa. *Flora et Vegetatio Mundi* 2: 1-208
- Palma-Heldt, S & S. Collao. 1978.** Estudio geoquímico y paleopalínológico en mantos carboníferos y rocas encajadoras del Miembro Lota de la Formación Curanilahue. Terciario de Arauco - Concepción, Chile. I Convenio Universidad de Concepción - ENACAR (circulación restringida). 181 pp.
- Palma-Heldt, S. 1980a.** Contribución al conocimiento palinológico de los mantos carboníferos del Terciario de Arauco - Concepción, Chile. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*. Buenos Aires - Argentina 2: 175 - 189.
- Palma-Heldt, S. 1980b.** Nuevos antecedentes en el estudio palinológico de los mantos carboníferos del Terciario de Arauco-Concepción, Chile. *Actas Paleobotánica e áreas afins na America do Sul. Contribuicoes a Segunda Reunião de Paleobotánicos y Palinologos*. Sao Paulo, 1979:161-168.
- Palma-Heldt, S. 1984.** Investigación paleobotánica de la secuencia terciaria en la zona carbonífera de Arauco. II Convenio Universidad de Concepción - ENACAR. (Circulación restringida).
- Palma-Heldt, S., Villablanca, D., Villacura, B. & M. Vargas. 1997.** Palinoflora, ambiente y clima durante el Paleógeno en la Cuenca Carbonífera de Arauco, Chile. *Actas resúmenes del VIII Simposio de Paleobotánica y Palinología*. Mendoza. 38 pp.
- Palma-Heldt, S. 1998.** El Paleógeno de la Cuenca Carbonífera de Arauco: Palinoflora, paleoambiente y paleoclima. *Ameghiniana. Rev. De la Asociación Paleontológica Argentina*. 23 - 50pp.
- Pearson, P. & M. Palmer. 2000.** Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature* 406: 695-699.
- Pineda, V. 1983.** Evolución Paleogeográfica de la Península de Arauco durante el Cretácico Superior-Terciario. Memoria para optar al Título De Geólogo. Departamento de

- Geología y Geofísica. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas. Universidad de Chile. 267 pp.
- Raven, P.H. 1971.** The relationship between "mediterranean" floras. En Davis, P.A; Harper, P.C. and I.C. Hedge (eds). Plant life of South - west Asia. Bot. Soc. Edinburgh, Edinburgh. 119-134 pp.
- Romero, E. 1978.** Paleocología y Paleofitogeografía de las Tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15: 209-227.
- Romero, E. 1986.** Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 449-461.
- Rull, V. 1999.** Palaeofloristic and palaeovegetational changes across the Paleocene/Eocene boundary in northern South America. *Review of Palaeobotany and Palynology* 107 (1-2): 83-95.
- Schmithüsen, J. 1956.** Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geog Abh* 17:1-86.
- Solbrig, O; Cody, ML; Fuentes, ER; Glanz, W; Hunt, JH. & AR. Moldenke. 1977.** The origin of the Biota. En Mooney HA (ed) *Convergent evolution in Chile and California: Mediterranean climate ecosystems.* Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, PA :13-26
- Suárez, M; de la Cruz, R. & A. Troncoso. 2000.** Tropical/subtropical Upper Paleocene-Lower Eocene fluvial deposits in eastern central Patagonia, Chile (46° 45'S). *Journal of South American Earth Science* 13: 527-536.
- Svensen, H., Sverre P., Malthes-Sørensen A., Jamtveit B., Myklebust R., Eidem T., & S. Rey. 2004.** Release of methane from a volcanic basin as a mechanism for initial Eocene global warming. *Nature* 429: 542-545.
- Tanai, T. 1986.** Geological notes on the fossil localities. *J. Fac. Sci Hokkaido Univ. Ser 2*:9-31.
- Tavera, J. 1942.** Contribución al estudio de la estratigrafía y Paleontología del Terciario de Arauco. *An. I. Cong. Panam. Ing. Min. Geol.* Santiago. Tomo II: 580-632.
- Troncoso, A. 1987.** FLORA I. Enciclopedia temática de Chile. Sociedad Editora Revista Ercilla. Santiago de Chile. 160 pp.
- Troncoso, A. 1992.** La taoflora terciaria de Quinamávida (VII región). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile* 43: 155-178.
- Troncoso, A. & E. Romero, 1998.** Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. In Fortunato, R. y Bacigalupo, N. (ed.) "Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica". *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.* Vol. 68. 514pp.
- Troncoso A., Suárez M., De la Cruz R. & S. Palma-Heldt. 2002.** Paleoflora de la Formación Ligorio Márquez (XI Región, Chile) en su localidad tipo: sistemática, edad e implicancias paleoclimáticas. *Revista Geológica de Chile.* 29: 113-135.
- Villagrán, C. 1995.** Quaternary History of the Mediterranean Vegetation of Chile. En: Arroyo, MTK., Zedler, P., Fox, M (eds.). *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia.* *Ecological Studies* Vol 108: 3-20 pp.
- Villagrán, C & L.F. Hinojosa. 1997.** Historia de los bosques del sur de Sudamérica II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural.* 70: 241-267.
- Wilf, P. 2000.** Late Paleocene - Early Eocene climate change in southwestern Wyoming: Paleobotanical analysis. *G.S.A. Bulletin* 112(2): 292-307.
- Wilf P., Cuneo R., Johnson, K.R., Hicks J., Wing S. & J.D. 2002.** High Plant diversity in Eocene South America: evidence from Patagonia. *Science* 300: 122-125.

- Wing, S.L. & D.R. Greenwood. 1993.** Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene. *Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B.* 341: 243-252.
- Wolfe, J. 1971.** Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 9: 27-57.
- Yoshida, A. 1990.** Preliminary notes on the palynological remnants from Mina Ligorio Márquez, Chile Chico, Chile. In: Nishida, M. (ed.). A report of the Paleobotanical survey to Patagonia, Chile (1988). *Fac. Sci. Chiba Univ., Japan.* Pp. 12-15.
- Zachos, J.C; Lohmann, K.C; Walker, J.C.G. & S.W. Wise. 1993.** Abrupt climate change and transient climates during the Paleogene: A marine perspective. *The journal of Geology* 101: 191-213.
- Zachos, J; Pagani, M; Sloan, L; Thomas, E. & K. Billups. 2001.** Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 M.a to present. *Science* 292: 686-693.

CAPITULO 2

TAXONOMÍA, FISIONOMÍA FOLIAR Y CLIMA DE UNA TAFOFLORA DEL PALEÓGENO DE ARAUCO: CALETA COCHOLGUE

2.1- INTRODUCCION

Una de las características de los actuales bosques chilenos es el carácter relictual de su flora, una consecuencia de la larga historia de aislamiento geográfico y contracción areal que ha experimentado durante el Terciario superior y Cuaternario (Schmithüsen 1956, Villagrán & Hinojosa 1997, Hinojosa 2003). Esto se expresa en su elevado nivel de endemismo, disyunciones con distantes territorios, a distintos niveles taxonómicos, y mezcla de elementos fitogeográficos de diversa procedencia. Una de las regiones chilenas con mayor riqueza de especies forestales, mezcla de elementos fitogeográficos y concentración de endemismos corresponde a la región con clima mediterráneo de Chile Central, entre los 30° S y 38° S (Villagrán & Hinojosa 1997).

Entre las numerosas hipótesis propuestas para explicar el origen, composición y diversidad de la flora boscosa de la región mediterránea de Chile, destacan las que atribuyen estas características a la confluencia y persistencia de los distintos linajes que poblaron el sur de Sudamérica durante el Terciario (Schmithüsen 1956, Raven 1971, Solbrig *et al.* 1977, Landrum 1981, Arroyo *et al.* 1995, Villagrán & Hinojosa 1997). Los pocos antecedentes paleobotánicos existentes para la región son consistentes con estas apreciaciones. Así, el afloramiento de Cerro Los Litres (33° 18' S, Hinojosa, 1996), de edad Mioceno inferior-medio, registra la presencia del elemento florístico característico de los actuales bosques esclerófilos que dominan la región. A nivel genérico, la taoflora de Los Litres se caracteriza por el predominio de taxa endémicos y afines a los subtrópicos de Sudamérica, documentando así las vinculaciones que tuvo en el pasado la flora chilena con otros bosques del continente, antes del levantamiento final de los Andes.

Otra región fosilífera importante en la actual región mediterránea de Chile Central-sur corresponde al núcleo de taofloras del Paleógeno de Arauco. Una de las taofloras más destacadas corresponde a Lota-Coronel (37° S, Miembro Lota de la Formación Curanilahue), con edad Eoceno inferior, establecida en base al contenido fosilífero de Gastrópodos y Bivalvos (Brüggen 1915, Tavera 1942), y de acuerdo a interpretaciones petrográficas y sedimentológicas de sondajes realizados en la Cuenca de Arauco (Muñoz Cristi 1956, Pineda 1983). La composición taxonómica de esta taoflora corresponde a un espectro tropical (Engelhardt 1891, Berry 1922, Florin 1940, Frutos 1967, Martínez-Pardo *et al.* 1968, Doubinger 1972, Doubinger & Chotin 1975, Palma-

Heldt & Collao 1978, Palma-Heldt 1980a y b, 1984, 1998, Palma-Heldt *et al.* 1997). Sobre la base de su composición taxonómica y fitogeográfica actual de los taxa, el sitio fosilífero ha sido integrado a la llamada Paleoflora Neotropical (Romero 1978, 1986, Hinojosa & Villagrán 1997), red denominada Paleoflora Gondwánica Occidental en el marco de la nueva propuesta paleofitogeográfica de Hinojosa (2003). Estudios geológicos realizados en las cercanías de la Cuenca de Arauco, sugieren que la flora de Lota-Coronel estaría estratigráficamente relacionada con la localidad fosilífera de Caleta Cocholgüe (36° 35' S, Biró 1982, Frutos *et al.* 1982, Tanai 1986, Gayó 2001). Concordantemente, estudios paleobotánicos preliminares de Caleta Cocholgüe (Moreno-Chacón *et al.*, 2000, 2001, Moreno-Chacón 2000, Gayó 2001) sugieren que, tal como Lota-Coronel, la flora de Cocholgüe tiene un carácter tropical y estuvo asociada a un clima mucho más cálido y húmedo al que actualmente impera en el área.

De acuerdo a los esquemas paleofitogeográficos propuestos para el Terciario de Austrosudamérica (Romero 1978, 1986, Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso & Romero 1998, Hinojosa 2003), en el Cono sur de Sudamérica existieron floras tropicales (Paleoflora Neotropical o Paleoflora Gondwánica Occidental) durante el lapso Cretácico superior-Paleoceno superior. Tal paleoclima es consistente con un desplazamiento hacia el sur del cinturón tropical del Hemisferio Sur en este tiempo, con predominancia de una circulación oceánica longitudinal (Hinojosa & Villagrán 1997, Villagrán & Hinojosa 1997), y con un evento de calentamiento documentado al nivel global denominado “Máximo Termal del Límite Paleoceno-Eoceno” (Zachos *et al.* 1993, Malumián & Caramés 1997, Bains *et al.* 2000, Pearson & Palmer 2000, Wilf 2000, Zachos *et al.*

2001, Francis & Poole 2002, Hinojosa 2003). Estas floras neotropicales habrían extendido hacia el sur al menos hasta 46°S, como se desprende del espectro florístico de la tafoflora de Ligorio Márquez (46° 45' S) de edad Paleoceno superior - límite Paleoceno-Eoceno, la cual se ha considerado correlacionada con la flora de Lota-Coronel (Suárez *et al.* 2000, Troncoso *et al.* 2002).

Por otra parte, los esquemas paleovegetacionales postulan que durante el Eoceno inferior las floras cálidas del lapso Cretácico-superior-Paleoceno habrían sido reemplazadas, en Chile Central y en la Patagonia argentina, por la Paleoflora Mixta (Romero 1978, 1986, Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso & Romero 1998) o Subtropical Gondwánica (Hinojosa 2003). Este cambio florístico es consistente con la ocurrencia de un evento de calentamiento, no obstante menos húmedo que al registrado durante el límite Paleoceno-Eoceno (Hinojosa 2003), y el cual se le ha denominado como "Óptimo climático del Eoceno inferior" (Wolfe 1971, Romero 1986, Christophel & Greenwood 1989, Wing & Greenwood 1993, Zachos *et al.* 1993, Greenwood & Wing 1995, Dingle *et al.* 1998, Rull 1999, Pearson & Palmer 2000, Wilf 2000, Zachos *et al.* 2001, Hinojosa 2003, Svensen *et al.* 2004). El desarrollo de Paleofloras mixtas durante el Eoceno inferior es evidenciado tanto en tafofloras del sur de Argentina, como Laguna del Hunco (42° 27' S, Berry 1925, Wilf *et al.* 2002) y Río Pichileufú (41° S, Berry 1938), como en la flora de Quinamávida en Chile Central (35° 47' S; Troncoso, 1992).

Considerando estos antecedentes resulta evidente que las floras de Arauco del Eoceno inferior son florísticamente divergentes, con respecto a las restantes tafofloras coetáneas de Chile y Argentina. En efecto, los modelos paleofitogeográficos predicen

que debieran existir Paleofloras Mixtas (o Subtropical Gondwánicas) durante el Eoceno inferior cuando las taofloras de Caleta Cocholgüe y Lota-Coronel se desarrollaron. Si esto es cierto, cabe preguntarse ¿Por qué las taofloras de Arauco del Eoceno inferior registran un espectro florístico correspondiente al de las taofloras neotropicales (o Gondwánicas Occidentales) que poblaron la región durante Cretácico Superior-Paleoceno? ¿Se puede incluir la taoflora de Caleta Cocholgüe en este complejo neotropical? Con estas preguntas en mente, en el presente trabajo se lleva a cabo un análisis taxonómico y fisionómico-foliar de la taoflora Caleta Cocholgüe (36° 35' S), localizada en la costa de la actual zona climática mediterránea, y relacionada al complejo Paleógeno de Arauco en la literatura. Sobre la base de la composición y paleoclima asociado a esta taoflora se espera establecer su posición, en el marco de los modelos paleofitogeográficos propuestos para el Paleógeno de Sudamérica, y evaluar su relación con la taoflora de Lota y Coronel y otras floras tropicales del continente. De esta manera se espera contribuir al conocimiento de las Paleofloras precursoras de la actual flora de Chile Central.

2.2- ÁREA DE ESTUDIO

La localidad de estudio, Caleta Cocholgüe, se localiza en el sector nororiental de la Bahía de Concepción, al norte de la ciudad de Tome (VIII Región del Bío-Bío), entre las coordenadas 36° 35' S y 72° 58' W (Fig. 1.1). La región del Bío-Bío presenta actualmente un clima de transición mediterráneo-templado, exhibiendo una estación seca en verano y otra húmeda durante el invierno. Esta estacionalidad en precipitaciones

está determinada por el ciclo anual del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur (ASPS, Aceituno 1990). Así, durante los meses estivales, la actividad anticiclónica se fortalece y el ASPS desplaza hacia el sur su zona de influencia, generando una estación seca. En contraste, durante los meses de invierno el ASPS presenta su máxima penetración hacia el norte, permitiendo precipitaciones procedentes de los vientos del oeste de las latitudes templadas sobre la región de Chile Central (Aceituno, 1990).

Los montos de precipitaciones anuales registrados para la región bordean los 1308 mm anuales, concentradas entre los meses de Abril a Noviembre (Di Castri & Hajek 1976). Mientras que la temperatura media anual registrada es de 12.4°C, con una oscilación térmica anual de 11.6°C (Di Castri & Hajek 1976).

La vegetación del sector se encuentra bastante perturbada, estando gran parte del área cubierta por *Pinus radiata* y *Teline monspessulana*. No obstante, en algunas quebradas aún persisten una formación vegetacional transicional entre la flora típicamente esclerófila y restos de bosque templado lluvioso (Cavieres *et al.* 2004). De acuerdo a Baeza *et al.* (1997) y Parra (com. pers.) las especies más comunes corresponden a: *Gomortega keule*, *Peumus boldus*, *Myrceugenia exsucca*, *Lithrea caustica*, *Nothofagus obliqua*, *Podocarpus saligna*, *Persea lingue*, *Weinmannia triscoperma*, *Lomatia hirsuta*, entre otras.

Tanto en la Bahía de Concepción como en el Golfo de Aruco (37° 08' S y 73° 08' W), afloran estratos terciarios, cuyos sedimentos constituyen la Formación Curanilahue, la cual está subdividida en 3 Miembros (Muñoz Cristi 1946):

- **Miembro Lota:** serie continental, depositada en un ambiente fluvial, lagunar-pantano, desarrollado sobre planicies aluviales costeras. Presenta 9 mantos de carbón intercalados con areniscas, arcillolitas y pizarras, presenta abundantes restos vegetales. Los mantos son explotados en las minas submarinas de Lota y Schwager. Espesor máximo 170 metros.
- **Miembro Intercalación:** serie marina. Espesor máximo 100 metros.
- **Miembro Colico:** serie continental depositada en un ambiente fluvial, lagunar-pantano, desarrollado sobre planicies aluviales costeras. Presenta mantos de carbón explotados en el sector oriental de la península de Arauco. Espesor máximo 170 metros.

El Miembro Lota, inicialmente fue asignado al Mioceno (Engelhardt 1891, Berry 1922). No obstante, interpretaciones de su composición florística posteriores sugieren una edad Paleoceno superior (Hünicken 1967, Doubinger & Chotin 1975, Romero 1978, Villagrán & Hinojosa 1997, Troncoso & Romero 1998). En contraste, estudios palinológicos (Palma-Heldt 1980a y 1980b, 1984) y estudios paleontológicos de Brüggen (1915) y Tavera (1942), basados en la asociación faunística de Gastrópodos y Bivalvos, le asignan una edad Eoceno inferior. Asimismo, estudios geológicos (Muñoz Cristi 1956, Pineda 1983), basados en la interpretación petrográfica y sedimentológica de sondajes realizados en la Cuenca de Arauco, asignan una edad Eoceno inferior a la Formación Curanilahue, argumentando que el Paleoceno no está representado en la secuencia Cenozoica inferior de Arauco, correspondiendo a un hiatus. En efecto, de

acuerdo a Pineda (1983), durante el Paleoceno la Cuenca es afectada por una emersión que interrumpe la sedimentación marina a causa de movimientos epeirogénicos, atribuibles a una fase diastrófica Larámica.

Biró (1982), describe para Caleta Cocholgüe, como para el resto de la franja costera comprendida entre Dichato y la ciudad de Concepción, areniscas y lutitas terciarias con abundantes restos vegetales fósiles y delgados mantos de carbón (Fig. 1.2). De acuerdo al autor, estos estratos, que sobreyacen a la Formación Quiriquina (Cretácico superior), corresponderían al Miembro Lota de la Formación Curanilahue.

2.3- MATERIALES Y METODOS

2.3.1- Colecciones examinadas

Las improntas foliares de la tafoflora de Caleta Cocholgüe (36° 35`S 72° 58`S) examinadas en este estudio pertenecen a tres colecciones, identificadas con la siguiente nomenclatura: a- **Ch**: recolectada por la autora en una campaña de terreno realizada en Noviembre de 2003. b- **Q y Ter-C**: colección del Museo de Paleontología del Departamento Ciencias de la Tierra, Universidad de Concepción. c- **Co**: colección facilitada por el Dr. Luis Felipe Hinojosa de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile.

2.3.2- Descripciones morfológicas

Las improntas fueron analizadas en el Laboratorio de Palinología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Para ello fueron limpiadas manualmente utilizando un punzal fino, y fotografiadas con una cámara digital. Los especímenes fueron examinados bajo una lupa estereoscópica. Sobre las fotografías se destacaron las características foliares. En la descripción morfológica se utilizó la nomenclatura de arquitectura foliar de Hickey (1974). Entre otros caracteres, se consideró la forma de la hoja, tipo de ápice y base, tipo de margen, tipo de dientes, tipo de venación y presencia/ausencia de vena intramarginal (Fig. 1.3). En el Anexo 1 se listan y definen todos los caracteres considerados. De acuerdo a similitudes morfológicas los especímenes fueron agrupados en morfotipos. En la descripción de cada uno de ellos se detallan los caracteres de la arquitectura foliar, material estudiado y número de fragmentos.

2.3.3- Determinación taxonómica

La determinación taxonómica de los morfotipos se realizó por comparación de nuestras descripciones morfológicas con las de taxa determinados para otras taofloras terciarias del sur de Sudamérica, a saber: Lota-Coronel (Engelhardt 1981, Berry 1922), Ligorio Márquez (Troncoso *et al* 2002), Laguna del Hunco (Berry 1925), Pichileufú (Berry 1938), Río Turbio (Hünicken 1967); Península Fildes (Troncoso 1986), Goterones (Troncoso 1991), Boca Pupuya (Troncoso 1991), Quinamávida (Troncoso 1992), Los Litres (Hinojosa 1996), Las Águilas (Hinojosa 1996). Además, se consideró la

morfología foliar de taxa actuales (Barrera 1992) y colecciones de referencia pertenecientes a la autora y a los Drs. Luis Felipe Hinojosa y Claudio Latorre.

Los especímenes identificados se ordenaron de acuerdo al sistema de clasificación para Magnoliophytas propuesto por Cronquist (1981). Los ejemplares cuya afinidad no fue posible asignar fueron considerados *Incertae Sedis*.

2.3.4- Análisis fisionómico-climático

Las estimaciones paleoclimáticas basadas en modelos fisionómicos-climáticos asumen que existe correlación entre los caracteres morfológico de las hojas de Angiospermas Dicotiledóneas leñosas con distintas variables climáticas (Bailey & Sinnott 1915, Wolfe 1971, 1993, 1995, 1998, Parkhurst & Loucks 1972, Dolph & Dilcher 1979, Givnish 1979, Wing & Greenwood 1993, Roth *et al.* 1995, Monsbrugger & Roth 1996, Baker-Brosh & Peet 1997, Wilf 1997, Wilf *et al.* 1998). La relación entre la fisonomía foliar y clima es la impronta de los procesos fisiológicos, determinados por las precipitaciones y temperaturas (Givnish 1979). El supuesto del análisis fisionómico-climático reside en que la fisonomía de la vegetación es independiente de la historia evolutiva de los linajes, y se aproxima a un fenotipo óptimo para cada condición climática (Jordan, 1997).

En esta tesis se han empleado los modelos fisionómicos-climáticos univariados y multivariados. En los primeros, la estimación de una variable climática es en función de una sólo carácter foliar (Weimann *et al.* 1998). Por su parte, en los modelos multivariados, la predicción de una variable climática es en función de múltiples caracteres (Weimann *et al.* 1998). Principalmente, en este trabajo hemos empleado las

modalidades multivariadas regresiones lineales múltiples (RLM) y Climate-Leaf Analysis Multivariate Program (CLAMP). Las RLM corresponden a una extensión de las regresiones lineales simples, donde la respuesta de una variable climática es en función de más de un carácter fisionómico (Weimann *et al.* 1998). Mientras que CLAMP, modelo desarrollado por Wolfe (1993, 1995), relaciona 31 caracteres foliares de Dicotiledóneas leñosas actuales de localidades modernas del Hemisferio Norte y Asia con variables climáticas a través de un análisis de gradientes directo de correspondencia canónica (Ter Braak 1986).

Sobre la base de la descripción morfológica de 40 morfotipos identificados en Caleta Cocholgüe se elaboró una matriz de datos fisionómicos foliares. Para esto se consideraron los caracteres foliares consignados en la base de datos CLAMP3B SA (Hinojosa 2003, Anexo 2), la cual incluye los datos fisionómicos y climáticos de 144 localidades actuales del Hemisferio Norte y Asia (Wolfe 1995), de 12 sitios de Bolivia (Gregory-Wodzicki 2000) y de 5 localidades de la Cordillera de la Costa de Chile Central (Hinojosa 2003). Un examen preliminar de los caracteres fisionómicos de la tafoflora del área de estudio destaca elevadas proporciones de hojas de borde entero (77%), hojas de gran tamaño foliar (59%), y de formas foliares ovadas (57%) a elípticas (43%). Dado que la tafoflora en estudio tiene sesgo de mala preservación de algunos caracteres tales como ápices y bases foliares, se establecieron correlaciones entre los caracteres fisionómicos foliares mejor representados en nuestra tafoflora (tipo de margen, tamaños foliares, formas foliares), y las distintas variables climáticas contenidas en la base de datos CLAMP3B SA. Para esto se estimó coeficientes de correlación (r) en

una matriz de Pearson empleando el software SIMSTAT para Windows, 32-bit versión 2.5.

Luego, los caracteres que resultaron significativamente correlacionados con algún parámetro climático (Anexo 3), fueron seleccionados para realizar un análisis de regresiones múltiples con el método “Forward selection”. Por medio de este procedimiento se obtuvieron todos aquellos caracteres fisionómicos que mejor explican las variaciones de temperatura y precipitación.

Como lo muestran nuestros resultados (tablas 1.1 y 1.2), los parámetros climáticos son explicados por más de un carácter fisionómico, a excepción de la variable precipitación media anual (PMA). Así, en esta tesis se aplicó el modelo univariado para la estimación de la precipitación media anual (PMA), donde la correlación se expresa como una regresión lineal simple entre el promedio del Ln del promedio del área foliar y la variable climática PMA (Wilf *et al.* 1998). El monto de PMA se obtuvo reemplazando el valor del promedio del Ln área foliar de Caleta Cocholgüe en la ecuación propuesta por Hinojosa (2003, tabla 1.2).

Si bien en la literatura se ha difundido ampliamente el uso del modelo univariado para la estimación de temperatura media anual (TMA) en función del porcentaje de hojas con borde entero (Wolfe 1979, Greenwood 1992, Wing & Greenwood 1993, Wilf 1997, 2000, Greenwood & Wing 1995, Wilf *et al.* 1998, Greenwood *et al.* 2004), nuestros resultados sugieren que esta variable es explicada por más de un carácter fisionómico (tabla 1.1).

Sobre la base del análisis de “Forward selection”, se seleccionaron las combinaciones de los caracteres fisionómicos para la estimación de las variables de temperatura (tabla 1.1) y precipitaciones (tabla 1.2), en base a regresiones lineales múltiples (RLM). Dado que sólo se consideró los caracteres foliares mejor representados en Caleta Cocholgüe, los modelos RLM obtenidos en esta tesis para las distintas variables climáticas, difieren a los propuestos previamente en la literatura (Wing & Greenwood 1993, Gregory 1994, Gregory & McIntosh 1996). No obstante, existe concordancia en que el carácter margen entero constituye un importante componente de las estimaciones de las variables relacionadas con temperatura (Bailey & Sinnott 1915, Wolfe 1971, 1993, 1995, Dilcher 1973, Dolph & Dilcher 1979, Greenwood 1992, Wing & Greenwood 1993, Gregory & McIntosh 1996, Jordan 1997, Wilf 1997, 2000, Weimann *et al.* 1998). Asimismo, el carácter tamaño foliar constituye un buen predictor de variables relacionadas con precipitaciones, coincidiendo con las apreciaciones de Dilcher (1973), Givnish (1984) y Wilf *et al.* (1998).

Finalmente, se aplicó un análisis de correspondencia canónica sobre los parámetros climáticos y todos los caracteres fisionómicos consignados en la base de datos CLAMP3B SA. Para llevar a cabo este análisis se empleó el software CANOCO versión 4 para Windows (Ter Braak & Smilauer 1998). El valor de los parámetros climáticos se obtuvo por medio de una regresión entre un vector de un parámetro climático dado y la proyección ortogonal de Caleta Cocholgüe sobre este vector. Posteriormente en las ecuaciones de la regresión propuestas por Hinojosa (2003, tabla

1.3) se reemplaza el valor del vector para el sitio y se obtiene el monto de la variable climática.

2.3.5- Afinidades fitogeográficas

Se evaluó el nivel de afinidad fitogeográfica entre Caleta Cocholegüe y las floras tropicales y mixtas del Paleógeno del sur de Sudamérica (tabla 1.4, Fig. 1.4), a través de un análisis de conglomerados. Las floras tropicales consideradas corresponden a Lota-Coronel (37°S, Eoceno inferior) y Ligorio Márquez (46° 45`S, Paleoceno superior-límite Paleoceno-Eoceno), las cuales constituyen los únicos registros de microfósiles vegetales de carácter tropical disponibles para el Paleógeno de Sudamérica. Por otra parte, se consideraron las tafofloras mixtas del Eoceno inferior: Quinamávida (35° 47`S) de Chile Central, y las floras de la Patagonia Argentina, Laguna del Hunco (42° 20`S), y Río Pichileufú (41°S).

Para establecer comparaciones fitogeográficas entre Caleta Cocholegüe y las tafofloras seleccionadas se estimó el porcentaje de elementos fitogeográficos presentes en cada una de ellas. Se excluyó el elemento de amplia distribución ya que no proporciona información acerca de la procedencia y carácter climático de una Paleoflora. La clasificación de las especies en elementos fitogeográficos, presentes en cada afloramiento se realizó de acuerdo a los criterios establecidos en el Capítulo 3 de esta tesis. Las comparaciones fitogeográficas se llevaron a cabo utilizando un análisis de conglomerados utilizando el software estadístico MVSP 3.1 y empleando el método de agrupación UPGMA.

El índice de similitud utilizado sigue a Gower (1971). Este índice agrupa las tafofloras tanto de acuerdo a la composición fitogeográfica como a la importancia relativa de los elementos. Para verificar la significancia estadística de este análisis se realizó un análisis de “Bootstrap” (95% confianza y 100 randomizaciones) en el software estadístico POPTOOLS 2.6.

2.4-RESULTADOS

2.4.1- Composición taxonómica

En la flora de Caleta Cocholgüe fue posible identificar 40 morfotipos distintos. Solamente 20 de ellos pudieron ser asignados organoespecies conocidas. Los restantes 20 morfotipos fueron consignados como *Incertae sedis* (posición incierta, Anexo 4). La asignación a géneros actuales de gran parte de las organoespecies determinadas se hizo considerando solamente las similitudes de las características foliares, razón por la cual las categorías no siempre pueden corresponder a grupos con significado biológico. En un caso específico, sabemos que la asignación a un género actual corresponde solamente a una simplificación metodológica. Este es el caso de las organoespecies descritas como *Cinnamomum* sp., un morfotipo usado estrictamente como indicador paleobotánico para integrar morfologías que exhiben una gran variabilidad y que pueden corresponder en realidad a más de un género de la familia Lauraceae. En este sentido, fue utilizada la categoría “*Cinnamomum*” por Troncoso *et al.* (2002), el autor que seguimos en la determinación de este taxón en la flora de Caleta Cocholgüe.

A continuación se entrega la descripción de cada una de las organoespecies clasificadas.

FAMILIA ANNONACEAE

aff. *Annona infestans* Berry, 1938

Lámina 1, Figura A

Fragmento casi completo de una hoja de 7,9 cm de largo y 4,0 cm de ancho. Forma ovada. Ápice ausente. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma eucamptódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido curvado hacia el ápice. 4 pares de venas secundarias de tamaño fuerte, disposición alterna, y ángulo de divergencia agudo moderado (40° - 50°), siendo las venas superiores más obtusas. Recorrido curvado uniforme con radio de curvatura pronunciado.

Nuestro ejemplar exhibe afinidades con la especie *Annona infestans* registrada en Río Pichileufú (Berry 1938). Las coincidencias se dan en el tamaño, forma, tipo de margen, tipo de venación, recorrido curvado de la vena media, y características de las venas secundarias (número de pares, tamaño, ángulo de divergencia, recorrido). Sin embargo, nuestro espécimen se diferencia de los registrados en Río Pichileufú, en que estos últimos presentan vena media fuerte, y algunos nervios secundarios presentan disposición opuesta.

Material: Q-2343

FAMILIA LAURACEAE**aff *Persea macrophyloides* Engelhardt, 1891**

Lamina 1, Figura B

Fragmentos de tamaño entre 3,6-11,0 cm y 2,0-6,9 cm de ancho. Forma ovada. Ápice ausente. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, eucamptódroma a broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Al menos 5 pares de venas secundarias alternas a subopuestas con ángulo de divergencia agudo moderado (55°) hacia la base, y agudo angosto (44° - 45°) hacia el ápice. Recorrido curvado uniforme, uniéndose a la secundaria supradyacente por medio de nervios terciarios, algunos forman arcos camptódromos en ángulo recto a obtuso. Vena intersecundaria simple, ramificándose en "Y". Venas terciarias con ángulo de origen agudo-agudo a recto, recorrido sinuoso a derecho, relacionadas con la vena media en forma oblicua.

Nuestro espécimen exhibe afinidad con *Persea macrophyloides* descrita por Engelhardt (1891) para la flora de Lota-Coronel. Las coincidencias se dan en el tamaño, forma, recorrido de la vena media, tipo de venación, y características de las venas secundarias (número de pares, disposición, recorrido, y ángulo de divergencia). Sin embargo nuestros ejemplares difieren de los descritos por Engelhardt en el tamaño de la vena media, siendo en los nuestros más delgada, y en la presencia ocasional de arcos camptódromos en la porción media de la hoja.

De acuerdo a Engelhardt, *P. macrophyloides* estaría relacionada con *P. americana* (syn. *P. gratissima*), distribuida actualmente en Centroamérica. Nosotros

hemos realizado estas comparaciones, y nos percatamos que existe una gran variabilidad dentro de *P. americana* en cuanto a tamaño (con rango 6-24 cm de largo, 4-12,3 cm de ancho) y formas, desde ovadas, elípticas hasta oblongas. Nuestros especímenes exhiben notables coincidencias con las hojas ovadas de tamaño intermedio, en cuanto a los patrones de venación (variando de eucamptódroma a broquidódroma), y características de las venas secundarias y terciarias. No obstante, *P. americana* presenta nervio medio más fuerte y prominente que los observados en nuestros especímenes.

El género *Persea* presenta 150 especies distribuidas actualmente en las regiones tropicales del globo (Willis 1973). Corresponde a un elemento fitogeográfico Pantropical.

Material: Ch-10, Ch-47, Ch-43, Ch-56(2), Ch-18, Ch-30, Q-2591, Q-2625

aff. *Persea microphylla* Engelhardt, 1891

Lamina 1, Figura C

Hoja de tamaño 4,9 cm de largo y 2,0 cm de ancho. Forma elíptica. Ápice ausente. Base aguda. Margen entero.

Venación pinnada camptódroma, eucamptódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido curvada. 5 pares de venas secundarias, de grosor moderado, y disposición alterna a subopuesta. Venas secundarias superiores con ángulo de divergencia agudo moderado (46°), y recorrido curvado uniforme, uniéndose a la ramificación de la vena supradyacente a través de venas de menor orden. Par basal con ángulo de divergencia más obtuso (55°), y con recorrido levemente recto. Venas

terciarias con ángulo de origen obtuso-agudo, recorrido ligeramente sinuoso, y relacionadas con la vena media en forma oblicua. Venas cuaternarias y quinquenarias con trayectoria al azar.

Nuestro espécimen exhibe afinidad con la especie *Persea microphylla* descrita por Engelhardt (1891) para la flora de Lota-Coronel. Las correspondencias se dan en la forma, tamaño, y características de las venas secundarias (disposición, tipo de venación, número, ángulo de divergencia, recorrido de las secundarias superiores, y recorrido ligeramente recto del par basal). No obstante, nuestro espécimen difiere del ejemplar descrito por Engelhardt en los tamaños de la vena primaria y nervios secundarios. En efecto, nuestro espécimen presenta nervios más gruesos.

Material: Q-3046

aff. *Persea*

Lamina 1, Figura D

Hoja de tamaño 8,9 cm de largo y 4,0 cm de ancho. Forma elíptica. Ápice agudo. Base aguda ancha. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, eucamptódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecha, no ramificada. 6 pares de venas secundarias con disposición alterna a subopuesta, y con ángulo de divergencia agudo moderado (50°-60°), siendo las venas superiores más obtusas. Par basal opuesto, distanciado del grupo superior de venas secundarias, y con ángulo de divergencia agudo angosto (35°). Todas presentan recorrido curvado abrupto.

Nuestro espécimen presenta afinidad con *Persea lingue* actual, especie actual endémica de Chile, distribuida desde el río Aconcagua a Chiloé (Hoffmann 1997). De la descripción de los caracteres foliares entregada por Barrera (1992) para *P. lingue*, se desprende que existe una gran variabilidad en cuanto a tamaño, formas (desde elíptica a obovada), tipos de ápice y base. Nuestro ejemplar exhibe afinidad con las hojas de *P. lingue* de forma elíptica, tamaño intermedio, con ápice agudo y base anchamente aguda. De estas comparaciones con el material actual de *Persea lingue* se desprenden algunas diferencias con nuestro espécimen, particularmente en lo referente a la mayor distancia entre el primer y segundo par de las venas secundarias observada en el material fósil. Ninguna de las especies fósiles descritas para Lota-Coronel tampoco exhiben esta mayor distancia entre el primer y segundo nervio secundario. Por lo anterior, consideramos que el ejemplar recuperado para Caleta Cocholgué corresponde a una especie del género *Persea*.

Material: Q-3050

cfr. *Nectandra patagonica* Berry

Lamina 1, Figura E

Hojas de tamaño entre 8,9-11,0 cm de largo y 2,3-3,0 cm de ancho. Forma anchamente ovada lanceolada. Ápice agudo. Base ligeramente obtusa. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma eucamptódroma, haciéndose broquidódroma hacia el ápice. Vena primaria de tamaño fuerte, recorrido derecha, no ramificada. Ocho a seis pares de venas secundarias con disposición alterna a subopuesta, y ángulo de

divergencia agudo moderado (45° - 55°), siendo ligeramente más obtusas las venas superiores. Recorrido curvado uniforme, en el caso de las venas superiores que forman arcos broquidódromos, estas se unen a la secundaria supradyacente en ángulo agudo. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-recto a obtuso, recorrido sinuoso a derecho y relacionadas con la vena media en forma oblicua.

Los cuatro ejemplares observados tienen correspondencia con los ejemplares descritos por Troncoso (1992) para la tafoflora de Quinamávida y asignados a *N. prolifica*, especie que también ha sido registrada para nuestra tafoflora. Sin embargo, nuestros ejemplares y el de Troncoso difieren en una serie de caracteres con *N. prolifica* a saber: forma más anchamente lanceolada, menor número de pares de venas secundarias (6-8), nervadura variando de eucamptódroma en la porción media a broquidódroma hacia el ápice, y venas secundarias variando desde alternas hacia opuestas a subopuestas.

Nos parece que nuestros ejemplares, y los de Troncoso presentan mayor similitud con *Nectandra patagonica* descrita por Berry para Río Pichileufú y Laguna del Hunco. En efecto este taxón presenta hoja más anchamente lanceolada que *N. prolifica*, tamaño algo menor (9 cm), menos de 10 pares de venas secundarias, y venación camptódroma broquidódroma en el último par basal (Lam. VIII, Fig. 1, Berry 1938).

El género *Nectandra* presenta 100 especies distribuidas en los trópicos americanos (Willis 1973). Corresponde a un elemento fitogeográfico Neotropical.

Material: Co-7A, Co-18(2), Ch-34, Q-3563

Nectandra prolifica Berry, 1938

Lamina 1, Figura F

Fragmentos de tamaño entre 9,8-13,5cm de largo y 2,8-3,0 cm de ancho. Forma angostamente ovada lanceolada, algunos ejemplares presentan forma falcada hacia el ápice. Ápice agudo. Base aguda. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, eucamptódroma. Vena primaria de tamaño fuerte, recorrido derecho, no ramificada. Más de diez pares de venas secundarias alternas, con ángulo de divergencia agudo moderado (45° - 60°), siendo más obtusos los nervios superiores. Recorrido curvado uniforme. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-obtuso, recorrido sinuoso a derecho, relacionadas con la vena media en forma oblicua y disposición alterna. Venas cuaternarias y quinquenarias con trayectoria ortogonal.

Nuestros ejemplares corresponden a *Nectandra prolifera* descrita por Berry (1938) para Río Pichileufú. En efecto, los especímenes observados exhiben concordancia en cuanto al tamaño, margen entero, y a características de las venas secundarias (disposición alterna y venación eucamptódroma). De acuerdo a Berry este taxón se caracterizaría por una gran variabilidad en el tamaño, forma (anchamente ovada lanceolada, angostamente ovada lanceolada y falcadas) y ápices (de agudo hasta apiculados). Nuestros ejemplares exhiben forma angostamente ovada lanceolada o falcadas (Ch-26B (2) con ápice agudo.

Material: Ch-26A(3), Ch-26B(2), Q-2618, Ch-38, Impronta Dr. L. Felipe Hinojosa

añ. Cinnamomum sp. 1

Lamina 1, Figura G

Fragmentos de tamaño entre 4,3-7,0 cm de largo y 3,1-4,4 cm de ancho. Forma ovada. Ápice agudo. Base aguda ancha, obtusa a redondeada. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Al menos 4 pares de venas secundarias, con disposición alterna a subopuesta, ángulo de divergencia agudo moderado (45° - 50°), y recorrido curvado uniforme. Par inferior de venas secundarias opuesto a subopuesto, ubicado a 2,1 cm del segundo par de nervios secundarios, con ángulo de divergencia agudo angosto (30° - 40°), y con recorrido curvado uniforme transcurriendo casi paralelo al margen. Todas las venas secundarias se unen al nervio supradyacente en ángulo recto a obtuso. Venas terciarias con ángulo de origen obtuso-agudo, recorrido ligeramente sinuoso y relacionadas con la vena media en forma perpendicular.

La presencia de un par basal de venas secundarias distanciado del grupo superior, con ángulo de divergencia más agudo, y con trayectoria casi paralela al margen, asimismo venas terciarias relacionadas con la vena media en forma perpendicular nos permite asignar nuestros especímenes al género *Cinnamomum*.

Nuestros especímenes exhiben correspondencia con las formas asignadas a la organoespecie *Cinnamomum* sp. 2 registradas para Ligorio Márquez (Troncoso *et al.* 2002). Las coincidencias se dan en la forma, largo, tipo de margen, recorrido de la vena media, características de las venas secundarias superiores (número de pares, disposición, recorrido, y ángulo de divergencia), características del par basal (ángulo de divergencia,

disposición y recorrido). Sin embargo, nuestros ejemplares difieren de *Cinnamomum* sp. 2 de Ligorio Márquez, en que estos últimos son algo más angostos, y presentan base a veces simétricas. Tampoco los arcos broquidódromos son mencionados para *Cinnamomum* sp. 2. Por lo anterior hemos considerado que nuestros especímenes corresponden a una especie del género *Cinnamomum*, relacionada con la especie *Cinnamomum* sp 2 de Ligorio Márquez.

El género *Cinnamomum* presenta 250 especies distribuidas en el este de Asia e Indomalasia (Willis 1973, Mabberley 1987). Corresponde a un elemento fitogeográfico Australasiano.

Material: Co-22A(2), Co-22A(6), Co-23C, Co-89(1), Co-89(2), Co-89(3), Co-115(2), Co-136B, Co-137E, Q-2645, Q-2589

aff. *Cinnamomum* sp. 2

Lamina 1, Figura H

Tamaño 3,7 - 4,8 cm de largo y 1,6 cm de ancho. Forma ovada lanceolada. Ápice agudo. Base posiblemente aguda. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Alrededor de 4 pares de venas secundarias con disposición opuesta a subopuesta. Par inferior de venas secundarias opuesto, ubicado a 1 cm del segundo par de nervios secundarios. Todas las venas secundarias presentan ángulo de divergencia agudo angosto (42°) uniforme, y recorrido curvado abrupto, uniéndose a la secundaria supradyacente en ángulo obtuso.

La presencia de un par basal de venas secundarias distanciado del grupo superior con trayectoria casi paralela al margen nos permite asignar nuestro espécimen al género *Cinnamomum*, pese a que carecemos de venas terciarias como carácter diagnóstico adicional.

Nuestro espécimen exhibe correspondencia con la especie *Cinnamomum* sp. 4 registrada en la taoflora Ligorio Márquez (Troncoso *et al.* 2002). Las correspondencias se dan en el tamaño, forma, margen, tipo de venación, características de las venas secundarias (número de pares, ángulo de divergencia, recorrido, patrones del par basal). Sin embargo, los ejemplares de Ligorio Márquez, presentan venas secundarias con disposición opuesta a subopuesta. Por lo tanto, nuestro ejemplar podría corresponder a *Cinnamomum* sp. 4 de Troncoso y colaboradores (2002).

Material: Q-2603

aff. *Notaphoebe neogena* Berry, 1938

Lamina 2, Figura A

Fragmentos de tamaño entre 9,5-10,5 cm de largo y 3,8-4,3 cm de ancho. Forma ovada. Ápice ausente. Base aguda. Margen entero.

Venación acrodódroma, suprabasal. Vena primaria de tamaño moderado, con recorrido ligeramente curvado. Venas primarias laterales 6,0 cm separadas del primer par de venas secundarias. Estos nervios divergen del nervio central en ángulo agudo angosto (20°), y presentan trayectoria derecha hasta el primer tercio de la hoja, donde se curvan, para posteriormente unirse a la vena secundaria supradyacente. Al menos 2

pares de venas secundarias alternas, con ángulo de divergencia agudo moderado (45°), y recorrido curvado uniforme, uniéndose al nervio supradacente en ángulo obtuso. Venas terciarias con ángulo de origen recto-recto, recorrido ligeramente sinuoso, relacionadas con la vena media en forma perpendicular y disposición aparentemente opuesta.

Nuestros especímenes exhiben afinidad con la especie *Notaphoebe neogena* registrada para Río Pichileufú (Berry 1938), Río Turbio (Hünicken 1967) y Ligorio Márquez (Troncoso *et al.* 2002). Las coincidencias se dan en la forma, base, tipo de margen, tipo de venación, características del par de nervios primarios laterales (disposición y patrón de distanciamiento), características de los nervios secundarios (número de pares, disposición, recorrido, ángulo de divergencia) y terciarios (relación perpendicular a la a vena media).

A diferencia de nuestros ejemplares, los especímenes descritos por los diferentes autores son de menor tamaño (6,0-7,0 x 2,0), mayor tamaño de la vena media, y recorrido sinuoso hacia la base. Para Troncoso y colaboradores (2002) este taxón (Lam. 2, Fig. 1), tendría una vena media con recorrido derecho a levemente curvado hacia el ápice.

El género *Notaphoebe* presenta 30 especies distribuidas actualmente en el sur de China, SE de Asia e Indomalasia. Corresponde a un elemento fitogeográfico Australasiano.

Material: Ch-59, Ch-9, Ch-27(3)

aff. *Goepertia* sp.

Lamina 2, Figura C

Fragmento de 10,5 cm de largo y 7,0 cm de ancho. Forma ovada-elíptica. Ápice ausente. Base aguda.

Venación pinnada. Nervio medio de grosor moderado, curvado hacia la base. Par de venas secundarias basales opuestas, cercanas a la base (0.5 cm), con ángulo de divergencia agudo (42°), y recorrido curvado. Este par basal se distancia a 6,2 cm del primer par de venas secundarias. Aparentemente se une a la vena secundaria supradistante por medio de una vena de menor calibre. El único par de secundarias observable, diverge del nervio central en ángulo agudo moderado (50°), presenta disposición alterna y recorrido curvado uniforme. Venas terciarias se originan en ángulo recto tanto a partir de la vena media como de las venas secundarias. Presentan recorrido sinuoso, y relación con la vena media en forma perpendicular.

Nuestro ejemplar presenta afinidad con las especies de la familia Lauraceae: *Camphoromoea speciosa* y *Goepertia ovalifolia* descritas por Engelhardt (1891) para Lota-Coronel, compartiendo con estos taxa el gran tamaño foliar y la presencia de venas secundarias opuestas cercanas a la base. Asimismo, el gran distanciamiento de este par basal. De acuerdo a Engelhardt (1891), *C. speciosa* se separaría de *G. ovalifolia* por la disposición de las venas secundarias superiores, las cuales serían opuestas en el primer taxón, mientras que en *G. ovalifolia* presentarían disposición alternas. Por otra parte, nuestro espécimen comparado con *G. ovalifolia* descrita para Ligorio Márquez (Troncoso *et al* 2002), difiere en la distancia en que nace el par basal respecto a la base,

y en la disposición del mismo. El ejemplar de Troncoso y colaboradores (2002), presenta mayor distanciamiento, y disposición alterna.

El género *Goepertia* (= *Endlicheria*) presenta 40 especies distribuidas en las regiones subtropicales de Centro y Sudamérica. Corresponde a un elemento fitogeográfico Neotropical.

Material: Q-2331

aff. *Phoebe* sp.

Lamina 2, Figura B

Fragmento superior de una hoja de tamaño 6,8 cm de largo y 2,9 cm de ancho. Forma elíptica angosta. Ápice agudo. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. 5 pares de venas secundarias alternas a subopuestas con ángulo de divergencia agudo moderado (55°-60°), siendo las venas superiores más obtusas. Recorrido curvado abrupto, uniéndose a la secundaria supradistante en ángulo obtuso. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-obtuso, recorrido derecho, relacionadas con la vena media en forma oblicua y disposición alterna.

A pesar de que no se tiene la base nuestro espécimen podría tratarse de un taxón de *Phoebe*. Las descripciones de *P. elliptica* entregadas por Engelhardt (1891) y Troncoso *et al.* (2002), concuerdan con el tipo de forma, ápice y venación de nuestro ejemplar. Sin embargo, la ausencia de base, nos impide reconocer si la disposición del

primer par de venas secundarias es basal o suprabasal, y si su trayectoria corre paralela al margen por un largo trecho de la hoja.

El género *Phoebe* presenta 70 especies distribuidas en Indomalasia y América tropical (Willis 1973, Mabberley 1987). Corresponde a un elemento fitogeográfico Australasiano-Neotropical.

Material: Ter C-9

Ocotea menendezii Hünicken, 1967

Lamina 2, Figura D

Fragmento superior de una hoja de tamaño de 7,0 cm de largo y 3,5 cm de ancho. Forma ovada angosta. Ápice atenuado. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecha, no ramificada. Se observan 6 pares de venas secundarias alternas a subopuestas, con ángulo de divergencia agudo ancho (65° - 70°), siendo más obtusas las secundarias superiores. Nacen relativamente derechas, y en su recorrido se curvan abruptamente para unirse a la secundaria supradyacente en ángulo obtuso. Venas terciarias con modelo percurrente, reticulado ortogonal bien definido. Venas cuaternarias con trayectoria al azar.

En general nuestros ejemplares coinciden con los caracteres de la especie *Ocotea menendezii* descrita por Hünicken (1967) para la flora Río Turbio del Eoceno medio (Lamina III, Fig. 9, Lamina IV, Fig. 1 y 2). Las coincidencias se dan en la forma, tamaño, margen entero, y características de las venas secundarias, tales como: tipo de

venación, disposición alterna a subopuesta, ángulo de divergencia más obtuso del grupo superior de venas secundarias, y recorrido casi recto hasta curvarse abruptamente para formar arcos broquidódomos.

El ápice de nuestro ejemplar es claramente atenuado, mientras que el espécimen de Hünicken es descrito como acuminado. No obstante, en la ilustración entregada por el autor, no se observan mayores diferencias entre los ápices.

El género *Ocotea* presenta 400 especies, distribuidas en América tropical y sur de África (Willis 1973). Corresponde a un elemento fitogeográfico Pantropical.

Material: Q-3053, Q-3052 (contraparte).

FAMILIA STERCULIACEAE

***Sterculia patagonica* Berry, 1938** (*Mallotus platanooides* Engelhardt, 1891).

Lamina 2, Figura F

Hoja de tamaño 13,4 cm de largo y 5,9 cm de ancho. Forma palmatilobada, con un lóbulo terminal y dos laterales. Ápice de los lóbulos agudos. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, eucamptódroma, no obstante el par basal termina en el margen. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas a subopuestas con ángulo de divergencia agudo moderado (50°-58°), siendo más agudos los nervios superiores. Recorrido curvado uniforme. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-agudo, reticulado ortogonal,

recorrido sinuoso, relacionadas con la vena media en forma oblicua y disposición alterna. Venas cuaternarias y quinquenarias con trayectoria al azar.

Nuestros especímenes, en general, exhiben afinidades con las especies de *Sterculia* descritas para las taofloras del Eoceno inferior Río Pichileufú (Berry 1938), y Laguna del Hunco (Berry 1925). De las tres especies descritas para Río Pichileufú, solamente *Sterculia patagonica*, comparte mayor número de caracteres con nuestro espécimen, tales como el tamaño (largo y ancho), margen entero, la forma palmatilobada dividida en tres lóbulos, tipo de venación camptódroma, disposición de las venas secundarias, y la ligera curvatura de las venas terciarias. No obstante, nuestro ejemplar difiere con *S. patagonica*, en que esta última presenta un mayor grado de penetración de los lóbulos, los cuales llegan aproximadamente hasta la mitad de la lámina, y en la presencia de dos lóbulos adicionales hacia la base, cercanos a los lóbulos laterales. Berry (1938) sinonimizó *S. patagonica* con la especie *Mallotus platanoides* registrada en la Flora de Lota-Coronel (Engelhardt 1891). En la ilustración del taxón presentada por Engelhardt (Lam. XII, Fig. 2), no se observa los dos pequeños lóbulos laterales cercanos a la base, ni tampoco la profunda incidencia, hasta la mitad de la hoja, de los lóbulos laterales. Por lo anterior, hemos considerado que nuestro ejemplar corresponde a *S. patagonica* (syn. *Mallotus platanoides*, Engelhardt).

El género es un elemento común de los bosques tropicales con cerca de 200 especies (Willis 1973). Corresponde a un elemento fitogeográfico Pantropical.

Material: Ch-26A (1) y Ch-26B (1)

FAMILIA FLACOURTIACEAE**aff. *Casearia patagonica* Berry, 1938**

Lamina 2, Figura E

Fragmento superior de una hoja de tamaño 3,8 cm de largo y 1,6 cm de ancho. Forma oblonga angosta. Ápice agudo, posiblemente atenuada. Base ausente. Margen serrado con dientes en ángulo apical agudo, con serradura tipo 1C, senos redondeados, distanciamiento denso, espaciación regular y seriación simple.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño fuerte, levemente curvada hacia el ápice. Al menos 6 pares de venas secundarias alternas con ángulo de divergencia agudo moderado (55°) uniforme. Recorrido curvado abrupto, uniéndose a la secundaria supradyacente en ángulo obtuso. A partir de estos arcos broquidódromos nacen venas terciarias dirigiéndose hacia el margen. Los nervios terciarios de las áreas intercostales presentan ángulo de origen recto-obtuso, recorrido sinuoso, relacionadas con la vena media en forma oblicua y disposición alterna-opuestas.

Nuestro ejemplar exhibe notables coincidencias con la especie *Casearia patagonica* reportada para Río Pichileufú (Berry 1938). Las coincidencias se dan en la forma, características de los dientes del margen, tipo de venación, características de las venas secundarias (número de pares, ángulo de divergencia, disposición), y nervios terciarios. No obstante, el taxón de Río Pichileufú, presenta nervios secundarios con recorrido curvado uniforme.

El género *Casearia* presenta 160 especies actualmente distribuidas en América tropical e India (Willis 1973). Corresponde a un elemento fitogeográfico Australasiano-Neotropical.

Material: Q-3049

FAMILIA MYRTACEAE

Myrceugenia sp.

Lamina 2, Figura G

Fragmento inferior de una hoja de tamaño 1,8 cm de largo y 1,4 cm ancho. Forma ovada ancha. Ápice ausente. Base aguda anchamente cuneada. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. 4 pares de venas secundarias subopuestas a alternas, con ángulo de divergencia agudo ancho (67° - 69°), siendo las superiores más agudas. Recorrido curvado uniforme, uniéndose a la secundaria supradyacente en ángulo recto formando aparentemente una vena intramarginal. Venas terciarias escasamente observables. En las dos venas terciarias visibles se observa un ángulo de origen recto-recto, recorrido derecho y una relación con la vena media en forma oblicua.

La presencia de una vena intramarginal y de una vena intersecundaria ramificándose admedialmente, nos permite integrar nuestro espécimen a la familia Myrtaceae.

Nuestro espécimen exhibe bastante correspondencia con *Myrceugenia tertiaria* reportada por Berry (1938) para Río Pichileufú. Las coincidencias se dan en la forma,

tamaño, tipo de base, margen, tipo de venación, y características de las venas secundarias (número de venas secundarias, y disposición). Sin embargo, nuestro ejemplar presenta venas secundarias con recorrido curvado uniforme y ángulo de divergencia más ancho.

Berry (1938) destaca las similitudes entre *M. tertiaria* y *Luma apiculata* (syn. *M. apiculata*), especie endémica de Chile y Argentina. Hemos comparado nuestro espécimen con *L. apiculata*, y además de otras especies actuales de Myrtaceae como: *L. chequen*, *Myrceugenia obtusa* y *M. ovata*. En general, todas estas especies comparten con nuestro espécimen la forma, tamaño, y características de las venas secundarias. No obstante, tres de ellas difieren de nuestro ejemplar, en que presentan venas secundarias con recorrido curvado abrupto, uniéndose a la vena supradyacente en ángulo obtuso. La excepción es *M. obtusa*, la cual presenta ángulos que varían de obtusos a rectos. Por lo anterior, consideramos que nuestro espécimen exhibe una mayor afinidad con la especie actual *M. obtusa*.

El género *Myrceugenia* presenta 55 especies distribuidas en Sudamérica templada y tropical, especialmente Chile Central y SE de Brasil (Mabberley 1987). Corresponde a un elemento fitogeográfico Neotropical.

Materiales: Ch-22

Myrcia retículo-venosa Engelhardt 1891

Lamina 3, Figura A

Fragmento de tamaño 3,0 cm de largo y 1,2 cm de ancho. Forma elíptica. Ápice ausente. Base aguda. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño fuerte, recorrido derecho, no ramificada. Más de 12 pares de venas secundarias alternas con ángulo de divergencia agudo moderado (50° - 60°), siendo las venas superiores más agudas. Recorrido curvado abrupto, uniéndose muy cercanamente en el borde a la secundaria supradyacente en ángulo obtuso.

Nuestros especímenes corresponden a algunos morfotipos de *Myrcia retículo-venosa* descritas para Río Pichileufú (Berry 1938), y Río Turbio (Hünicken 1967). Berry (1938) presenta una gran cantidad de formas y tamaños para el taxón, desde lanceoladas, elípticas a ovadas. Nuestro ejemplar corresponde a la forma elíptica más pequeña. Otras coincidencias se dan en el tipo de base, tipo de venación, características de las venas primarias y secundarias (número, recorrido, ángulo de divergencia).

Por otra parte, los ejemplares descritos por Engelhardt (1891) para la flora de Lota-Coronel, bajo *M. retículo-venosa*, son fuertemente divergentes de nuestros especímenes, tanto en forma, como en el número de pares de venas secundarias.

El género *Myrcia* presenta 250 especies distribuidas actualmente en Sudamérica tropical e Indias Occidentales. Corresponde a un elemento fitogeográfico Neotropical.

Material: Q-2596, Q-2625

FAMILIA SAPINDACEAE**aff. *Cupania patagonica* Berry, 1938**

Lamina 3, Figura B

Fragmentos de tamaño entre 8,0-9,0 cm de largo y 2,0-2,5 cm de ancho. Forma oblonga angosta. Ápice ausente. Base ausente. Margen serrado con dientes en ángulo apical agudo, a veces aquilinos (1), con serradura tipo 1C, senos redondeados, distanciamiento denso, espaciación regular y seriación simple.

Venación pinnada, craspedódroma. Vena primaria de tamaño fuerte, recorrido derecho, no ramificada. Más de ocho pares (10-11) de venas secundarias subopuestas, de grosor moderado, que divergen de la vena primaria en ángulo agudo moderado (55°-60°), siendo las venas superiores más agudas. Recorrido derecho a ligeramente curvado uniforme, bifurcándose cerca del margen. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-obtuso, recorrido sinuoso a derecho, relacionadas con la vena media en forma oblicua. Venas cuaternarias con trayectoria ortogonal.

Nuestro espécimen exhibe afinidad con *Cupania patagonica*, reportada para Pichileufú (Berry 1938) y para Río Turbio (Hünicken 1962). En efecto, comparte el tipo de forma oblonga, borde aserrado con dientes a veces aquilinos. Nervios secundarios subopuestos que divergen en ángulo agudo, bifurcándose a veces cerca del margen. En lo que se refiere al tamaño, nuestro fósil coincide con las magnitudes entregadas por Berry (1938, 9,0 cm de largo y 2,7 cm de ancho). Sin embargo, el ejemplar descrito por Hünicken (1967) para Río Turbio, es bastante menor (4,5 cm de largo y 1,6 cm de ancho), lo que nos ha llevado a pensar a que este último corresponde a un foliolo más

distal de la impronta descrita por Berry. En lo que respecta a otros caracteres, nuestro fósil coincide con las descripciones de Hünicken y Berry; así nuestro espécimen concuerda con el espaciamiento regular de los dientes del borde de la hoja, descrito por Hünicken, y con el grosor moderado de los nervios secundarios que define Berry.

Con respecto al ángulo de divergencia de las venas secundarias, nuestro espécimen exhibe ángulos más agudos (55° - 60°), desviándose así levemente de los ángulos agudos más anchos (65° - 70°) descritos para *C. patagonica* por ambos autores. Tampoco se observa en nuestro espécimen las bifurcaciones cerca del margen de las venas secundarias para formar una rama craspedódroma y otra camptódroma. Pese a estas diferencias, consideramos que nuestro espécimen está bastante relacionado con *C. patagonica*.

De acuerdo a Berry, *C. patagonica* estaría relacionada con la especie *C. vernalis*, distribuida actualmente en Uruguay y en las Provincias argentinas de Salta y Tucumán. En sus observaciones el autor señala que la especie fósil se diferenciaría de la actual solo en por la textura, siendo *C. patagonica* menos coriácea. Nosotros hemos comparado con *C. vernalis* del Chaco, y encontramos una notable coincidencia en la forma, tamaño, tipo de borde y venación. Más aun, tanto el espécimen actual como el fósil exhiben serradura más bien regular y presencia ocasional de dientes aquilinos.

C. patagonica difiere de *C. grosse-serrata* tanto en el borde dentado y en el número de venas secundarias (16). Troncoso *et al.* (2002) para el Paleoceno superior de Ligorio Márquez asignan a la especie *C. grosse-serrata* un ejemplar bastante parecido, en el borde serrado y en el número de venas secundarias, a *C. patagonica*.

Cupania presenta 55 especies ampliamente distribuido en América cálida (Willis 1973). Corresponde a un elemento fitogeográfico Neotropical.

Material: Ch-30A(3), Ch-30B(2)

FAMILIA ANACARDIACEAE

aff. *Schinus sp*

Lamina 3, Figura C

Fragmento casi completo de una hoja de tamaño 1,8 cm de largo y 0,6 cm de ancho. Forma oblonga angosta. Ápice ausente. Base redondeada, presumiblemente asimétrica. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma. Vena primaria de tamaño fuerte, recorrido derecha, no ramificada. 14 pares de venas secundarias opuestas a subopuestas con ángulo de divergencia agudo ancho (70° - 75°), siendo más obtusas las venas superiores. Recorrido derecho, ramificándose cerca del margen en “Y”.

Nuestro espécimen exhibe correspondencia con las Anacardiáceas actuales por la ramificación en “Y” de las venas secundarias, en las cercanías del margen. Sin embargo, no comparte las características con *Schinus molleformis*, *Anacardites pichileufensi*, ambas registradas en Río Pichileufú (Berry 1938), ni tampoco con *Anacardites rioturbiensis* presente en Río Turbio (Hünicken 1967). Todas estas especies presentan forma lanceolada, base asimétrica y bordes aserrulados a serrado.

Berry (1938) destaca las afinidades entre *S. molleformis* y *S. molle*, especie actual del subtrópico árido de Sudamérica. Nosotros hemos realizado estas comparaciones, y

nos hemos percatado que existe una gran variabilidad entre los foliolos de *S. molle*, siendo los inferiores falcados lanceolados, borde marcadamente aserrulado y con muchos pares de venas secundarias (hasta 25). En contraste, los foliolos superiores, tienden a ser oblongos angostos, de borde entero, además presentan menor número de pares de nervios secundarios (9-10) y bases más redondeadas. La especie actual *S. polygamus* de Chile Central y norte, también comparte algunas características con nuestro espécimen fósil, como son: forma oblonga angosta, base redondeada y borde entero.

De la discusión precedente se desprende que nuestro espécimen podría estar relacionado con las Anacardiaceae del género *Schinus*, presentes en Chile tales como: *S. polygamus* y con los foliolos superiores de *S. molle*.

El género *Schinus* cuenta con 30 especies distribuidas ampliamente en América tropical, desde México a Argentina (Willis 1973, Mabberley 1987). Corresponde a un elemento fitogeográfico Neotropical.

Material: Q-2684

FAMILIA BIGNONIACEAE

aff. *Adenocalymma tertaria* Berry, 1938

Lamina 3, Figura D

Fragmentos de tamaño entre 8,5-10,0 cm de largo y 6,3-6,8 cm de ancho. Forma elíptica.

Ápice ausente. Base ausente. Margen entero.

Venación acrodódroma, suprabasal, imperfecta. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Par de venas primarias laterales subopuestas, ubicadas a 3,1 cm del primer par de venas secundarias. Estas divergen en ángulo agudo angosto (40°), presentan recorrido curvado, tienden a adelgazar en grosor a través de su trayectoria, y aparentemente se unen a la secundaria supradyacente. Al menos 2 pares de venas secundarias alternas a subopuestas, con ángulo de divergencia agudo moderado (45° - 50°), y recorrido curvado uniforme. Venas terciarias con ángulo de origen recto-agudo, disposición alterna. Recorrido derecho-convexo y relacionadas con la vena media en forma oblicua, cerca del margen, y perpendicular en el área basal. Hacia el margen, por fuera de los nervios primarios laterales, los nervios terciarios forman arcos prominentes.

Nuestros especímenes exhiben afinidad con la especie *Adenocalymma tertaria* registrada para la flora de Río Pichileufú (Berry 1938). Las coincidencias se dan en el tamaño, forma, base, tipo de venación, recorrido de las venas primarias, características de las venas secundarias (número de pares, disposición, recorrido), y patrones de los nervios de tercer orden (disposición, recorrido y formación de arcos). No obstante, los especímenes descritos de Río Pichileufú presentan venas primarias más anchas, y al parecer las venas laterales no se unen al primer nervio secundario supradyacente.

Hemos comparado nuestro espécimen con la especie *Bignonia gigantifolia* reportada para las floras de Lota-Coronel (Engelhardt 1891) y Ligorio Márquez (Troncoso *et al.* 2002). Nos hemos percatado que existen coincidencias en las características generales, sin embargo, los ejemplares de las tafofloras mencionadas

presentan mayor número de venas secundarias y en la parte superior tienden a formar un lóbulo.

El género *Adenocalymma* presenta 50 especie actualmente distribuida en América tropical (Willis 1973). Corresponde a un elemento fitogeográfico Neotropical.

Material: Ch-32A, Ch-32B, Ch-67(1), Q-2331

FAMILIA COCHLOSPERMACEAE

Cochlospermun sp

Lamina 3, Figura E

Fragmento de 10,0 cm de largo y 7,0 cm de ancho. Forma probablemente palmatilobulada. Ápice ausente. Base ausente, posiblemente cordada. Margen ausente.

Venación actinódroma basal, con 7 venas primarias de grosor masivo, recorrido derechas, no ramificadas. Se observan al menos 7 venas secundarias con ángulo de divergencia agudo moderado (55°). Recorrido curvado uniforme. En un solo sector del área basal no lobulada de la lámina, se observan venas terciarias que divergen en angulo agudo. Estos nervios terciarios presentan recorrido curvado uniéndose a la vena primaria contigua en un arco, cuyo punto más alto se dirigiría, probablemente, hacia las bases de los senos interlobulares.

La presencia de venas primarias divergiendo de una cicatriz, correspondiente a la inserción perpendicular del pecíolo a la lámina, nos permite asignar nuestro espécimen al género *Cochlospermun*.

Entre las especies fósiles de *Cochlospermum*, nuestro espécimen exhibe afinidades con las especies registradas para Río Pichileufú (Berry 1938), y para la tafoflora Cerro Los Litres (Hinojosa 1996). En general, estas especies coinciden en el tamaño, tipo de venación, número y disposición de las venas primarias, angulo de divergencia agudo moderado y recorrido curvado uniforme de los nervios secundarios. No obstante, nuestro espécimen se diferencia de *C. previtifolium*, reportada para Río Pichileufú, en que exhibe nervios medios mucho más gruesos, y las venas terciarias no forman arcos en su unión con la vena primaria contigua. Por otra parte, *Cochlospermum* *sp* de Cerro Los Litres, presenta venas primarias de grosor moderado, pero sus venas terciarias si forman arcos en su unión con la vena media contigua.

Estas características nos lleva a adjudicar nuestro espécimen de manera inequívoca al género *Cochlospermum*, no obstante la ausencia de gran parte de la lámina, nos impide discriminar con las especies fósiles anteriormente mencionadas.

El género *Cochlospermum* presenta 12 especies distribuidas en India y América tropical, desde México a Argentina (Willis 1973). Corresponde a un elemento fitogeográfico Australasiano.

Material: Q-2485

2.4.2- Análisis fisionómico - climático

Sobre la base de los tres modelos fisionómico-climáticos se infiere que la flora de Caleta Cocholgüe se habría asociado a un clima cálido-húmedo sin estacionalidad de lluvias, con

temperatura media anual sobre los 19°C, y montos de precipitación media anual sobre los 2600 mm.

a) Paleoprecipitaciones

De acuerdo al modelo univariado (RLS), se estimó un monto anual de precipitaciones de 265 cm (ES+104.3, ES-171.9) para Caleta Cocholgüe (tabla 1.5), valor correspondiente a un clima cálido muy húmedo. La precipitación de la estación de crecimiento, estimada con dos modelos multivariados, presenta valores también muy altos y cercanos al monto anual: 190.3 cm (ES±58.2), de acuerdo al método RLM, y 268 cm (ES±42.6), según el método CLAMP (tabla 1.5), resultados comprensibles si se considera que las estimaciones de la duración del período de crecimiento muestran que este se extiende por prácticamente todo el año (sobre 11 meses, tabla 1.6). La estimación de las precipitaciones durante los tres meses consecutivos más secos (3MS) también exhibe valores altos y equivalentes a los montos mensuales durante el lapso de crecimiento vegetal. Estos resultados sugieren que el paleoclima era equivalente al tropical, muy húmedo y sin estacionalidad de las lluvias.

b) Paleotemperaturas

Las estimaciones de la temperaturas anuales extremas exhiben valores elevados, así de acuerdo al método RLM, la temperatura del mes más cálido y del mes más frío habrían correspondido a 27.0 °C (ES± 3.2) y 22.4°C (ES± 3.8), respectivamente. Por su parte, las temperaturas anuales extremas inferidas por el método CLAMP, sugieren temperatura del mes más cálido de 22.6°C (ES± 3.3), y temperatura del mes más frío de 13.2°C (ES± 3.8). Estos resultados sugieren homogeneidad térmica durante el ciclo

anual (oscilación térmica anual entre 4.6-9.9°C), en concordancia con una prolongada duración del período de crecimiento, abarcando prácticamente todo el año. En general, las estimaciones de temperaturas son compatibles con la existencia de un paleoclima cálido tropical en Caleta Cocholgüe, con una baja estacionalidad térmica y una prolongada estación de crecimiento.

2.4.3- Afinidades fitogeográficas

En general, en todas las tafofloras analizadas dominan ampliamente los elementos cálidos (Neotropicales, Pantropicales y Australasiano cálido, tabla 1.7). Así, las floras de Ligorio Márquez, Lota Coronel, Caleta Cocholgüe y Quinamávida exhiben espectros fitogeográficos con proporciones relativamente equiparadas de los distintos elementos cálidos mencionados anteriormente. No obstante, en comparación con Ligorio Márquez y Caleta Cocholgüe, en las floras de Lota-Coronel y Quinamávida se reduce el elemento Australasiano cálido, en concomitancia con un correspondiente aumento del elemento Neotropical. Por otra parte, en las floras mixtas de Río Pichileufú y Laguna del Hunco adquieren mayor importancia relativa los elementos Endémico y Austral-Antártico.

Los resultados del análisis fitogeográfico comparativo, mostrado en el dendrograma de la Figura 1.5, muestran dos agrupaciones principales: 1) La primera agrupación integra en particular el espectro fitogeográfico de Caleta Cocholgüe con la tafoflora tropical de Ligorio Márquez, del Paleoceno superior – límite Paleoceno-Eoceno (coeficiente de similitud 0.84). A su vez, ambas tafofloras se integran con la tafoflora tropical de Lota-Coronel, del Eoceno inferior (coeficiente de similitud 0.69) y, menos

próximamente, con la tafoflora de Quinamávida del Eoceno inferior (coeficiente de similitud 0.61), considerada tradicionalmente como una Paleoflora Mixta. 2) La segunda agrupación, bastante menos emparentada (coeficiente de similitud 0.40), integra con elevados niveles de similitud (coeficiente de similitud 0.88) las dos tafofloras del Eoceno inferior, Río Pichileufú y Laguna del Hunco, asignadas a la Paleoflora Mixta.

2.5- DISCUSIÓN

2.5.1- Composición y afinidades florísticas de la flora de Caleta Cocholgüe

La composición taxonómica de la flora registrada en Caleta Cocholgüe revela que el 60% de los taxa corresponden a elementos actualmente distribuidos en regiones tropicales y subtropicales de Sudamérica (ej. *Persea*, *Ocotea*, *Nothaphoebe*, *Phoebe*, *Myrcia*, *Adenocalymma*, *Nectandra*, *Sterculia* y *Anonna*). La abundancia de taxa con requerimientos de clima cálido y húmedo (*e. g* Lauraceae) es consistente con el desarrollo de una flora de carácter tropical en la región de estudio, como lo sostuvieramos en la primera de nuestras hipótesis específicas.

Por otra parte, del análisis de las afinidades fitogeográficas entre Caleta Cocholgüe y otras tafofloras paleógenas (Fig. 1.5) se desprende una mayor similitud entre la tafoflora de Ligorio Márquez (Paleoceno superior - límite Paleoceno-Eoceno), considerada como tropical en la literatura, las floras de Lota-Coronel (incluido Caleta Cocholgüe) y la flora de Quinamávida, documentada como mixta en la literatura, todas ellas del Eoceno inferior. En constraste, las floras del Laguna del Hunco y Río Pichileufú,

consideradas mixtas en la literatura, exhiben altos niveles de afinidad fitogeográfica entre sí y relaciones más distantes con todo el grupo de floras anteriores. Este resultado es consistente con las relaciones esperadas en nuestra segunda hipótesis específica que proponía relaciones fitogeográficas de nuestra flora en estudio con las floras coetáneas de Lota-Coronel y con las floras tropicales del Paleoceno. Esta apreciación es también concordante con postulaciones ya sugeridas previamente en la literatura y discutidas en la introducción (Biró 1982, Frutos *et al.* 1982, Tanai 1986, Suárez *et al.* 2000, Gayó 2001, Troncoso *et al.* 2002).

Dentro de esta primera agrupación obtenida, la mayor afinidad observada entre nuestra flora en estudio, Caleta Cocholgüe, y Ligorio Márquez puede ser atribuida a la distribución equilibrada entre los elementos cálidos comunes en ambas (Neotropical, Pantropical y Australasiano). En contraste, la menor proporción del elemento Australasiano cálido en la flora de Lota-Coronel explicaría la menor afinidad obtenida, en comparación con las dos anteriores. Un resultado sorprendente de nuestro análisis fitogeográfico es la inclusión de la flora de Quinamávida en el grupo de floras tropicales. Sobre la base del carácter fitogeográfico mixto asignado a esta flora por Troncoso (1992), se esperaría una mayor relación fitogeográfica con las floras de mezcla de la Patagonia Argentina (Río Pichileufú y Laguna del Hunco). No obstante, nuestros resultados evidencian que esta taoflora estaría más relacionada con el grupo de taofloras tropicales (Ligorio Márquez, Caleta Cocholgüe y Lota-Coronel). Una explicación posible reside en la composición fitogeográfica de la flora de Quinamávida. De acuerdo a nuestro análisis fitogeográfico (tabla 1.7), en Quinamávida dominan los

elementos cálidos, principalmente el Neotropical, y están ausentes los elementos templado-fríos (Austral-Antártico). Esta composición no es compatible con el concepto de flora mixta (*sensu* Romero 1978, 1986) ya que la flora de Quinamávida no exhibe la mezcla de elementos cálidos y templados-fríos (Romero 1978, 1986, Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso & Romero 1998, Hinojosa 2003). Sin embargo, la flora de Quinamávida presenta una importante proporción (22.3%) de las taxa pertenecientes a las familias Anacardiaceae y Sapindaceae, elementos característicos de la Paleoflora Mixta de acuerdo a varios autores (Romero 1986, Troncoso & Romero 1998), con valores muy cercanos a los registrados en las floras de mezcla de Río Pichileufú (16.8%) y Laguna del Hunco (26.7%).

En contraste, las floras mixtas del Eoceno inferior, Laguna del Hunco y Río Pichileufú, exhiben bajos niveles de afinidad fitogeográfica con el grupo de tafofloras tropicales comparadas. Este resultado concuerda con las apreciaciones de Romero (1978) y Fuenzalida (1980) quienes sugieren que la flora de Lota-Coronel exhibía sólo un 20% de similitud florística con dos floras argentinas del Eoceno inferior, Laguna del Hunco y Río Pichileufú. La menor similitud con estas floras se debería a la ausencia en las tafofloras tropicales de los elementos templado-frío y endémico. Adicionalmente, Caleta Cocholgüe registra sólo un 10% del componente Anacardiaceae-Sapindaceae (*Schinus* sp. y *Cupania patagonica*, respectivamente).

En síntesis, tanto el espectro florístico como las relaciones de afinidad fitogeográfica con otras tafofloras paleógenas sugieren fuertemente un carácter tropical para la flora de Caleta Cocholgüe, la cual exhibiría relaciones con otras floras del

Eoceno inferior de Chile Central (Lota-Coronel y Quinamávida) y con la flora de Ligorio Márquez del Paleoceno de la Patagonia. En conclusión, las Paleofloras del Eoceno de Chile Central no pertenecería a la Paleoflora Mixta postulada como existente a esta latitud durante el lapso Eoceno inferior-medio.

2.5.2.-Fisionomía foliar y paleoclima de Caleta Cocholgüe

De la reconstrucción climática realizada para la flora de Caleta Cocholgüe se desprende un escenario climático cálido-húmedo, con temperatura media anual (TMA) sobre los 19°C (19.3-25.5°C) y lluvias durante todo el año, con montos anuales entre 190 cm (ES±58.2) y 268 cm (ES±42.6). De acuerdo a los resultados obtenidos del análisis de regresión múltiple, TMA de 25.5°C (ES±2.1) y oscilación térmica de 4.6°C, el clima de Caleta Cocholgüe sería consistente con la definición de selva lluviosa tropical de la clasificación de Wolfe (1991). Mientras que las estimaciones basadas en CLAMP, TMA de 19.3°C (ES±2.1) y oscilación térmica de 9.4°C, corresponden a la definición de Selva lluviosa montana de la clasificación de Wolfe (1971), aunque los valores de oscilación térmica anual obtenidos sobrepasan al establecido por este autor. De acuerdo a la clasificación basada en la relación de los porcentajes de hojas con borde entero con las temperaturas (Wolfe 1971), Caleta Cocholgüe (77% hojas con borde entero) correspondería a una selva lluviosa tropical (TMA=26-28°C y oscilación térmica anual de 1-5°C). Mientras que en base a la relación proporción hojas de borde entero e índice fisionómico (hojas grandes/hojas pequeñas, Dilcher 1973), la flora en estudio se habría desarrollado bajo un clima tropical ligeramente húmedo.

De acuerdo a las estimaciones paleoclimáticas realizadas para el Terciario de Sudamérica (Hinojosa 2003), la flora tropical de Ligorio Márquez (Paleoceno superior-límite Paleoceno-Eoceno) habría estado asociada a un clima cálido-húmedo con precipitación media anual (PMA) cercana a los 296.6 cm, TMA de 25°C y oscilación térmica anual 6.2 °C. Asimismo, la flora tropical de Lota-Coronel (Eoceno inferior) se habría desarrollado bajo un clima sin estacionalidad de lluvias, con PMA bordeando los 364.6 cm, TMA cercana a los 22°C, y oscilación térmica anual de 8.7°C. En conclusión, nuestros resultados paleoclimáticos son consistentes con un escenario cálido-húmedo para el grupo de floras de Arauco del Eoceno inferior de Chile Central, incluido Caleta Cocholgüe, como lo postuláramos en nuestra tercera hipótesis específica.

En constrate, de acuerdo a Hinojosa (2003), las floras mixtas del Eoceno inferior habrían estado asociadas a un clima subtropical con lluvias estacionales. Así, la flora de Río Pichileufú se habría asociado a un clima con PMA de 167.3 cm, TMA de 18.3°C, y oscilación térmica anual de 11.3°C. Las floras de Quinamávida y Laguna del Hunco, con PMA entre 88.8 cm y 222.7 cm respectivamente, TMA cercana a los 17.5°C y oscilación bordeando los 11°C.

De acuerdo a la reconstrucción paleoclimática de Hinojosa (2003), y los resultados de esta tesis, las floras de Arauco (incluido Caleta Cocholgüe) condiciones climáticas intermedias entre la flora tropical de Ligorio Márquez (Paleoceno superior - límite Paleoceno-Eoceno), y las floras mixtas del Eoceno inferior de la Patagonia sur (Río Pichileufú y Laguna del Hunco). Por otra parte, la flora de Quinamávida del Eoceno inferior, aunque florísticamente y fitogeográficamente emparentada con las

taofloras del mismo periodo de la costa de Arauco, estuvo asociada a un clima menos cálido y menos húmedo, probablemente con mayor estacionalidad térmica. La mayor proporción de Sapindaceae y Anardiaceae en esta flora expresarían estas condiciones. Finalmente, las floras mixtas de la Patagonia sur (Laguna del Hunco y Río Pichileufú) se habrían desarrollado bajo condiciones climáticas con estacionalidad en lluvias, menores temperaturas y/o mayor contraste térmico, condiciones que propiciarían la característica mezcla de elementos con distintos requerimientos ecológicos que caracterizan a este tipo de Paleoflora.

2. 5.3- Implicancias biogeográficas

Establecido el carácter tropical de la flora de Caleta Cocholgüe, y su evidente relación con las floras tropicales de Ligorio Márquez, Lota-Coronel y, el menor grado, Quinamávida, resulta pertinente volver a la pregunta inicial de esta tesis: ¿Por qué las floras del Eoceno inferior de Chile Central registran el espectro característico de la Paleoflora Neotropical del Cretácico superior-Paleoceno, y no exhiben el carácter mixto que predicen los modelos paleofitogeográficos? Nos parece que la respuesta residiría en un desplazamiento hacia el norte del cinturón tropical de América del sur, desde una posición más austral que ocupó durante el límite Paleoceno-Eoceno, momento en que se desarrollaron floras tropicales hasta los 46°S (Ligorio Márquez), hacia Chile Central, al menos hasta la latitud de la costa de Arauco y Quinamávida (35°-37°S). La existencia de un periodo de calentamiento durante el Eoceno inferior, evento de menor magnitud que

el “Máximo Termal del Límite Paleoceno-Eoceno” (Hinojosa 2003) habría posibilitado la persistencia en Chile Central de floras cálidas. De acuerdo a los escenarios climáticos que se desprenden de los resultados de nuestro estudio y de la literatura, las condiciones de humedad y temperatura habrían sido intermedias entre las imperantes durante el desarrollo de las floras tropicales del límite Paleoceno-Eoceno y las floras mixtas adaptadas a condiciones subtropicales del Eoceno inferior de Chile Central-sur.

De acuerdo a los pocos antecedentes paleobotánicos disponibles, las floras tropicales remanentes del Eoceno inferior de Chile Central se habrían extendido, al menos, hasta la latitud de Arauco por la costa, y de Linares por la cordillera (35°- 37° S). Probablemente, esta flora se desarrolló en el ámbito de la actual región mediterránea de Chile Central. Desafortunadamente, a excepción de las tafófloras mencionadas, no existen otros antecedentes paleobotánicos para el Eoceno de Chile Central. En el NW de la Argentina (25°S; 64°W) se ha documentado la existencia de una flora tropical en la Formación Lumbrera de edad Eoceno inferior (Quatrocchio 1978, Quatrocchio & Volkheimer 1990). De estos escasos antecedentes se podría inferir que durante el Eoceno inferior, las floras tropicales se distribuyeron en una franja, a lo ancho de los actuales subtrópicos de Sudamérica desde los 25°S a los 37°S, a juzgar del registro de la Formación Lumbrera del norte argentino (Fig. 1.6).

La singularidad biogeográfica de flora actual de Chile central, podría tener relación con el destacado rol de corredor que siempre ha desempeñado esta región. Así, el carácter fitogeográficamente mixto de su flora leñosa ha sido explicado como una consecuencia de las sucesivas paleofloras que ocuparon la región durante el Terciario

(Schmithüsen 1956, Raven 1971, Solbrig *et al.* 1977, Landrum 1981, Arroyo *et al* 1995, Villagrán & Hinojosa 1997, Hinojosa 2003). Como lo demuestra Villagrán e Hinojosa (1997), Hinojosa (2003), y los resultados del análisis fitogeográfico de los actuales bosques del sur de Sudamérica (Capítulo 3, en esta tesis), la composición fitogeográfica de la flora actual y de las asociaciones vegetacionales terciarias se ha mantenido casi invariante a través del tiempo. De este modo, solo ha variado las proporciones de los componentes tropicales, subtropicales y austral-antárticos a lo largo del Terciario, en concordancia con la variabilidad climática que caracterizó al período. Por otra parte, Hinojosa (2003), al evaluar las relaciones entre las distintas asociaciones vegetacionales terciarias y localidades actuales de la Cordillera de la Costa de Chile Central, advierte que las floras tropicales más antiguas, Paleofloras Neotropicales (=Gondwánicas Occidentales), no se vincularían con ninguna localidad actual, ya que estas se habrían desarrollado en un escenario climático y geológico muy particular.

Nuestros resultados revelan que la composición fitogeográfica de la flora Caleta Cocholgüe esta constituida exclusivamente por elementos cálidos (Neotropicales, Pantropicales y Australasiano cálidos), y dominada por el elemento Neotropical. Si comparamos este espectro con el de los actuales bosques del sur de Sudamérica, estos últimos exhiben una marcada preponderancia de elementos Endémicos, y abundante elemento Neotropical. Estos resultados son consistentes con las apreciaciones de algunos autores sobre el mantenimiento de la estructura fitogeográfica terciaria y actual (Villagrán & Hinojosa 1997, Hinojosa 2003, Capítulo 3, esta tesis). Del mismo modo, muestran concordancia con las relaciones propuestas por Hinojosa (2003). No obstante,

en la composición taxonómica de Caleta Cocholgüe se advierten algunos taxa presentes en la flora actual de la región de transición mediterránea-templada. Así, encontramos a *Myrceugenia* sp, afín con la especie actual *M. obtusa*, *Schinus* sp, cercana a los taxa actuales *S. polygamus* y *S. molle*, y *Persea* sp próxima a *P. lingue*, especie endémica de Chile. Lo anterior, insinuaría una temprana estructuración de la flora de la región de transición mediterránea-templada, concordando con las numerosas hipótesis propuestas para explicar el origen de la flora actual de la región (Schmithüsen 1956, Raven 1971, Solbrig *et al.* 1977, Landrum 1981, Arroyo *et al* 1995, Villagrán & Hinojosa 1997, Hinojosa 2003).

2.6-LITERATURA CITADA

- Aceituno, P. 1990.** Anomalías climáticas en la región Sudamericana durante los extremos de la oscilación austral. *Rev. Geofis* 32:65-78
- Arroyo MTK; Cavieres L; Marticorena, C. & M. Muñoz-Schick. 1995.** Convergence in the Mediterranean Floras in Central Chile and California: Insights from comparative biogeography. En Arroyo MTK, Zedler, P. & Fox, M. (eds) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystem in Chile, California and Australia. Ecological Studies*, vol 108. Springer-Verlag, NY. pp:43-88.
- Baeza, C., Marticorena, C. & R. Rodríguez. 1997.** Texto guía para la identificación de la flora vascular de la Provincia de Concepción. Universidad de Concepción. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Departamento de Botánica. Proyecto de Docencia 97-112. 364 pp.
- Bailey, I. W. & E. W. Sinnott. 1915.** A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science* 41:831-834.
- Bains, S; Norris, R., Cordfield, R & K. Faul. 2000.** Termination of global warmth at the Palaeocene - Eocene boundary through productivity feedback. *Nature* 407: 171-173.
- Baker-Brosh, K. F., & R. K. Peet. 1997.** The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology* 78:1250-1255.
- Barrera, E. 1992.** Arquitectura foliar de árboles chilenos I. Subclase Magnoliidae. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile.* 43:41-54.
- Berry, E. 1922.** The flora of the Concepcion - Arauco coal measures of Chile. *Johns Hopkins University, Studies in Geology* 6: 183-233.
- Berry, E. 1925.** A Miocene flora from Patagonia. *Johns Hopkins Univ. Stud. Geol.* 47: 121-132.

- Berry, E. 1938.** Tertiary flora from Río Pichileufú, Argentina. Special Pap. Geol. Soc. Amer. 12: 1-149.
- Biró-Bagóczy, L. 1982.** Revisión y redefinición de los "estratos de Quiriquina", Campaniano-Maastrichtiano, en su localidad tipo, en la Isla Quiriquina, 36°37' Lat. Sur, Chile, Sudamérica, con un perfil complementario de Cocholgue. Contribuciones del Departamento de Geociencias N°5, Universidad de Concepción. 29-64
- Cavieres, L., Mihoc, M., Marticorena, A., Marticorena, C., Baeza, C.M., Matthei, O. & M.T.K. Arroyo. 2004.** La flora de la cordillera de la Costa en la Región del Bío-Bío: patrones de distribución de riqueza de especies, géneros familias y endemismos. En: Smith-Ramírez C, JJ Armesto & C Valdovinos (eds) Ecología y biodiversidad de la cordillera de Costa de Chile. Editorial Universitaria.
- Cecconi, G. 1970.** Esquema de Paleogeografía Chilena. Editorial Universitaria.
- Christophel, D.C. & D.R. Greenwood. 1989.** Changes in Climate and vegetation in Australia during the Tertiary. Review of Palaeobotany and Palynology 58: 95-109.
- Cronquist, A. 1981.** An integrated system of classification of flowering plants. Columbia press. New York. 1262 pp.
- Di Castri, F. & E. Hajek. 1976.** Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile. 129 pp
- Dilcher, D. 1973.** The Eocene floras of southeastern North America. En Graham A (ed.) Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America, pp. 39-59, Elsevier, Amsterdam - London - N. York.
- Dingle, R.V; Marensib, S.A. & M. Lavellea. 1998.** High latitude Eocene climate deterioration: evidence from the northern Antarctic Peninsula. Journal of South American Earth Sciences 11 (6): 571-579.
- Dolph, G. & D.L. Dilcher. 1979.** Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. Palaeontographica Abst. B, 170:151-172.
- Doubinger, J. 1972.** Evolution de la flore (pollen et espores) au Chili Central (Arauco) du Crétacé Supérieur au Miocène. Comptes Rendus. Société de Biogéographie 427: 17-25.
- Doubinger, J & P. Chotin. 1975.** Étude palynologique de lignites terciaries du bassin D' Arauco-Concepcion (Chili). Rev. Española Micropal. 7 (3): 549-565.
- Engelhardt, H. 1981.** Über Tertiärpflanzen von Chile. Abhandl. Senckenberg. Naturf. Fes. Frankfurt. a. M. 16:629-692.
- Florin, R. 1940.** The Tertiary fossil conifers of South Chile and their phytogeographical significance. K. Svenska Vet. Akad. Randl. Tredje Ser. Stockholm 19 (2): 120 páginas.
- Font Quer, P.** Diccionario de Botánica. 2000. Ediciones Península. Barcelona, España. 1244 pp
- Francis J.E. & Poole I. 2002.** Cretaceous and Tertiary climates of Antarctica: evidence from fossil wood. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 182: 47-64.
- Frutos, J. 1967.** Palinología de los niveles carboníferos del Terciario de Arauco. Memoria para optar al título de Geólogo: Departamento de Geología y Geofísica. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas. Universidad de Chile. 131 pp.
- Frutos, J., Mencarini, P., Pincheira, M., Bourret, Y. & G. Alfaro. 1982.** Geología de la Isla Quiriquina. En Actas III Congr. Geol. Chil. Concepción: F307-F338.
- Fuenzalida, H. 1980.** Historia vegetacional de Chile. Estudios geográficos: Homenaje a Dr. Humberto Fuenzalida. Notas mensuales del Museo de Historia Natural 15(287): 21-39.
- Gayó, E. 2001.** Estudio de improntas terciarias y estimaciones paleoclimáticas en la zona de Concepción, VIII región del Bío-Bío, Chile. Seminario de título para optar al título

- profesional de Biólogo. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción. 52 pp.
- Givnish, T. 1979.** On the adaptive significance of leaf form. Pp.375–407 in O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, and P. H. Raven, eds. Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York..
- Givnish, T. 1984.** Leaf and canopy adaptations in tropical forest. En Medina, E., Mooney, H.A. & C. Vásquez –Yáñez (eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics: The Hague, Junk, Tasks for Vegetation Science 12: 51-84
- Gower, J.C. 1971.** A general coefficient of similarity and some of Its properties. Biometric 27 (4): 857-871.
- Greenwood, D. 1992.** Taphonomic constraints on foliar physiognomic interpretations of Late Cretaceous and Tertiary paleoclimates. Review of Palaeobotany and Palynology 71: 149-190.
- Greenwood, D. & S. Wing. 1995.** Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. Geology 23 (11): 1044-1048.
- Greenwood, D., Wilf, P., Wing, S. & D.C. Christophel. 2004.** Paleotemperature estimation using Leaf-Margin analysis: Is Australia different?. Palaios 19: 129-142.
- Gregory, K. M. 1994.** Palaeoclimate and palaeoelevation of the 35 ma Florissant flora, Front Range, Colorado. Palaeoclimates 1:23-57.
- Gregory, K. & W.C. McIntosh. 1996.** Paleoclimate and paleoelevation of the Oligocene Pitch-Pinnacle flora, Sawatch Range, Colorado. Geological Society of America Bulletin. 108: 545-561.
- Gregory-Wodzicki, K. 2000.** Relations between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. Paleobiology 26(4): 668-688.
- Herman, A., Spicer, R., Wolfe, J.A & M. E. Collinson. 1996.** Guide to obtaining a CLAMP analysis. Unpublished manuscript.
- Hickey, L. 1974.** Clasificación de la arquitectura de las hojas de Dicotiledoneas. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. XVI (1-2): 1- 25.
- Hinojosa, L.F. 1996.** Estudio Paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la Precordillera de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima de Austrosudamérica. Tesis de Magister en Ciencias con Mención en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 156 pp.
- Hinojosa, L.F. & C. Villagrán. 1997.** Historia de los bosques del sur de Sudamérica I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. Revista Chilena de Historia Natural. 70: 225-239.
- Hinojosa, L.F. 2003.** Fisonomía foliar y clima de las Paleofloras Mixtas del Terciario de Sudamérica. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Programa Ecología y Biología Evolutiva. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 207 pp.
- Hoffmann, A. 1997.** Flora silvestre de Chile: Zona Araucana (árboles, arbustos y enredaderas leñosas). Cuarta Edición. Ediciones Fundación Claudio Gay. 258 pp.
- Hünicken, M. 1967.** Flora terciaria de los estratos de Río Turbio, Santa Cruz. Rev. Fac. Cs. Exactas Fis. y Mat. Universidad de Córdoba (Argentina). Serie Cs. Nat. 27 (3-4): 139-227.
- Jordan, G. 1997.** Uncertainty in Paleoclimatic Reconstructions based on Foliar Physiognomy. Aust. J. Bot. 45: 527-547.
- Landrum, L. 1981.** The phylogeny and geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). Brittonia 33 (1):105-129.

- Mabberley, D.J. 1987.** The plant book. Aportable dictionary of the vascular plants. Second edition. Cambridge University. U.K. 856 pp.
- Malumián, N. & A. Caramés. 1997.** Upper Campanian-Paleogene from the Río Turbio coal measures in southern Argentina: micropaleontology and the Paleocene/Eocene boundary. *Journal of South American Earth Sciences* 10 (2): 189-201.
- Martínez-Pardo, R. & J. Frutos. 1968.** Resultados palinológicos preliminares sobre el Terciario Lignífero de Arauco Concepción. Ed. Ceccioni, G. El Terciario De Chile, Zona Central. Editorial Andrés Bello. 105-117.
- Moreno-Chacón, M; Palma-Heldt, S. & M. Leppe. 2000.** Estudio de la arquitectura foliar de Angiospermas fósiles del Paleógeno de Cocholgue, VIII región (Chile). Actas del XII Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile- XXVII Jornadas Argentinas de Botánica. Concepción- Chile. *Gayana Botánica*. 57:54.
- Moreno-Chacón, M. 2000.** Estudio de la arquitectura foliar de Angiospermas fósiles del Paleógeno de Cocholgue, VIII región (Chile). Unidad de Investigación para optar al Grado Académico de Licenciado en Biología. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción. 30 pp.
- Moreno-Chacón, M.; Leppe, M.; & S. Palma-Heldt. 2001.** Arquitectura foliar y aproximaciones paleoclimáticas de improntas del paleógeno de Cocholgue, VIII Región, Chile. Actas de la XIII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile. La Serena-Chile. *Gayana Botánica*. 58(1):71.
- Mosbrugger, V., & A. Roth. 1996.** Biomechanics in fossil plantbiology. Review of Palaeobotany and Palynology 90:195–207.
- Muñoz Cristi, J. 1956.** Chile. En: Yenks, W.F (ed.). Handbook of South American Geology: 187-214. Geol. Soc. Am. Men. 65.
- Palma-Heldt, S. 1980a.** Contribución al conocimiento palinológico de los mantos carboníferos del Terciario de Arauco - Concepción, Chile. Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología. Buenos Aires - Argentina 2: 175 - 189.
- Palma-Heldt, S. 1980b.** Nuevos antecedentes en el estudio palinológico de los mantos carboníferos del Terciario de Arauco-Concepción, Chile. Actas Paleobotánica e áreas afins na America do Sul. Contribuioes a Segunda Reunião de Paleobotánicos y Palinologos. Sao Paulo, 1979:161-168.
- Palma-Heldt, S. 1984.** Investigación paleobotánica de la secuencia terciaria en la zona carbonífera de Arauco. II Convenio Universidad de Concepción - ENACAR. (Circulación restringida).
- Palma-Heldt, S., Villablanca, D., Villacura, B. & M. Vargas. 1997.** Palinoflora, ambiente y clima durante el Paleógeno en la Cuenca Carbonífera de Arauco, Chile. Actas resúmenes del VIII Simposio de Paleobotánica y Palinología. Mendoza. 38 pp.
- Palma-Heldt, S. 1998.** El Paleógeno de la Cuenca Carbonífera de Arauco: Palinoflora, paleoambiente y paleoclima. *Ameghiniana. Rev. De la Asociación Paleontológica Argentina*. 23 - 50pp.
- Parkhurst, D. F., & O. L. Loucks. 1972.** Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60:505–537.
- Pearson, P. & M. Palmer. 2000.** Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature* 406: 695-699.
- Pineda, V. 1983.** Evolución Paleogeográfica de la Península de Arauco durante el Cretácico Superior-Terciario. Memoria para optar al Título De Geólogo. Departamento de

- Geología y Geofísica. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas. Universidad de Chile. 267 pp.
- Quatrocchio, M. 1978.** Estudio palinológico preliminar de la Formación Lumbraera (Grupo Salta), localidad Pampa Grande, Provincia de Salta, República de Argentina. II Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía, I Congreso Latinoamericano de Paleontología. Actas II:31-149.
- Quatrocchio, M. & W. Volkheimer. 1990.** Paleogene paleoenvironmental trends as reflected by palynological assemblage types, Salta Basin, NW Argentina. N.J. b Geol. Pläont. Abh 181 (1-3): 337-396.
- Raven, P.H. 1971.** The relationship between "mediterranean" floras. En Davis, P.A; Harper, P.C. and I.C. Hedge (eds). Plant life of South - west Asia. Bot. Soc. Edinburgh, Edinburgh. 119-134 pp.
- Romero, E. 1978.** Paleoecología y Paleofitogeografía de las Tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. Ameghiniana 15: 209-227.
- Romero, E. 1986.** Paleogene phytogeography and climatology of South America. Ann. Missouri. Bot. Gard. 73: 449-461.
- Roth, A., V. Mosbrugger, G. Belz, & H. J. Neugebauer. 1995.** Hydrodynamic modeling study of angiosperm leaf venation types. Botanica Acta 108:121-126.
- Rull, V. 1999.** Palaeofloristic and palaeovegetational changes across the Paleocene/Eocene boundary in northern South America. Review of Palaeobotany and Palynology 107 (1-2): 83-95.
- Schmithüsen, J. 1956.** Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. Bonner Geog Abh 17:1-86.
- Solbrig, O; Cody, ML; Fuentes, ER; Glanz, W; Hunt, JH. & AR. Moldenke. 1977.** The origin of the Biota. En Mooney HA (ed) Convergent evolution in Chile and California: Mediterranean climate ecosystems. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, PA :13-26
- Suárez, M; de la Cruz, R. & A. Troncoso. 2000.** Tropical/subtropical Upper Paleocene-Lower Eocene fluvial deposits in eastern central Patagonia, Chile (46° 45' S). Journal of South American Earth Science 13: 527-536.
- Svensen, H., Sverre P., Malthes-Sørensen A., Jamtveit B., Myklebust R., Eidem T., & S. Rey. 2004.** Release of methane from a volcanic basin as a mechanism for initial Eocene global warming. Nature 429: 542-545.
- Tanai, T. 1986.** Geological notes on the fossil localities. J. Fac. Sci Hokkaido Univ. Ser 2:9-31.
- Ter Braak, C.J.F. 1986.** Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology 67: 1167-1179.
- Ter Braak, C.J.F. & P. Smilauer. 1998.** Canoco reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for Canonical community ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.
- Troncoso, A. 1986.** Nuevas órgano-especies en la Tafoflora Terciaria inferior de Península Fildes, Isla Rey Jorge, Antártica. Ser. Cient. INACH 34: 23-46.
- Troncoso, A. 1991.** Paleomegafloras de la Formación Navidad, Miembro Navidad (Mioceno), en las áreas de Matanzas, Chile Central occidental. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. 42: 131-168.
- Troncoso, A. 1992.** La tafoflora terciaria de Quinamávida (VII región). Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 43: 155-178.

- Troncoso, A. & E. Romero, 1998.** Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. In Fortunato, R. y Bacigalupo, N. (ed.) "Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica". Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Vol. 68. 514pp.
- Troncoso A., Suárez M., De la Cruz R. & S. Palma-Heldt. 2002.** Paleoflora de la Formación Ligorio Márquez (XI Región, Chile) en su localidad tipo: sistemática, edad e implicancias paleoclimáticas. *Revista Geológica de Chile*. 29: 113-135.
- Villagrán, C & L.F. Hinojosa. 1997.** Historia de los bosques del sur de Sudamérica II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*. 70: 241-267.
- Wiemann, M.; Manchester, S.; Dilcher, D., Hinojosa, L.F & E. Wheeler. 1998.** Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of Dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* 85 (12): 1796-1802.
- Wilf, P. 1997.** When are leaves good thermometers? *Paleobiology* 23:373-390.
- Wilf, P.; Wing, S.; Greenwood, D & C. Greenwood. 1998.** Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example. *Geology* 26(3): 203-206.
- Wilf, P. 2000.** Late Paleocene – Early Eocene climate change in southwestern Wyoming: Paleobotanical analysis. *G.S.A. Bulletin* 112(2): 292-307.
- Wilf P., Cuneo R., Johnson, K.R., Hicks J., Wing S. & J.D. 2002.** High Plant diversity in Eocene South America: evidence from Patagonia. *Science* 300: 122-125.
- Willis, J.C. 1973.** A Dictionary of Flowering Plants and Ferns. Student De. Cambridge University Pres. London. 1376 pp.
- Wing, S.L & D.R. Greenwood. 1993.** Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene. *Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B*. 341: 243-252.
- Wolfe, J. 1971.** Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 9: 27-57.
- Wolfe, J. 1979.** Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the northern hemisphere and Australasia. U.S Geological Survey Professional Paper 1106, Washington, DC.
- Wolfe, J. 1993.** A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. U.S. Geological Survey Bulletin 2040.
- Wolfe, J. 1995.** Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 23:119-142.
- Wolfe, J. 1998.** Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 23:119-142.
- Zachos, J.C; Lohmann, K.C; Walker, J.C.G. & S.W. Wise. 1993.** Abrupt climate change and transient climates during the Paleogene: A marine perspective. *The journal of Geology* 101: 191-213.
- Zachos, J; Pagani, M; Sloan, L; Thomas, E. & K. Billups. 2001.** Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 M.a to present. *Science* 292: 686-693.

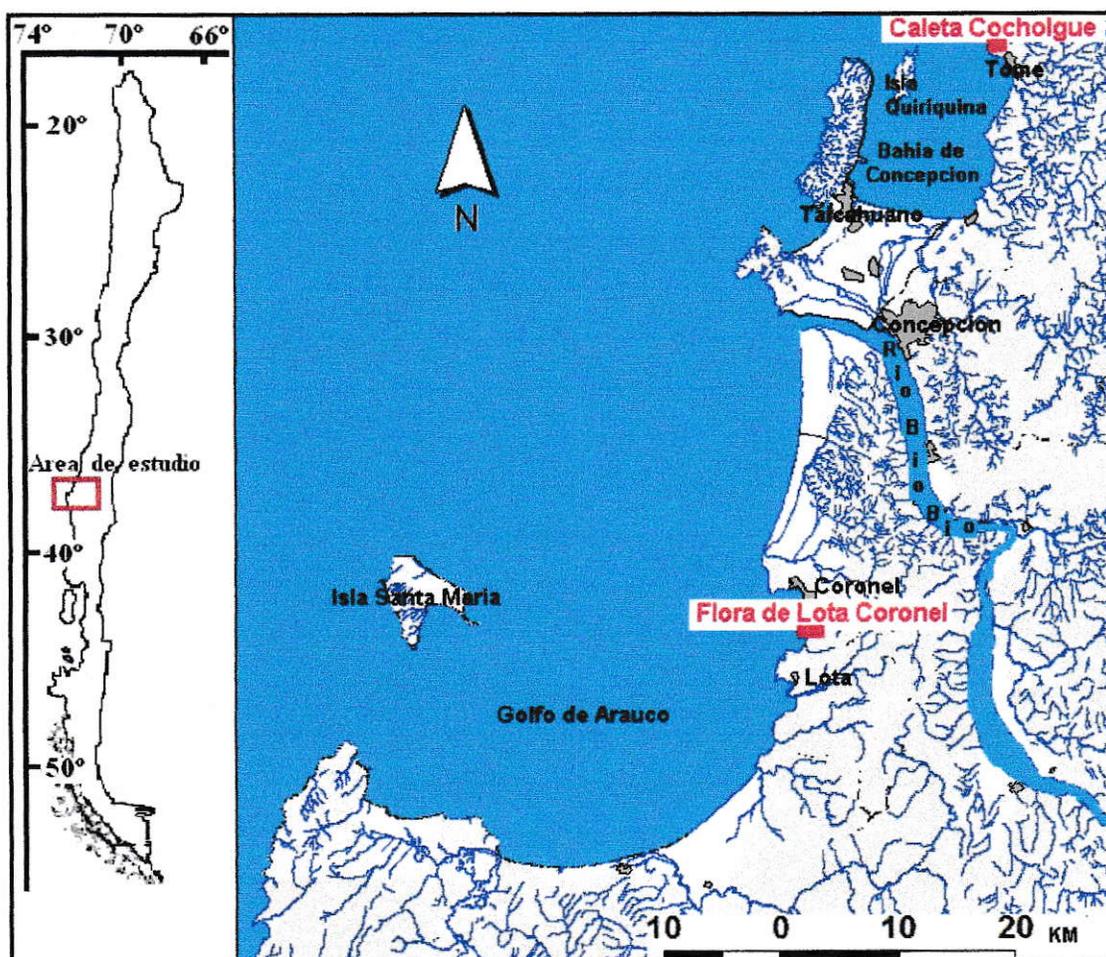


Figura 1.1: Mapa de ubicación del área de estudio mostrando los afloramientos del Paleógeno de Arauco: Lota-Coronel y Caleta Cocholgue.

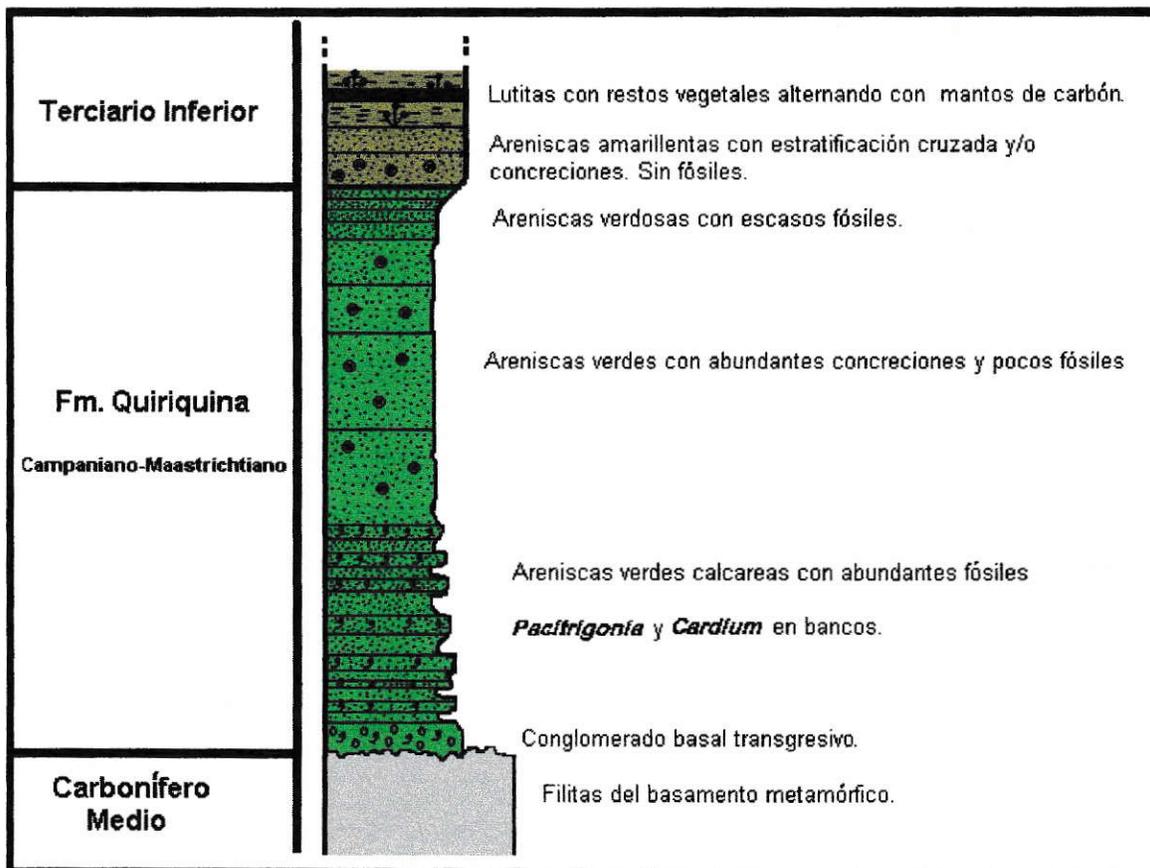


Figura 1.2: Columna estratigráfica de Caleta Cocholgüe (Modificado de Biró, 1982).

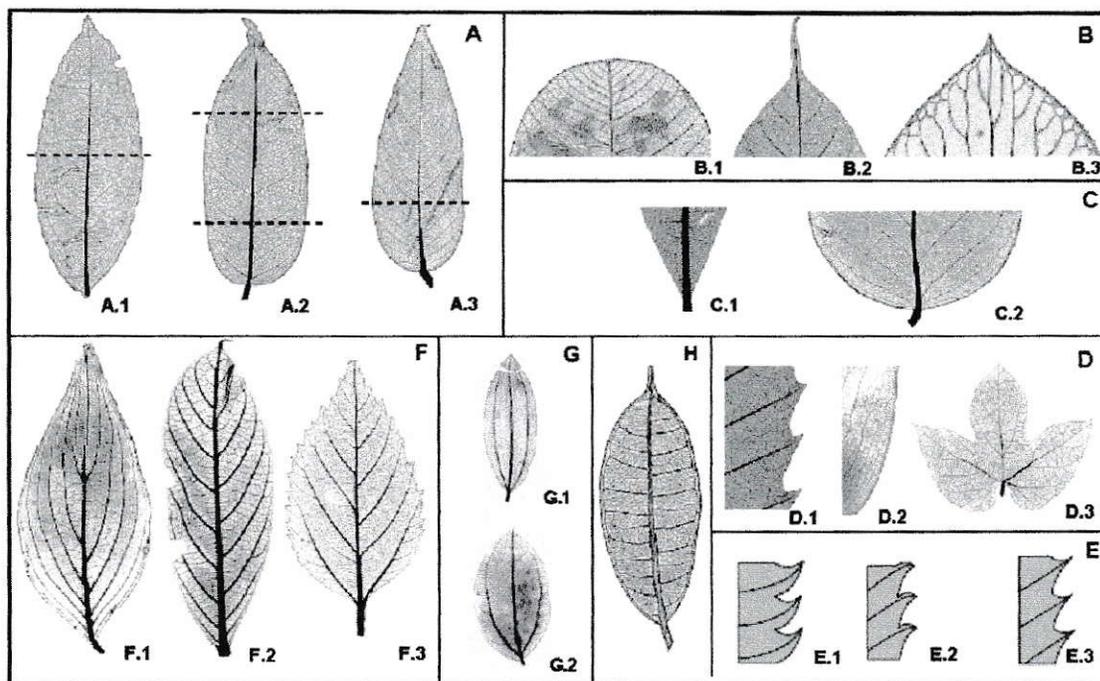


Figura 1.3: Caracteres foliares más relevantes empleados para la descripción morfológica y clasificación de los especímenes en morfotipos. **A-** Forma de la hoja, A.1- Elíptica, A.2- Oblonga; A.3- Ovada. **B-** Tipo de ápice, B.1- Redondeado, B.2- Acuminado, B.3- Agudo. **C-** Tipo de Base, C.1- Cuneada, C.2- Redondeada. **D-** Tipo de margen, D.1- Serrado, D.2- Entero, D.3- Lobado. **E-** Tipos de serradura, E.1- Diente con lado apical cóncavo y basal convexo, E.2- Diente con lado apical convexo y basal cóncavo, E.3- Diente con lado apical y basal derecho. **F-** Tipo de venación pinnada, F.1- Camptódroma del tipo Eucamptódromo, F.2- Camptódroma del tipo Broquidódromo, F.3- Craspedódroma. **G-** Venación acrodódroma, G.1- basal, G.2- suprabasal. **H-** Vena intramarginal.

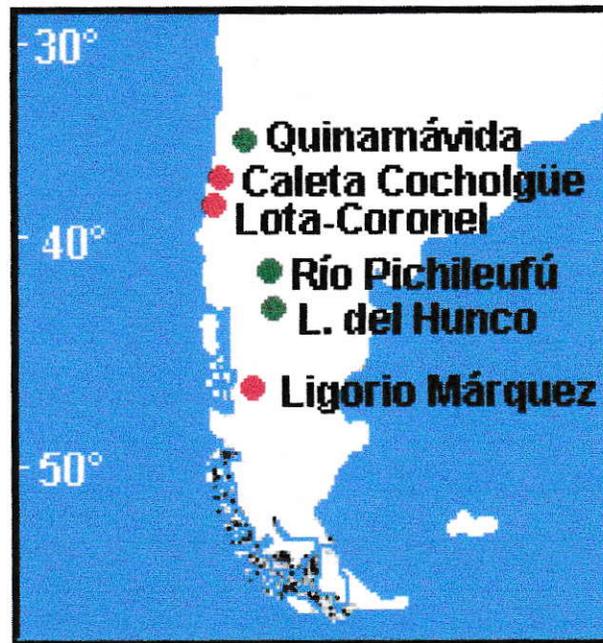


Figura 1.4: Tafofloras sudamericanas consideradas en el análisis de afinidad fitogeográfica. En color rojo se indican las floras tropicales del Paleoceno superior-límite Paleoceno-Eoceno (Ligorio Márquez) y Eoceno inferior (Caleta Cocholgüe y Lota-Coronel), y en color verde las floras de carácter mixto del Eoceno inferior (Quinamávida, Río Pichileufú y Laguna del Hunco).

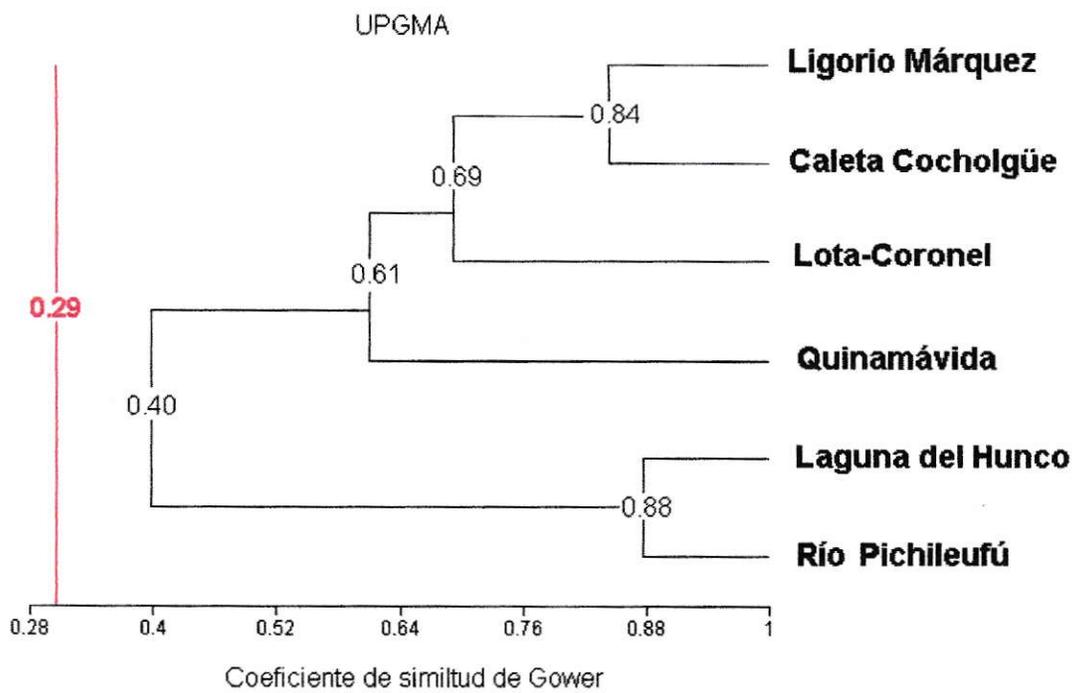


Figura 1.5: Análisis de similitud, basado en porcentaje de elementos fitogeográficos, entre Caleta Cocholgue y cinco taofloras paleógenas del sur de Sudamérica (Significancia bootstrap >0.29).

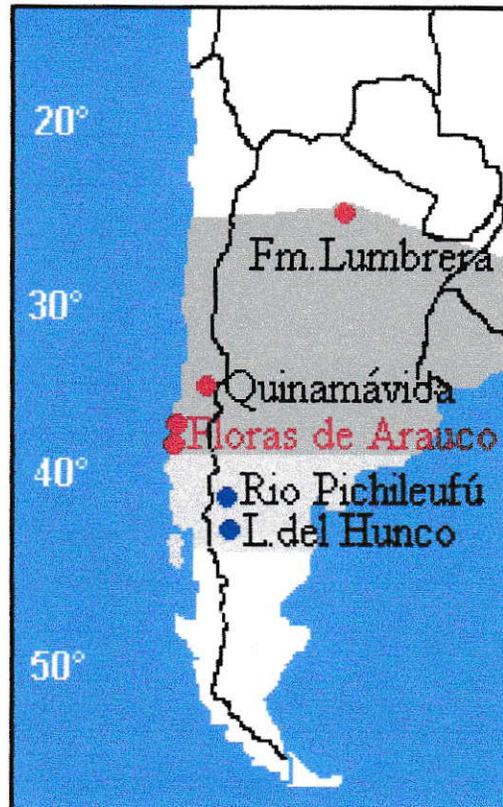


Figura 1.6: Distribución de las floras tropicales y mixtas en el sur de Sudmerica durante el Eoceno inferior.

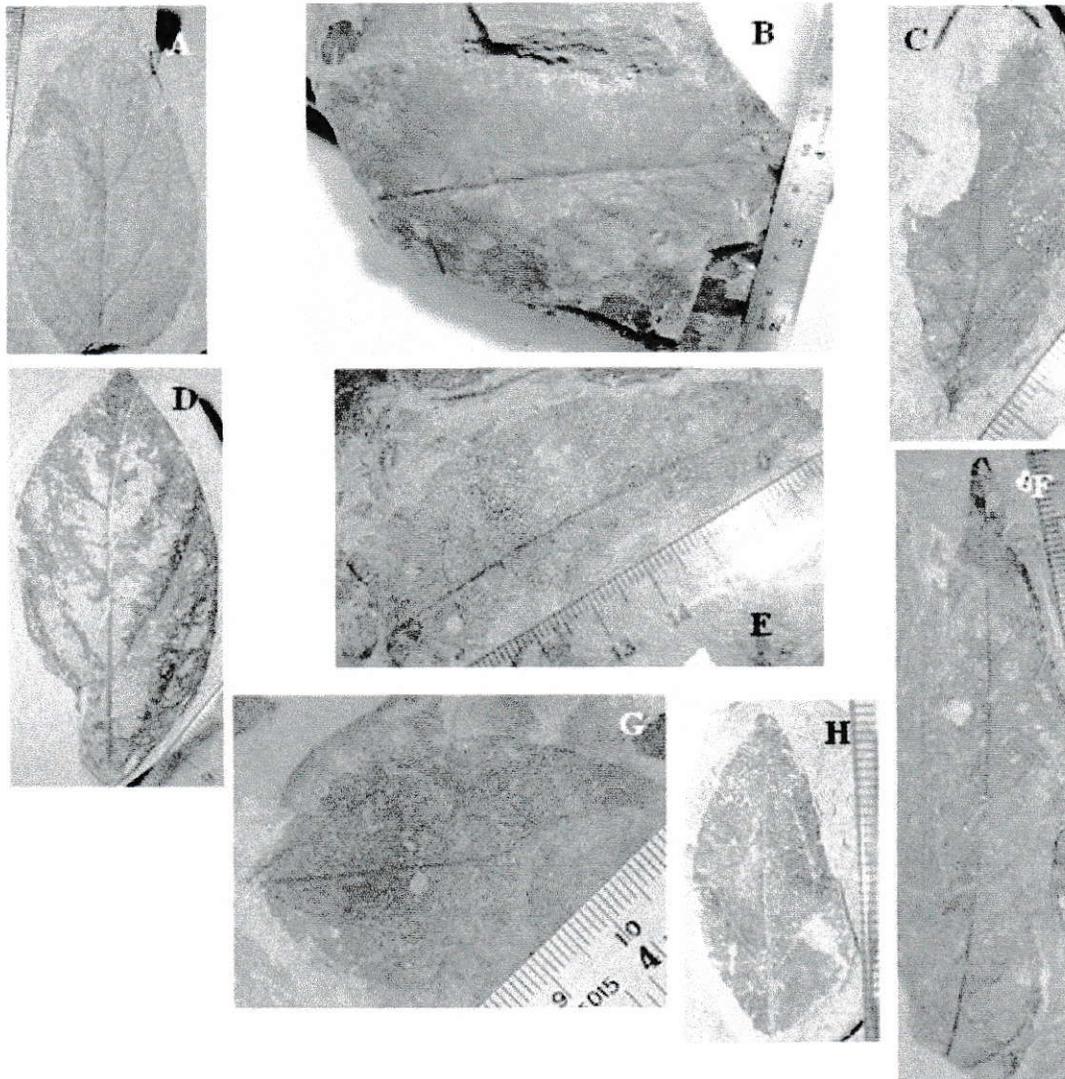


Lámina 1: A- *Annona infestans*, B- *Persea macrophyloides*, C- *Persea microphylla*, D- *Persea* sp., E- *Nectandra patagonica*, F-*Nectandra prolifica*, G-*Cinnamomun* sp.1, H- *Cinnamomum* sp. 2.

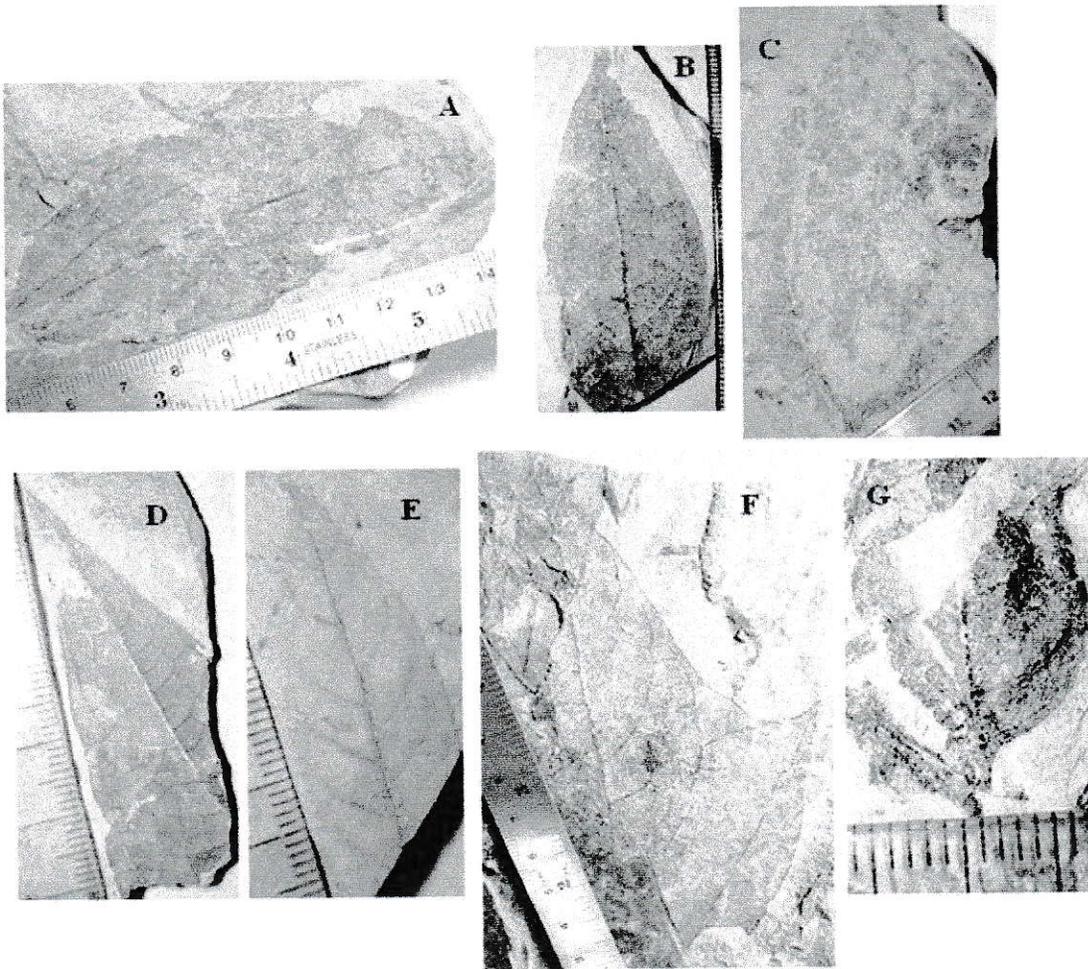


Lámina 2: A- *Notaphoebe neogena*, B- *Phoebe* sp, C- *Goeppertia* sp., D- *Ocotea menendezii*, E- *Casearia patagonica*, F- *Sterculia patagonica*, G- *Myrceugenia* sp.

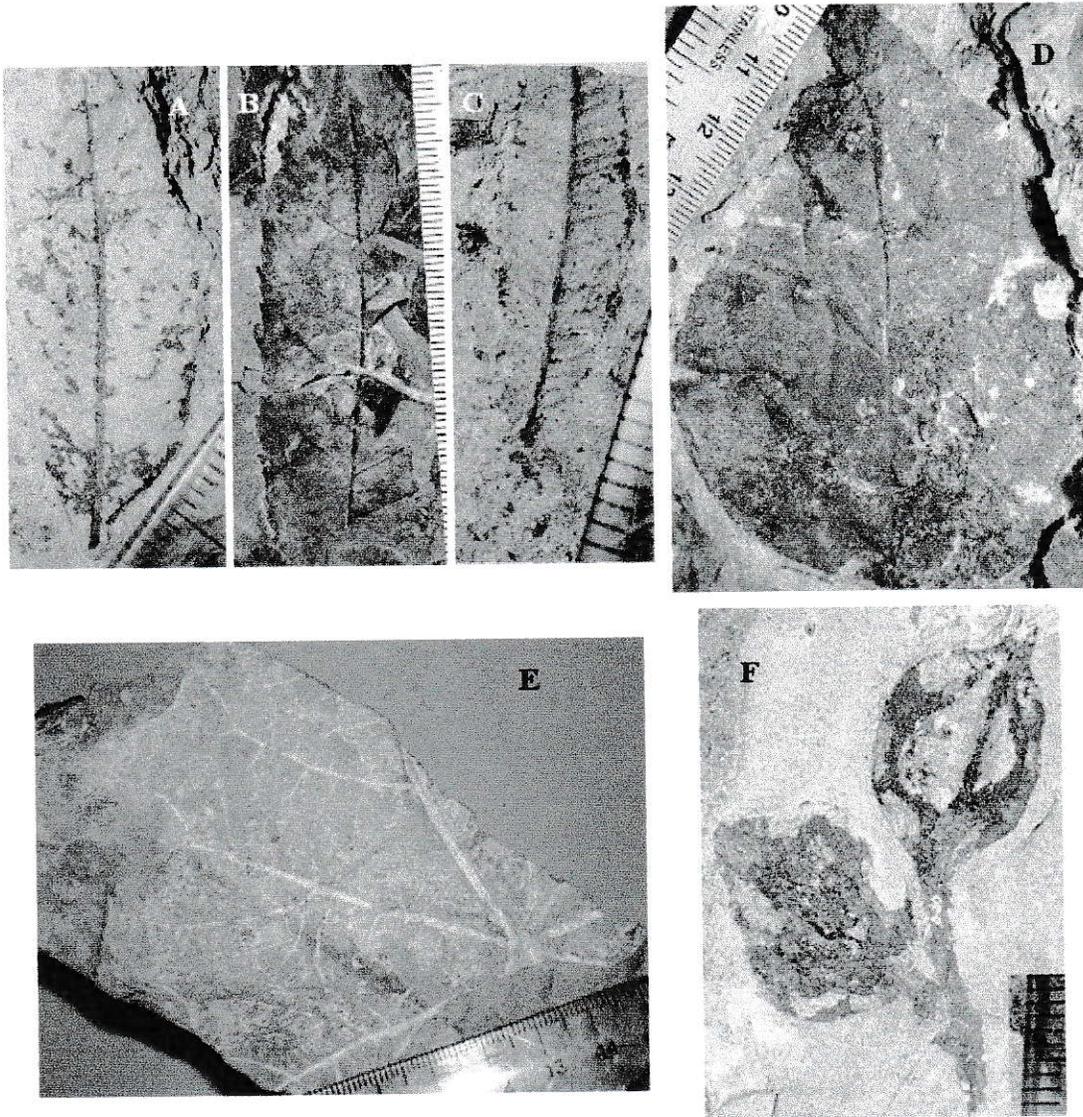


Lámina 3: A- *Myrcia reticulo-venosa*, B-, *Cupania patagonica*, C- *Schinus* sp., D- *Adenocalymma tertiaria*, E- *Cochlospermum* sp. F- *Carpolites* sp1.

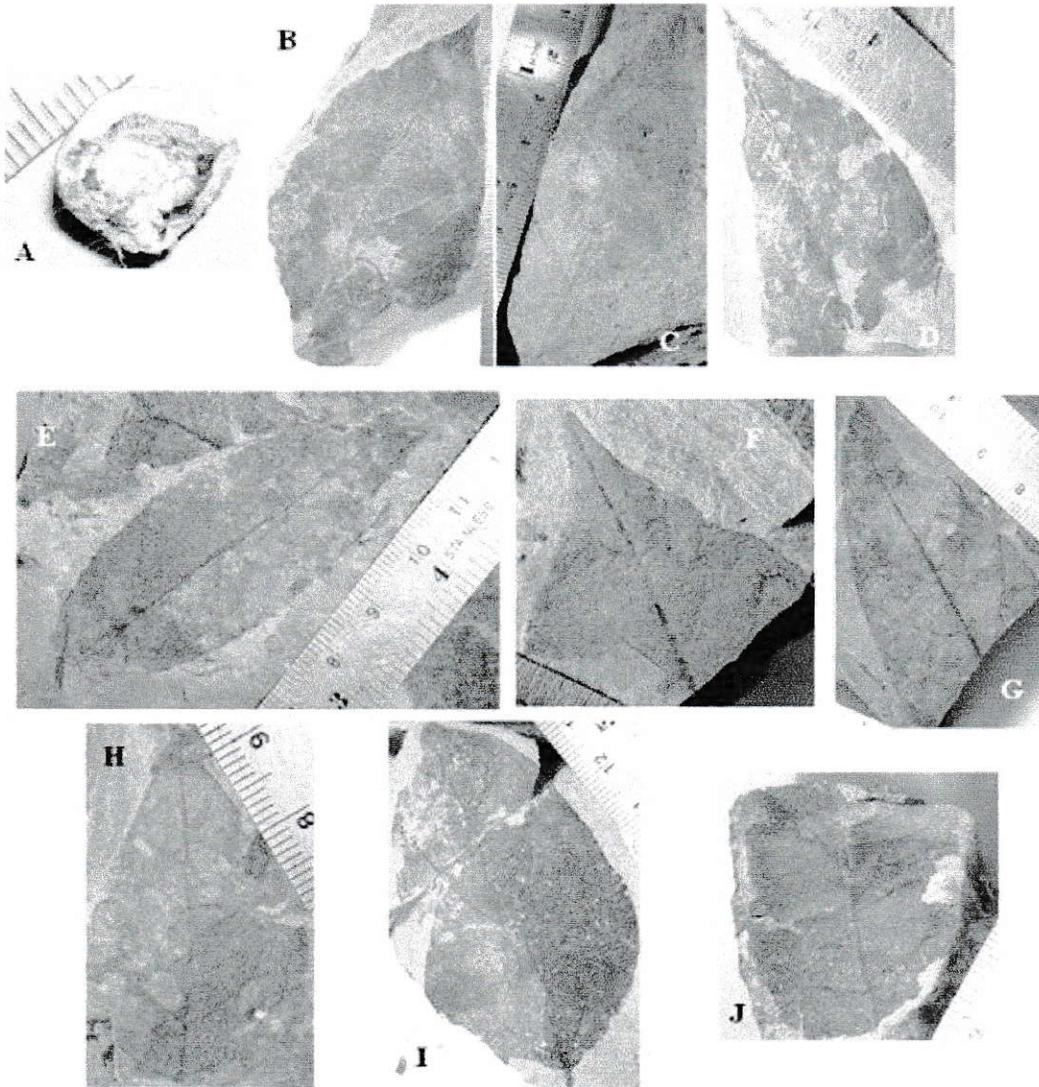


Lámina 4: A- *Carpolites* sp. 2, B- *Phyllites* sp. 1, C- *Phyllites* sp. 2, D- *Phyllites* sp. 5,
 E- *Phyllites* sp. 3, F- *Phyllites* sp. 4, G- *Phyllites* sp. 6, H- *Phyllites* sp. 7, I- *Phyllites* sp.
 8, J- *Phyllites* sp. 9.

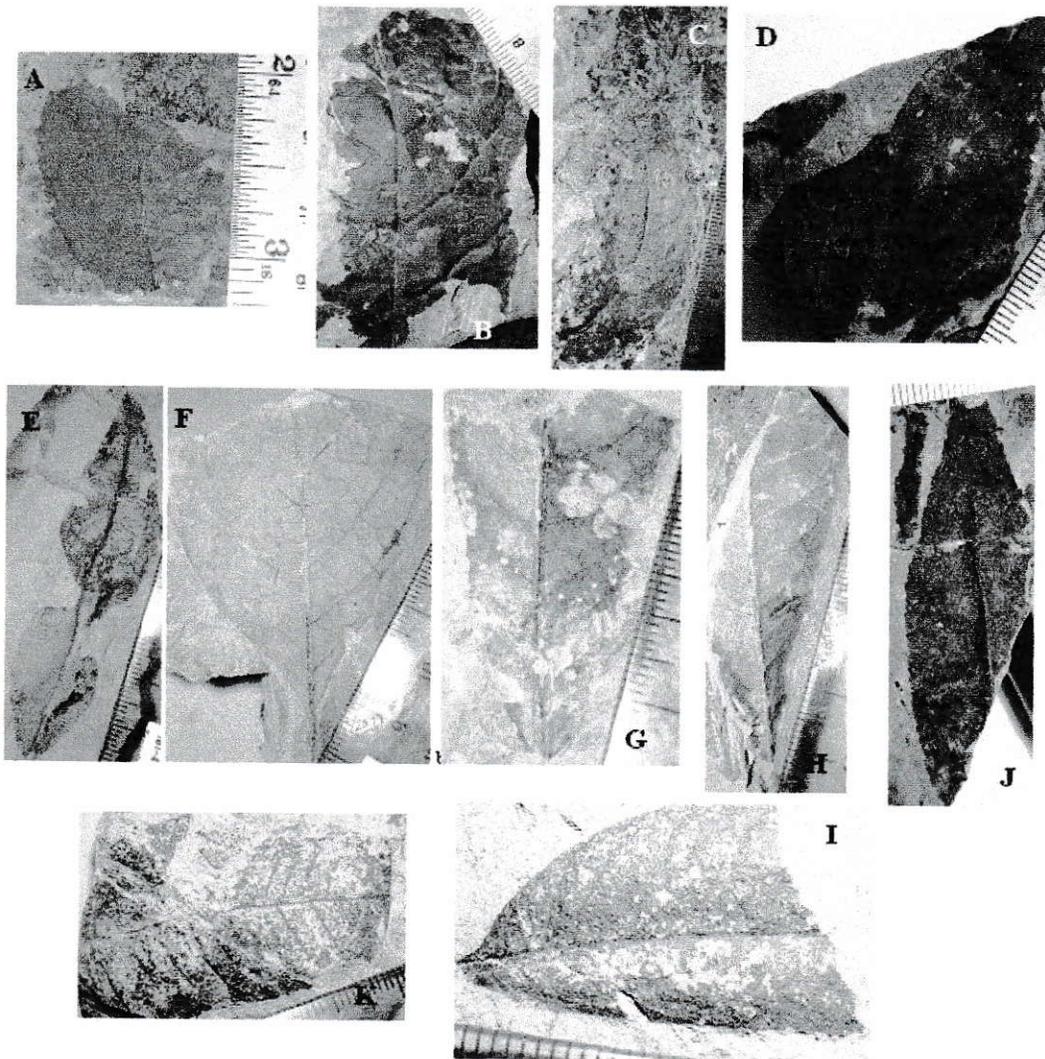


Lámina 5: A- *Phyllites* sp. 10, B- *Phyllites* sp. 11, C- *Phyllites* sp. 12, D- *Phyllites* sp. 13, E- *Phyllites* sp. 14, F- *Phyllites* sp. 15, G- *Phyllites* sp. 16, H- *Phyllites* sp. 17, I- *Phyllites* sp. 18, J- *Phyllites* sp. 19, K- *Phyllites* sp. 20.

Tabla 1.1: Análisis de regresiones múltiples para estimación de variables temperatura (°C). TMA= temperatura media anual, TMMF= temperatura media del mes más frío, TMTC= temperatura media del mes más cálido, DEC= duración de la estación de crecimiento (número de meses), ES= error standard, r^2 = coeficiente de determinación.

Parámetro	Ecuación	ES	r^2
TMA	$= 1.8116 + (0.2400 * \% \text{ borde entero}) + (.06795 * L:A 2-3:1)$	2.1	0.88
TMMF	$= -12.1013 + (0.3182 * \% \text{ borde entero}) + (0.1433 * L:A 2-3:1)$	3.8	0.81
TMMC	$= 16.9076 + (0.1218 * \% \text{ borde entero}) + (0.1406 * \text{nanophylla})$	3.2	0.54
DEC	$= 2.5238 + (0.09765 * \% \text{ borde entero}) + (0.08584 * L:A 3-4:1) + (0.02334 * L:A 2-3:1)$	1.2	0.83

Tabla 1.2: Análisis de regresiones simples y múltiples para estimación de variables de precipitaciones (cm). PMA= precipitación media anual, ecuación establecida por Hinojosa (2003), PEC= precipitación de la estación de crecimiento, 3MS= precipitación de los 3 meses consecutivos más secos, ES= error standard, y r^2 = coeficiente de determinación.

Parámetro	Ecuación	ES	r^2
LnPMA	$= 1.6355 + 0.492 * \text{LnA}$	Ln 0.5	0.60
PEC	$= -180.5805 + (4.2098 * \% \text{ L:W } 2-3:1) + (2.8854 * \% \text{ elípticas})$	58.2	0.56
3MS	$= -47.5145 + (1.0320 * \% \text{ elípticas}) + (.9776 * \% \text{ Microphylla3})$	15.6	0.59

Tabla 1.3: Ecuaciones establecidas por Hinojosa (2003) para estimación de variables climáticas de temperatura (°C) y precipitaciones (cm), en base a Análisis de Correspondencia Canónica. TMA= temperatura media anual, TMMC= temperatura media del mes más cálido, TMMF= temperatura media del mes más frío, DEC= duración de la estación de crecimiento (número de meses), PEC= precipitación de la estación de crecimiento, 3MS= precipitación de los 3 meses consecutivos más secos, ES= error Standard, y r^2 = coeficiente de determinación.

Variable	Ecuación	ES	r^2
TMA	$= -8.1231 + \text{EXP}[3.0962 + (0.2407 * \sqrt{\text{TMA}})]$	2.1	0.88
TMMC	$= 23.634 + (3.4172 * \sqrt{\text{TMMC}}) + (-0.4028 * \sqrt{\text{TMMC}})^2$	3.3	0.52
TMMF	$= -35.1955 + \text{EXP}[3.7147 + (0.181 * \sqrt{\text{TMMF}})]$	3.8	0.81
DEC	$= -14.2108 + \text{EXP}[3.1147 + (0.1098 * \sqrt{\text{DEC}})]$	1.1	0.84
PEC	$= 75.4875 * \text{EXP}(0.528 * \sqrt{\text{PEC}})$	42.6	0.77
3MS	$= 17.4628 * \text{EXP}(0.6729 * \sqrt{\text{3MS}})$	15.3	0.61

Tabla 1.4: Taofloras sudamericanas consideradas en el análisis de afinidad fitogeográfica. El carácter de las Paleofloras es consignado de acuerdo a los modelos paleofitogeográficos de Romero (1978, 1986) e Hinojosa y Villagrán (1997). P.N= Paleoflora Neotropical y P.M= Paleoflora Mixta.

Taofloras	Latitud (°S)	Longitud (°W)	Carácter Paleoflora	Edad
Ligorio Márquez	46° 45'	71° 50'	P.N	Paleoceno superior-límite Paleoceno-Eoceno
Lota-Coronel	37° 01'	73° 08'	P.N	Eoceno inferior
Quinamávida	35° 47'	71° 24'	P.M	Eoceno inferior
Pichileufú	41° 70'	70° 00'	P.M	Eoceno inferior
Laguna del Hunco	42° 27'	70° 00'	P.M	Eoceno inferior

Tabla 1.5: Estimaciones de las precipitaciones (cm) de Caleta Cochohgüe, de acuerdo a regresiones lineales simples (RLS), regresiones lineales múltiples (RLM) y CLAMP. PMA= precipitación media anual, PEC= precipitación en la estación de crecimiento, y 3MS= precipitación durante los tres meses consecutivos más secos. Valores entre paréntesis corresponden a error standard del modelo.

Parámetro	RLS	RLM	CLAMP
PMA	262.7 (+104.3, -171.9)		
PEC		190.3 (±58.2)	268.0 (±42.6)
3MS		30.1 (±59)	57.5 (±15.3)

Tabla 1.6: Estimación de las temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) de Caleta Cocholgüe, de acuerdo a regresiones lineales múltiples (RLM) y CLAMP. TMA: temperatura media anual, TMMC: temperatura media del mes más cálido, TMMF: temperatura media del mes más frío, DEC: duración de la estación de crecimiento (número de meses). Valores entre paréntesis corresponden a error standard del modelo.

Parámetro	RLM	CLAMP
TMA	25.5 (± 2.1)	19.3 (± 2.1)
TMMC	27.0 (± 3.2)	22.6 (± 3.3)
TMMF	22.4 (± 3.8)	13.2 (± 3.8)
DEC	13 (± 1.2)	11 (± 1.1)

Tabla 1.7: Proporción de los distintos elementos fitogeográficos en las taofloras terciarias del sur de Sudamérica consideradas en el análisis de similitud fitogeográfica.

P: elemento fitogeográfico Pantropical, AU: Australasiano, N: Neotropical, AA: Austral-Antártico, y E: Endémico.

Taofloras	Elementos fitogeográficos				
	P	AU	N	AA	E
Río Pichileufú	28.3	20.4	45.1	2.7	3.5
Laguna del Hunco	26.6	23.3	43.3	3.3	3.3
Quinamávida	27.3	13.6	59.0	0	0
Lota-Coronel	35.5	18.4	46.0	0	0
Caleta Cocholegüe	30.0	30.0	40.0	0	0
Ligorio Márquez	31.8	36.4	31.8	0	0

ANEXO 1

Caracteres foliares empleados en la descripción morfológica de las improntas de Caleta Cochohgüe. En la columna izquierda se listan los caracteres foliares y la columna derecha se incluyen las distintas clases y sus correspondientes definiciones de acuerdo a la nomenclatura de arquitectura foliar de Hickey (1974), y al diccionario de Botánica de Font Quer (2000).

I- FORMA

1-Oblonga: parte más ancha de la lámina forma una zona en la mitad del eje mayor de la hoja, márgenes paralelos o casi dentro de esta zona.

2-Elíptica: eje de mayor anchura perpendicular al punto medio del eje foliar.

3-Ovada: intersección del eje de mayor anchura con el eje foliar por debajo del punto medio de este último eje.

4-Obovada: intersección del eje de mayor anchura con el eje foliar longitudinal por encima del punto medio de este último eje.

5- Falcada: hoja de forma más o menos aplanada y curva como una hoz.

II- ÁPICE

1-Agudo

2-Acuminado: punta aguda, márgenes marcadamente cóncavos, ya sea larga o cortamente acuminados.

3-Obtuso

4-Redondeado

III- BASE

1-Aguda, incluye al subtipo **cuneado** (márgenes derechos o casi, formando una cuña de menos de 90°).

2-Obtusa

3-Redondeada

IV- MARGEN

1-Entero

2-Serrado: dientes aguzados con ejes inclinados, en ángulo oblicuo, a la dirección (tangente) del margen.

3-Lobado: margen recortado $\frac{1}{4}$ o más de la distancia a la vena media o al eje mayor de la hoja.

V- CARACTERÍSTICAS DE DIENTES

1-Angulo apical: a-) **Agudo**, b-) **Obtuso**, c) **Aquilinos:** dientes con lado apical prominente más o menos aguda, a manera de quilla.

2-Tipos de serradura: determinado por la forma del lado basal del diente versus la forma del lado apical. Existen 16 tipos diferentes de serraduras, originadas por la combinación de 4 formas distintas: convexo, cóncavo, derecho y acuminado.

3-Senos: incisiones entre las proyecciones del margen. Existen dos tipos: a-) **Redondeados**, b-) **Angulares**.

4-Espaciación: intervalos entre puntos correspondientes de los dientes. Existen los tipos: a-) **Regular:** intervalos no variando más del 25%, b-) **Irregular:** intervalos variando más del 25%.

5-Seriación: dientes separados en grupos de acuerdo al tamaño. Existen los tipos: a-) **Simple:** dientes todos del mismo tamaño, b-) **Compuesto:** dientes en dos o más tamaños definidos.

6-Distanciamiento: distancia que existe entre los dientes. Existe dos tipos: a-) **Denso:** se forma serradura con dientes muy próximos entre si, b-) **No denso:** dientes muy distantes entre si.

VI- VENACION PINNADA: Una vena primaria única. Se distinguen dos tipos: a-) **Craspedódroma simple:** venas secundarias terminan en el borde, b-) **Camptódroma:** las venas secundarias no terminan en el margen. Se distinguen dentro de esta el subtipo **broquidódromo** (venas secundarias uniéndose en arcos prominentes) y **eucamptódromo** (venas secundarias dirigidas hacia arriba y disminuyendo gradualmente hacia el ápice dentro del margen).

VII- VENACION ACRODODROMA: Dos o más venas primarias o secundarias muy desarrolladas que corren en arcos convergentes hacia el ápice de la hoja. Se distinguen los siguientes tipos:

1-Basal perfecta: las venas prominentes se originan en la base de la hoja, y se extienden hasta por lo menos de $\frac{2}{3}$ de la distancia al ápice.

2- Basal imperfecta: las venas prominentes se originan en la base de la hoja, y se extienden hasta menos de $\frac{2}{3}$ de la distancia al ápice.

3- Suprabasal perfecta: las venas prominentes nacen a cierta distancia de la base de la hoja, y se extienden hasta por lo menos de 2/3 de la distancia al ápice.

4- Suprabasal imperfecta: las venas prominentes nacen a cierta distancia de la base de la hoja, y se extienden hasta menos de 2/3 de la distancia al ápice.

VIII- VENA PRIMARIA

1-Tamaño: determinado por relación porcentual entre el ancho de la vena primaria y el ancho de la hoja. Es posible distinguir los tamaños: a-) **Fuerte:** 2-4%, b-) **Moderado:** 1.25-2%

2-Recorrido: a-) **Derecho sin ramificar:** sin cambios notorios en dirección y sin ramificaciones de primer orden, b-) **Curvado:** curvado notoriamente en un arco suave.

IX- VENAS SECUNDARIAS

1-Angulo de divergencia: medido entre la rama y la continuación de la vena originaria encima del punto de ramificación. a-) **Agudo angosto:** $< 45^\circ$, b-) **Agudo moderado:** $45^\circ-65^\circ$, c-) **Agudo ancho:** $> 65^\circ$.

2-Variaciones del ángulo de divergencia: variaciones del mismo a través de la hoja: a-) **Uniforme:** todas las venas secundarias de la hoja nacen con un ángulo similar., b-) **Venas superiores con ángulo de divergencia más agudo**, c-) **Venas superiores con ángulo de divergencia más obtuso**, d-) **Par basal más agudo**

3-Recorrido: a-) **Derecho**, b-) **Curvado:** doblándose en arcos. Dentro de este es posible distinguir los subtipos: uniforme (arco suave o aumentando gradualmente su radio de curvatura) y **abrupto** (aumento local brusco en el radio de curvatura)

4-Angulo de unión de una vena secundaria a la vena supradyacente del mismo calibre: a-) **Agudo**, b-) **Recto**, c-) **Obtuso**

X- VENA INTERSECUNDARIA: De grosor intermedio entre las venas secundarias y terciarias; generalmente se originan de la vena primaria, esparcidas entre las venas secundarias, y con una trayectoria paralela o casi a ellas.

XI- VENA INTRAMARGINAL: Vena paralela al margen de la hoja y en la cual se fusionan las venas secundarias.

XII- VENAS TERCIARIAS

1-Angulo de origen: comparación del ángulo del lado exmedial (inferior) de las venas secundarias con el lado admedial (superior) de las mismas. Existen 9 tipos diferentes, dados por la combinación entre si de los ángulos: agudo, recto y obtuso.

2-Reticulado: las venas terciarias se anastomosan con otras venas terciarias o con venas secundarias. Existen dos tipos: a-) **Reticulado ortogonal:** ángulos de anastomosis predominantemente rectos, b-) **Reticulado al azar:** ángulos de anastomosis variados.

3-Recorrido: a-) **Derecho**, b-) **Convexo**, c-) **Cóncavo**, d-) **Sinuoso**

4-Relación con la vena primaria: a-) **Perpendiculares**, b-) **Paralelas**, c-) **Oblicuas**

5-Disposición:

a-) **Alternata:** cada vena terciaria se fusiona con su equivalente, es decir, existe discontinuidad angular abrupta tal como en una ramificación.

b-) **Opuesta:** fusionándose cada una con su equivalente suavemente, o sea, en una trayectoria derecha o curva.

c-) **Alternata y opuesta en proporciones iguales.**

XIII- VENAS CUATERNARIAS

Trayectoria: a-) **Ortogonal:** originándose en ángulos rectos, b-) **Al azar:** ángulos variados.

XIV- VENAS QUINQUENARIAS

Trayectoria: a-) **Ortogonal:** originándose en ángulos rectos, b-) **Al azar:** originándose en ángulos variados.

ANEXO 2

Caracteres morfológicos empleados en los métodos fisionómicos-climáticos (Wolfe 1993, 1995, Herman *et al.* 1996).

i) CARACTERES FOLIARES

I-Margen lobado: margen recortado, dividido en porciones (lóbulos).

II-Tipo de margen

- 1-) Entero: margen formando una línea o arco suave sin proyecciones o dentaciones notorias.
- 2-) Dentado: margen con proyecciones las cuales presentan ápices aguzados.
 - a) Dientes regulares: se consideran dientes regulares si el largo del lado basal de dos dientes contiguos difieren en al menos 1/3.
 - b) Dientes cercanos: si el lado basal de dos dientes contiguos no es mayor a 3 veces el lado apical.
 - c) Dientes redondeados: si presentan el lado apical convexo y la parte basal cóncava, y la convexidad se extiende hasta la punta del diente. Adicionalmente se considera la presencia de dientes adpresos, los cuales presentan el lado apical cóncavo y el lado basal convexo, curvándose hacia la lámina foliar.
 - d) Dientes agudos: el lado apical y basal de un diente confluyen en un punto.
 - e) Dientes compuestos: existencia de dos o más tamaños definidos de dientes.

III- Tamaño foliar

Tabla 1: clases de tamaño foliar para CLAMP (Hinojosa, com. pers.).

Tamaño foliar	Rango (cm ²)
Nanofilas	0 - 0.118
Leptofilas I	0.118 – 0.302
Leptofilas II	0.302 – 1.132
Microfilas I	1.132 – 4.164
Microfilas II	4.164 - 16.399
Microfilas III	16.399 - 36.613
Mesofilas I	36.613 - 68.175
Mesofilas II	68.175 – 108.951
Mesofilas III	>108.951

IV- Tipo de ápice

- 1-) Emarginado: márgenes escotados, curvándose hacia la base de la lámina.
- 2-) Agudo: márgenes derechos a convexos formando un ángulo menor a 90°.
- 3-) Redondeado: márgenes que en la zona apical forman un arco suave.
- 4-) Atenuado: márgenes derechos o levemente cóncavos gradualmente adelgazados hacia un ápice agudo angosto. Se incluye dentro de esta categoría a los ápices acuminados (ápices terminados en una punta aguda).

V- Tipo de base

- 1-) Cordada: base escotada en un seno de lados derechos o convexos.
- 2-) Aguda: márgenes formando un ángulo menor a 90°.
- 3-) Redondeada: márgenes que en la zona basal forman un arco suave.

VI- Relación largo:anchoTabla 2: clases de relación largo ancho (Herman *et al.* 1996)

Razón largo/ancho	<1:1	<2:1	<3:1	<4:1	>4:1
--------------------------	------	------	------	------	------

VII- Forma de la hoja

- 1-) Ovada: parte más ancha de la hoja se localiza por debajo del punto medio.
- 2-) Elíptica: parte más ancha de la hoja perpendicular al punto medio. Se incluye en esta categoría las formas oblongas (hojas en que la parte más ancha forma una zona cercana al punto medio).
- 3-) Obovada: parte más ancha de la hoja se localiza por encima del punto medio.

ANEXO 3

Coefficientes de correlación obtenidos en la correlación múltiple entre los 31 caracteres fisionómicos y las 8 variables climáticas consideradas en CLAMP. TMA: temperatura media anual, TMMC: temperatura media del mes más cálido, TMMF: temperatura media del mes más frío, DEC: duración de la estación de crecimiento, PEC: precipitación de la estación de crecimiento, PMMEC: precipitación media mensual de la estación de crecimiento, 3ML: precipitación de los 3 meses consecutivos más húmedos, 3MS: precipitación de los 3 meses consecutivos más secos, * valores de Probabilidad (p)<0.001.

CARÁCTER	VARIABLE CLIMATICA							
	TMA	TMMC	TMMF	DEC	PEC	PMMEC	3ML	3MS
MARGEN								
Margen lobado	-.7343*	-.5379*	-.7121*	-.7527*	-.3361*	-.1259	-.2796*	.0808
Margen entero	.9345*	.7063*	.8883*	.8894*	.1738	-.0835	.0355	-.3535*
Dientes regulares	-.8955*	-.6667*	-.8579*	-.8606*	-.1253	.1595	.0181	.4521*
Dientes cercanos	-.9003*	-.6324*	-.8774*	-.8893*	-.2696*	.0384	-.1341	.3120*
Dientes redondeados	-.4252*	-.4216*	-.3416*	-.3887*	-.1899	-.1975	-.1929	-.1742
Dientes agudos	-.8613*	-.6038*	-.8490*	-.8274*	-.0994	.1986	.0591	.4964*
Dientes compuestos	-.8390*	-.6694*	-.7869*	-.8201*	-.1941	.0899	-.0634	.3381*
TAMAÑO FOLIAR								
Nanophylla	.4621*	.5616*	.3400*	.4721*	-.2845*	-.3569*	-.3371*	.4057*
Leptophylla 1	.4103*	.4429*	.3366*	.4316*	-.3378*	-.3611*	-.3869*	-.4506*
Leptophylla 2	.2742*	.1887	.2853*	.2729*	-.5347*	-.5252*	-.5538*	-.6454*
Microphylla1	.0102	-.1274	.0836	.0272	-.3597*	-.3171*	-.3786*	-.4271*
Microphylla2	-.4383*	-.3736*	-.4076*	-.4358*	.2851*	.3466*	.3440*	.4988*
Microphylla3	-.3687*	-.2826*	-.3637*	-.3885*	.4441*	.4876*	.4970*	.6330*
Mesophylla1	-.2414	-.2352	-.2116	-.2506	.4176*	.3946*	.4397*	.4707*
Mesophylla2	-.0155	-.1292	.0392	-.0365	.3165*	.2396	.3030*	.2041
Mesophylla3	.0542	-.0458	.1010	.0146	.3178*	.2839*	.3125*	.1966
ÁPICE								
Emarginado	.7273*	.5440*	.7052*	.6234*	-.0789	-.1726	-.1997	-.4570*
Redondeado	.6049*	.4223*	.6168*	.5463*	-.3036*	-.4325*	-.4631*	-.7008*
Agudo	-.5399*	-.5606*	-.4611*	-.4253*	-.3026*	-.1517	-.1577	.0294
Atenuado	-.2954*	-.0669	-.3688*	-.3155*	.5899*	.6248*	.6660*	.8006*
BASE								
Cordada	-.6275*	-.3931*	-.6470*	-.6670*	-.2848*	-.0374	-.1764	.1860
Redondeada	-.1794	-.0731	-.1815	-.2506	-.0741	.0487	-.0967	.0412
Aguda	.5441*	.3228*	.5523*	.6366*	.2386	-.0110	.1955	-.1607
LARGO: ANCHO								
L:A<1:1	-.7341*	-.4973*	-.7339*	-.7623*	-.3521*	-.1017	-.2943*	.1073
L:A 1-2:1	-.3896*	-.1456	-.4242*	-.5063*	-.4584*	-.2090	-.4218*	-.0869
L:A 2-3: 1	.5098*	.2795*	.5319*	.5141*	.6563*	.3871*	.5879*	.2480
L:A 3-4:1	.4198*	.1861	.4491*	.5740*	.2974*	.0705	.2985*	-.0754
L:A >4:1	.3363*	.1786	.3496*	.4633*	-.1587	-.2747*	-.1886	-.4033*
FORMA FOLIAR								
Obovada	.5343*	.4603*	.4921*	.4778*	-.2833*	-.3863*	-.4157*	-.5834*
Elíptica	-.1367	-.1165	-.1362	-.1105	.6077*	.6132*	.6609*	.7101*
Ovada	-.3623*	-.3148*	-.3203*	-.3399*	-.5049*	-.4146*	-.4433*	-.3365*

ANEXO 4

Descripción de los morfotipos consignados como *Incertae sedis*

Carpolites sp. 1

Lamina 3, Figura F

Frutos de tamaño 2,2 cm de largo y 1,4 cm, insertos en un pedúnculo de 1,5 mm de ancho. Forma elíptica, con parte proximal atenuada, y parte distal redondeada. Aparentemente correspondería a una cápsula bilobulada con un lado aplanado.

Material: Ch-41 A y B

Carpolites sp. 2

Lamina 4, Figura A

Fragmento de un fruto de 1,1 cm de largo y 1,3 cm de ancho. Forma elíptica, con parte proximal aguda, y parte distal inferida redondeada. Probablemente podría tratarse de una nuez, con pericarpio duro leñoso, mesocarpio duro estriado y endocarpio monoespermo.

Material: Q-3129

Phyllites sp. 1

Lamina 4, Figura B

Tamaño 10,2 cm de largo y 5,3-6,3 cm de ancho. Forma oyada. Ápice acuminado. Base ausente. Margen finamente serrado con dientes en ángulo apical obtuso, con serradura tipo 1B, senos angulares, distanciamiento denso, espaciación regular y seriación simple.

Venación pinnada, craspedódroma simple. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas con ángulo de divergencia agudo moderado (40°-45°), siendo ligeramente más agudo en las secundarias superiores. Recorrido curvado uniforme, con aumento gradual del radio de curvatura. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-obtuso, ramificado

transversal, reticulado ortogonal, recorrido ligeramente sinuoso, relacionadas con la vena media en forma oblicua y disposición opuesta. Venas cuaternarias con trayectoria al azar. De los diferentes taxa con márgenes serrados descritos por Engelhardt (1891) para la flora de Lota-Coronel, solo *Cordia pulchra* presentaría afinidades con nuestro espécimen. Las coincidencias se dan en la forma, margen finamente serrado, tipo de venación, características de las venas secundarias (ángulo de divergencia y recorrido), comportamiento de las venas terciarias y cuaternarias.

No obstante, el ejemplar de Engelhardt se diferencia del nuestro por el mayor distanciamiento de los dientes del borde, presentar un número mayor de venas secundarias (16), y mayor tamaño. Debido a estas discrepancias, de alto valor taxonómico, es imposible asignar nuestro espécimen a la especie *C. pulchra*.

Material: Ch-4 (2), Ch-49

Phyllites sp. 2

Lamina 4, Figura C

Fragmento superior de tamaño 8,0 cm de largo y 3,2 cm de ancho. Forma ovada angosta. Ápice agudo. Base ausente. Margen serrado con dientes en ángulo apical obtuso, con serradura tipo 1B, senos redondeados, distanciamiento denso, espaciación regular y seriación simple.

Venación pinnada, craspedódroma simple. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias con ángulo de divergencia agudo moderado (45°-50°), siendo más agudos los nervios secundarios superiores. Recorrido derecho.

Material: Ch-2

Phyllites sp. 3

Lamina 4, Figura E

Fragmentos de tamaño entre 6,7-9,5 cm de largo y 2,5-4,4 cm de ancho. Forma ovada angosta. Ápice agudo. Base aparentemente aguda. Margen serrado con dientes en ángulo apical agudo, serradura tipo 2C, senos angulares, distanciamiento denso, espaciación regular y seriación simple.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas a subopuestas con ángulo de divergencia agudo moderado (43° - 55°), siendo los nervios secundarios superiores más agudos. Recorrido curvado uniforme, uniéndose a la secundaria supradyacente en ángulo obtuso. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-recto, recorrido sinuoso, relacionadas con la vena media en forma oblicua y disposición opuesta

Material: Ch-15A, Ch-35(1)

Phyllites sp. 4

Lamina 4, Figura F

Fragmento superior de una hoja de tamaño 3,4 cm de largo y 2,9 cm de ancho. Forma no determinable. Ápice acuminado. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas con ángulo de divergencia agudo moderado (53°) uniforme. Recorrido curvado abrupto, uniéndose a la secundaria supradyacente en ángulo obtuso. Venas terciarias con ángulo de origen recto-recto. Recorrido ligeramente sinuoso y relacionadas con la vena media en forma perpendicular a oblicua. Venas cuaternarias con trayectoria al azar.

Material: Ch-19

Phyllites sp. 5

Lamina 4, Figura D

Dos fragmentos de tamaño entre 6,1-6,3 cm de largo y 3,0-4,0 cm de ancho. Forma ovada. Ápice aparentemente agudo. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas con ángulo de divergencia agudo moderado (45°) en las venas superiores, hasta agudo ancho (65°) en las venas basales. Recorrido curvado uniforme, uniéndose a la secundaria supradyacente en ángulo obtuso. Venas terciarias difícilmente observables. Los

tres casos observados corresponden a venas terciarias nacidas en el lado superior de una vena secundaria, curvándose en su recorrido hasta unirse a la vena primaria. El ángulo de origen es recto-recto. Recorrido recto a sinuoso, relacionadas con la vena media en forma oblicua y disposición alterna. Venas cuaternarias con trayectoria al azar. Venas quinquenarias con trayectoria al azar.

Material: Ch-13 (2), Co-136 (C)

Phyllites sp. 6

Lamina 4, Figura G

Fragmentos de tamaño entre 5,7-6,0 cm de largo y 3,0-3,4 cm de ancho. Forma ovada. Ápice ausente. Base ausente. Margen serrado con dientes en ángulo apical obtuso, con serradura tipo 2A, senos angulares, distanciamiento no denso, espaciación regular y seriación simple.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma, Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas con ángulo de divergencia agudo moderado (45°), uniforme. Recorrido curvado uniforme, uniéndose al nervio secundario supradacente en ángulo obtuso. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-obtuso, recorrido levemente sinuoso y relacionadas con la vena media en forma oblicua. Venas cuaternarias con trayectoria ortogonal.

Material: Ch-63, Ch-15B

Phyllites sp. 7

Lamina 4, Figura H

Fragmento superior de una hoja de tamaño 4,0 cm de largo y 2,4 cm de ancho. Forma ovada-ancha. Ápice agudo. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias subopuestas con ángulo de divergencia agudo moderado (55°-60°), siendo levemente más agudas las superiores. Recorrido curvado uniforme, uniéndose a la secundaria supradacente en ángulo obtuso a recto.

Material: Ch-8

Phyllites sp. 8

Lamina 4, Figura I

Fragmentos de tamaño 6,2-7,0 cm de largo y 3,9-4,5 cm de ancho. Forma ovada. Ápice agudo. Base obtusa. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas a subopuestas con ángulo de divergencia agudo moderado (45°-50°), siendo las más superiores más agudas. Recorrido curvado abrupto, uniéndose a la vena secundaria supradistante en ángulo obtuso. Venas terciarias con ángulo de origen recto-agudo. Recorrido ligeramente convexo, relacionadas con la vena media en forma perpendicular y disposición alterna-opuesta. Venas cuaternarias con trayectoria al azar.

Material: Ch-50, Ch-27 (1), Co-87, Co 66 (2)

Phyllites sp. 9

Lamina 4, Figura J

Fragmentos de tamaño entre 2,9-4,5 cm de largo y 2,8-3,5 cm de ancho. Forma no determinable. Ápice ausente. Base ausente. Margen ausente.

Venación pinnada. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas con ángulo de divergencia agudo ancho (75°-65°), siendo más agudas las venas superiores. Recorrido recto, cerca del margen los nervios se ramifican en forma de "Y".

Nuestro espécimen exhibiría correspondencia con las Anacardiáceas actuales por la ramificación en "Y" de las venas secundarias, no obstante la mala preservación del mismo nos impide asignarlo con certeza a esta familia.

Material: Co-27 (1) y (2)

Phyllites sp. 10

Lamina 5, Figura A

Fragmento medio de una hoja de tamaño 3,0 cm de largo y 2,2 cm de ancho. Forma no determinable. Ápice ausente. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas con ángulo de divergencia agudo moderado (55° - 57°), siendo más agudas las venas superiores. Recorrido curvado abrupto. Se observa una sola vena terciaria con ángulo de origen agudo-agudo. Recorrido sinuoso y relacionada con la vena media en forma oblicua.

Material: Co-115 (4)

Phyllites sp. 11

Lamina 5, Figura B

Fragmento de tamaño entre 8,0-7,5 cm de largo y 8,0-4,0 cm de ancho. Forma no determinable. Ápice ausente. Base aparentemente obtusa a redondeada. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño fuerte, recorrido curvado hacia el ápice, no ramificada. Venas secundarias marcadamente alternas con ángulo de divergencia agudo moderado (47° - 60°), siendo más agudas las venas superiores. Recorrido curvado uniforme, uniéndose a la vena secundaria supradyacente en un ángulo agudo. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-agudo, recorrido cóncavo y relacionadas con la vena media en forma ligeramente oblicua.

Material: Ch-13 (1), Ch-5A(1), Ch-5B, Q-2847, Q-2617

Phyllites sp. 12

Lamina 5, Figura C

Fragmentos de tamaño entre 4,6-7,4 cm de largo y 2,1-3,0 cm de ancho. Forma elíptica. Ápice obtuso. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas con ángulo de divergencia agudo moderado hacia la base (55°-60°), y agudo ancho hacia el ápice (65°). Recorrido curvado uniforme, uniéndose al nervio supradistante en ángulo obtuso. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-recto, recorrido derecho a levemente sinuoso, relacionadas con la vena media en forma perpendicular y disposición opuesta.

Material: Ch-17, Co-22A(1)

Phyllites sp. 13

Lamina 5, Figura D

Fragmento de tamaño 4,8 cm de largo y 2,7 cm de ancho. Forma no determinable. Ápice ausente. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado a débil, recorrido curvado, no ramificada. Venas secundarias alternas con ángulo de divergencia agudo angosto (30°-45°), variando irregularmente. Recorrido curvado uniforme, uniéndose al secundaria supradistante en ángulo obtuso. Se observa una sola vena terciaria con ángulo de origen recto-obtuso y recorrido marcadamente sinuoso.

Material: Ch-30A(2), Ch-30B(1)

Phyllites sp. 14

Lamina 5, Figura E

Hoja de tamaño 8,0 cm de largo y 1,9 cm de ancho. Forma oblonga angosta. Ápice agudo. Base aguda. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, curvado en la porción media de la impronta, no ramificada. Venas secundarias con ángulo de divergencia agudo moderado (60°) uniforme. Recorrido curvado abrupto, uniéndose a la secundaria supradistante en ángulo

obtusos. Venas terciarias con ángulo de origen recto-recto, recorrido derecho, relacionadas con la vena media en forma paralela y disposición alterna. Venas cuaternarias y quinquenarias con trayectoria al azar.

Material: Q-3044

Phyllites sp. 15

Lamina 5, Figura F

Fragmento inferior de una hoja de tamaño 6,5 cm de largo y 4,9 cm de ancho. Forma elíptica. Ápice ausente. Base asimétrica decurrente. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma; en las proximidades del margen se insinúa la formación de arcos camptódromos. Vena primaria de tamaño fuerte, recorrido derecho, no ramificada. Más de 3 pares de venas secundarias alternas con ángulo de divergencia moderado (42° - 55°), siendo las venas basales más agudas. Recorrido curvado uniforme. Venas terciarias con reticulado ortogonal. Venas cuaternarias con trayectoria al azar.

Nuestro espécimen exhibe afinidades con la especie endémica de Chile *Gomortega keule*. Al comparar los caracteres foliares del fósil con la descripción entregada por Barrera (1992) para la especie actual, nos percatamos que existe una notable correspondencia en la forma, tamaño, base, tipo de margen, tipo de venación, recorrido de la vena media, características de las venas secundarias (número de pares, recorrido) y de los nervios terciarios y cuaternarios. A diferencia de nuestro espécimen, la especie actual de *G. keule*, presenta base asimétrica, venas secundarias divergen en ángulo más angosto, par basal opuesto y desarrollo de las áreas intercostales desordenado. Este último carácter por presentar un alto valor taxonómico, nos impide asignar nuestro espécimen al género *Gomortega*.

Material: Q-2594

Phyllites sp. 16

Lamina 5, Figura G

Fragmento inferior de hoja de tamaño 4,0 cm de largo y 2,1 cm de ancho. Forma aparentemente elíptica. Ápice ausente. Base aguda. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño fuerte, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias subopuestas con ángulo de divergencia agudo moderado (60° - 65°), siendo los nervios superiores levemente más obtusos. Recorrido curvado uniforme, uniéndose a la secundaria supradyacente en ángulo obtuso. Venas terciarias con ángulo de origen agudo-recto, recorrido sinuoso, relacionadas con la vena media en forma oblicua y disposición alterna. Venas cuaternarias con trayectoria al azar.

Material: Q-2624

Phyllites sp. 17

Lamina 5, Figura H

Fragmento de una hoja de tamaño 6,8 cm de largo y 3,0 cm de ancho. Forma elíptica. Ápice ausente. Base cuneada. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. Más de 10 pares de venas secundarias alternas a subopuestas, con ángulo de divergencia agudo moderado (63°) en las venas inferiores, y agudo ancho en las venas superiores (70°). Recorrido curvado abrupto, originando arcos broquidódromos agudos. Las venas terciarias localizadas hacia el margen forman arcos camptódromos, encerrando así los ojales broquidódromos. Venas terciarias de las áreas intercostales, presentan ángulo de origen recto-obtuso, recorrido derecho, relacionadas con la vena media en forma oblicua y disposición alterna. Venas cuaternarias con trayectoria al azar.

Material: Q-2608 (1)

Phyllites sp. 18

Lamina 5, Figura I

Fragmento de tamaño 2,7 cm de largo y 1,7 cm de ancho. Forma oblonga. Ápice ausente. Base agudacuneada, aparentemente asimétrica. Margen entero.

Venación pinnada, camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño fuerte, recorrido derecho, no ramificada. Venas secundarias alternas a subopuestas con ángulo de divergencia agudo ancho (60°-75°), siendo más obtusas las venas inferiores. Recorrido curvado uniforme, uniéndose a la ramificación en “Y” de la vena secundaria supradyacente en ángulo obtuso.

Material: Q-2620

Phyllites sp. 19

Lamina 5, Figura J

Fragmento superior de una hoja de tamaño 6,2 cm de largo y 2,1 cm de ancho. Forma oblonga. Ápice aparentemente agudo. Base ausente. Margen serrado con dientes de ángulo apical obtuso, con serradura tipo 1A, senos redondeados, distanciamiento denso, espaciación regular y seriación simple.

Venación aparentemente pinnada. Vena primaria de tamaño moderado, recorrido derecho, no ramificada. La mala preservación del ejemplar nos impide observar las características de las venas secundarias y de orden mayor.

Nuestro espécimen exhibiría correspondencia con la especie de *Casearia spinoluso-serrata* descrita para la flora de Lota-Coronel (Engelhardt 1891) y Río Turbio (Hünicken 1967). Las coincidencias se dan en la forma, tamaño, tipo de margen y características de la serradura. No obstante, la falta de mayores detalles en lo referente a los patrones de venación, nos impide asignar nuestro ejemplar a la especie *C. spinoluso-serrata*

Material: Ch-54 (2)

Phyllites sp. 20

Lamina 5, Figura K

Fragmentos entre 5,3 cm de largo y 2,2 cm de ancho. Forma ovada angosta. Ápice aparentemente agudo. Base ausente. Margen entero.

Venación pinnada camptódroma, broquidódroma. Vena primaria de tamaño fuerte, recorrido levemente curvado. Más de 11 pares de venas secundarias alternas, con ángulo de divergencia de venas superiores agudo moderado (62°), y agudo ancho (72°) en las venas inferiores. Venas secundarias superiores con recorrido curvado abrupto, mientras que las inferiores levemente curvadas uniformemente. En ambos casos, se unen muy cerca del margen a la ramificación en "Y" de la vena secundaria supradyacente en ángulo obtuso.

Material: Q-2620, Q-2586

CAPITULO 3

ANALISIS FITOGEOGRAFICO DE LAS PALEOFLORAS TERCIARIAS DEL SUR DE SUDAMERICA.

3.1- INTRODUCCIÓN

Los singulares rasgos biogeográficos que caracterizan la flora de los actuales bosques del sur de Sudamérica, tales como los elevados niveles de endemismo, disyunciones con alejadas regiones del globo, a distintos niveles taxonómicos, y mezcla de elementos florales de diversas procedencias geográficas, denotan su carácter relictual y su larga historia de aislamiento (Villagrán & Hinojosa 1997). El carácter fitogeográficamente mixto de estos bosques ha sido interpretado como un resultado de la mezcla de linajes de distintas procedencias que llegaron al Cono Sur durante el Terciario, cuando existían antiguas conexiones con ahora distantes territorios geográficos y diferentes Paleofloras de bosques poblaban el sur del continente (Schmithüsen 1956; Hinojosa & Villagrán 1997; Villagrán & Hinojosa 1997).

Varios autores han estudiado la distribución temporal y espacial de las Paleofloras terciarias del sur de Sudamérica, entre los que destacan Romero (1978, 1986), Hinojosa y Villagrán (1997), Troncoso y Romero (1998). De acuerdo a estos autores, la historia vegetacional terciaria estuvo marcada por la sucesión temporal y espacial de cuatro Paleofloras: Neotropical, Mixta, Antártica y Subtropical (Fig. 2.1). La primera de ellas, de acuerdo a Romero (1978, 1986), se caracterizó por la predominancia de elementos florísticos con afinidades con taxa de la actual Región Neotropical. Esta Paleoflora incluiría una Provincia Norte, con elementos florísticos americanos, y una Provincia Sur, con elementos que actualmente son endémicos de la Región Australasiana (Romero 1986). La Paleoflora Mixta se caracterizó por la combinación de elementos procedentes tanto de la Paleoflora Neotropical como de la Antártica, además de otros generados por evolución *in situ* en el sur de Sudamérica (Romero 1978). En base al registro del género *Nothofagus*, esta Paleoflora Mixta integraría dos Provincias: una con *Nothofagus* y otra sin *Nothofagus* (Romero 1986). La Paleoflora Antártica estuvo integrada por elementos que actualmente se distribuyen en los territorios continentales templados del Hemisferio (Romero 1978). Finalmente, la Paleoflora Subtropical, incluyó taxa tropicales-subtropicales actualmente disyuntos, distribuidos tanto en los bosques esclerófilos de Chile Central como en los bosques del NW de Argentina, Bolivia y sur de Brasil (Hinojosa & Villagrán 1997).

Troncoso y Romero (1998), en base a las características morfológicas y composición taxonómica de 50 taofloras del sur de Sudamérica precisaron los esquemas paleoflorísticos propuestos anteriormente, distinguiendo 12 Paleofloras para el Cretácico

y Terciario del extremo sur del continente. En la tabla 2.1 se destacan estas Paleofloras, las regiones y épocas en que se desarrollaron y los taxa indicadores de cada una de ellas.

La evolución temporal y espacial de las distintas Paleofloras reconocidas ha demostrado ser consistente con los eventos tectónicos y climáticos que afectaron la región durante el período (Hinojosa & Villagrán 1997). Así, eventos tectónicos, como la separación de Australia de Sudamérica en el límite Eoceno – Oligoceno, el inicio de la glaciación Antártica y el alzamiento andino, determinaron fuertes contrastes paleoambientales, como por ejemplo, desarrollo de climas cálidos durante el lapso Paleoceno-Eoceno inferior y de climas más fríos a partir del Eoceno medio al Mioceno inferior (Hinojosa & Villagrán 1997). Durante el Neógeno un episodio cálido durante el Mioceno medio tuvo también importantes consecuencias en la distribución de la vegetación (Wolfe 1971; Christophel & Greenwood 1989; Pearson & Palmer 2000; Zachos *et al.* 1993; Zachos *et al.* 2001).

Recientemente, Hinojosa (2003), reconstruyó los cambios climáticos continentales para el Terciario del sur del continente, sobre la base del análisis fisionómico-climáticos de 15 tafofloras. Para el Paleoceno, las curvas climáticas muestran climas cálidos y húmedos, con un óptimo climático hacia fines del lapso. Climas subtropicales con temperaturas algo más frías que el período anterior, e influenciados por dos regímenes de precipitaciones (vientos húmedos del Oeste y del Este) caracterizan el lapso Eoceno inferior a medio. Desde el Eoceno superior al Mioceno inferior se registran climas fríos con bajos montos de precipitaciones, alcanzando valores mínimos durante el límite Eoceno/Oligoceno. A partir del Mioceno

medio a superior, las temperaturas incrementan, alcanzando un óptimo en el Mioceno medio, estableciéndose climas subtropicales con lluvias biestacionales.

Considerando las evidencias paleoclimáticas, y el análisis de la frecuencia de elementos fitogeográficos de las 15 taofloras del sur de Sudamérica estudiadas por Hinojosa (2003), se establece un nuevo esquema paleovegetacional para el Terciario del sur del continente (Fig. 2.2). El autor sugiere que durante el Paleoceno se desarrollaría una Paleoflora Gondwánica Occidental, carente del elemento Austral-Antártico y dominada por elementos cálidos (Australasiano, Neotropical y Pantropical). Esta flora se habría desarrollado bajo condiciones cálido-húmedas. Para el lapso Eoceno inferior-medio el autor propone el desarrollo de una Paleoflora Subtropical Gondwánica, la cual se habría desarrollado bajo un clima menos cálido que el lapso anterior y con precipitaciones biestacionales. El espectro fitogeográfico revela dominio de los elementos Neotropical, Pantropical y Australasiano, con una baja representación del elemento Austral-Antártico. A partir del límite Eoceno superior y durante el Mioceno inferior se desarrollaría una flora con proporciones equiparadas de elementos templado-fríos y cálidos, bajo condiciones de clima subtropical-templado. De acuerdo al autor este tipo paleoflorístico correspondería propiamente a una Paleoflora Mixta, concepto diferente al propuesto anteriormente en los esquemas paleovegetacionales más tradicionales (*cf.* Romero 1978), ya que considera una distribución equivalente de elementos con distintos requerimientos climáticos para consignar un carácter mixto a una flora. Posteriormente, para el Mioceno medio, el autor propone el desarrollo de una Paleoflora Subtropical Neógena, la cual se habría desarrollado bajo un clima cálido-húmedo, con tendencia a

sequía de verano. Esta Paleoflora se caracterizaría por un predominio de elementos cálidos y Endémicos y una notable reducción de los elementos fríos.

En el presente trabajo sometemos a prueba la proposición de Hinojosa (2003), y los diferentes esquemas paleofitogeográficos formulados para el Terciario de Sudamérica, en base a un análisis de la frecuencia de los distintos elementos fitogeográficos que definen cada Paleoflora. Para esto hemos considerando 49 floras terciarias del sur de Sudamérica, localizadas entre los 17° a 64° S (Fig. 2.3, Anexo 5), además de los géneros actuales de los bosques del sur de Sudamérica.

3.2- METODOLOGIA

Nuestra base de datos incluye 235 géneros fósiles, los cuales han sido registrados en las taofloras terciarias descritas para Argentina, Chile y Bolivia (Fig. 2.3, Anexo 5). Adicionalmente, consideramos 173 géneros actuales de la flora leñosa de los bosques del sur de Sudamérica, entre los cuales 92 no han sido registrados como fósiles (Villagrán & Hinojosa 1997). Las distribuciones actuales de los géneros fueron establecidas de acuerdo a Willis (1973) y Mabberley (1987). Sobre la base de los rangos modernos de distribución, los géneros fueron agrupados en nueve elementos fitogeográficos, los cuales se definen a continuación:

Elemento Austral-Antártico (AA): Integra los géneros que exhiben disyunciones entre los territorios templados continentales del Hemisferio Sur, situados al sur del trópico de Capricornio. Así, se incluyen en este elemento géneros distribuidos en Nueva Zelanda, Tasmania, Nueva Caledonia, SE y sur de Australia y sur de Sudamérica. El

género *Nothofagus*, considerado como un típico género austral-antártico, lo hemos incluido en este elemento, pese a su presencia en Nueva Guinea, en el Paleotrópico actual. Esto porque el registro fósil del género ilustra la presencia más antigua del género en los territorios australes, Cretácico superior, y una tardía incorporación en Nueva Guinea, en el Mioceno (Manos 1997).

Elemento Australasiano (AU): Integra los géneros distribuidos en los territorios austral-antárticos del hemisferio sur que extienden sus rangos hacia los trópicos y subtropicos del NE y norte de Australia, Nueva Guinea, Malasia, Indomalasia, SE de Asia e islas del Pacífico occidental. Algunos de estos géneros se distribuyen también en las regiones tropicales de América (AU/N)

Elemento Neotropical (N): Integra géneros representados en los bosques del sur de Sudamérica que, además, se distribuyen discontinuamente en bosques tropicales del continente americano, tanto en la vertiente andina oriental de NW de Argentina, Bolivia y Perú como en la costa Atlántica.

Elemento Pantropical (P): Integra géneros de bosques del sur de Sudamérica presentes también en los bosques de la franja circumtropical del globo, incorporando América, Indomalasia, África e isla de Madagascar. Algunos taxa de este elemento están ausentes en Australasia tropical (P*).

Elemento Amplio (A): Integra los géneros que se distribuyen en vastas regiones del globo, incluyendo territorios situados en las franjas tropical, subtropical y templada. Algunos de estos géneros son cosmopolitas (CO).

Elemento Endémico (E): Integra géneros distribuidos exclusivamente en los bosques subtropicales y templados de Chile, al sur de los 30° S, y en los bosques templados de la vertiente oriental andina, en Argentina, al sur de los 37° S. Algunos de estos géneros endémicos pertenecen a linajes australasianos y neotropicales, como las Gesneriáceas: *Asteranthera*, *Sarmienta* y *Mitraria*. y Smilacáceas: *Lapageria* y *Philesia* (Vinnersten & Bremer 2001, Mayer *et al.* 2003).

Para evaluar los cambios en las frecuencias relativas de los distintos elementos fitogeográficos definidos a lo largo del Terciario, elegimos lapsos climáticamente singulares, tal como fueron considerados en la proposición de Hinojosa (2003): 1) Paleoceno, 2) Eoceno inferior 3) Eoceno medio-Mioceno inferior y 4) Mioceno medio – Plioceno.

Para evaluar los cambios en la distribución espacial de las Paleofloras durante el Terciario, definimos cuatro áreas geográficas:

- 1-) Áreas al norte de los 30° S, dominadas actualmente por formaciones áridas y semi-áridas no boscosas.
- 2-) Áreas entre 30° y 38° S, ocupadas actualmente por bosques subtropicales con clima mediterráneo, predominantemente bosques esclerófilos y deciduos de *Nothofagus*.
- 3-) Áreas entre 38° y 50° S, contempla las áreas templadas actuales de Chile Central-Sur, con clima lluvioso todo el año, y dominados por los bosques Valdiviano y Nord-Patagónico.
- 4-) Áreas al sur de los 50° S, contempla las áreas templadas del extremo sur de Chile, dominadas por bosques Subantárticos.

Posteriormente, la distribución de frecuencia de los elementos fitogeográficos a nivel específico se grafican de acuerdo a los rangos temporales y áreas geográficas seleccionadas (Fig. 2.4).

3.3- RESULTADOS

3.3.1- Análisis temporal y espacial de los espectros fitogeográficos de los bosques del terciario del sur de Sudamérica.

En la figura 2.4 se muestra la variación de los espectros fitogeográficos a lo largo del Terciario del Cono sur de Sudamérica. Como un primer rasgo importante destaca la preponderancia del conjunto de los elementos cálidos (por sobre el 55%) durante todo el Terciario y en todos los sectores geográficos estudiados.

Para el lapso Paleoceno se observa una diferenciación fitogeográfica entre los distintos sectores analizados. Al norte de 30° S, en las actuales latitudes desérticas, predomina una flora cálida caracterizada por la dominancia de los elementos de amplia distribución actual, Neotropicales y Pantropicales. El elemento templado-frío está ausente. Al sur de 38° S, se advierte todavía preponderancia de los elementos cálidos aunque ya se registra el elemento Austral-Antártico (hasta 43%) y registro de taxa Endémicos (5%).

Durante el Eoceno inferior se observa un cambio en los espectros fitogeográficos, particularmente en las latitudes al norte de 30° S. En esta zona geográfica cerca de la mitad de las floras consideradas corresponde a elementos Australasianos cálidos, mientras que la otra mitad está representada por taxa de amplia

distribución geográfica. Al sur de 30°S predomina el conjunto de elementos cálidos, particularmente el Neotropical, no obstante a diferencia del sector anterior, el elemento Amplio está prácticamente ausente, e interviene como componente importante el elemento Pantropical. Al sur de los 38° S, continúan dominando los elementos cálidos, no obstante se registra, aunque en baja frecuencia, los elementos templado-fríos y Endémico, ambos con proporciones cercanas al 3.5%.

A partir del Eoceno medio hasta el Mioceno inferior, se observa una disminución de todos los elementos cálidos, aunque su conjunto aún constituye más de la mitad de la flora registrada. La principal diferencia se observa en las crecientes proporciones de los elementos templado-frío, hasta 31% en la región entre los 38°-50° S, y del elemento Endémico (hasta 6.5%) en la región de Chile Central entre 30°-38° S.

Desde el Mioceno medio hasta el Plioceno, se observa un nuevo incremento de los taxa cálidos, dominados ahora por los taxa de distribución Neotropical y Pantropical, y un descenso de los taxa Australasiano cálidos. La proporción de taxa templado-fríos también disminuye, estando representado por valores de entre 5 y 20%, al sur de 30° S. El elemento Endémico se presenta solamente en la región de Chile Central, entre 30°-38° S, con proporciones relativamente mayores con respecto al período anterior (hasta 9%).

3.3.2- Análisis comparativo de los espectros fitogeográficos del Terciario y los actuales.

En la figura 2.5 se integran los espectros fitogeográficos del Terciario y se comparan con la flora de los bosques actuales de Chile. Como ya se mostró, el espectro terciario exhibe una fuerte presencia del conjunto de elementos cálidos (cercana al 80%), con una clara preponderancia del elemento Neotropical (38%). En contraste, los elementos Austral-Antártico y Endémico exhiben proporciones bajas (hasta 4% y 6%, respectivamente), resultando en su conjunto una proporción inferior a la del elemento Amplio (14%). La principal diferencia con el espectro fitogeográfico de la flora de los bosques actuales de Chile reside en la importante proporción del elemento Endémico (28%) en esta última. El conjunto de elementos cálidos alcanza proporciones de 50%, con todavía una más importante representación del componente Neotropical (24%), aunque destaca una reducción proporcional de un 30% con respecto al espectro terciario. Por otra parte, el elemento Austral-Antártico mantiene las bajas proporciones observadas para el Terciario, mientras que los elementos Amplios a Cosmopolitas experimentan un leve aumento (alrededor del 5%).

3.4- DISCUSIÓN

3.4.1- Patrones fitogeográficos, Paleofloras y climas asociados.

Nuestros resultados son concordantes con la propuesta de Hinojosa (2003), como asimismo con las reconstrucciones paleoclimáticas realizadas para el periodo (Wolfe 1971; Christophel & Greenwood 1989; Pearson & Palmer 2000; Zachos *et al.* 1993;

Zachos *et al.* 2001; Hinojosa 2003). Así, durante el Paleoceno, el registro dominante de elementos cálidos de diversa procedencia en las actuales latitudes templadas del cono sur es congruente con la existencia de climas lluviosos y con altas temperaturas, documentados para este espacio y este tiempo (Wolfe 1971; Christophel & Greenwood 1989; Pearson & Palmer 2000; Zachos *et al.* 1993; Zachos *et al.* 2001; Hinojosa 2003), y con el desarrollo de una Paleoflora Gondwánica Occidental (Hinojosa 2003). Un rasgo destacable en los espectros florísticos de este lapso temporal es la diferenciación fitogeográfica en el rango latitudinal analizado. Así, en la región al norte de los 30° S, se desarrollaría una flora cálida con abundante elemento Amplio y carente de elementos templado-fríos. Este resultado no concuerda con la proposición de Troncoso y Romero (1998), quienes sugieren el desarrollo de una Paleoflora Neotropical con *Nothofagus* marginal alcanzado los 27° S durante el lapso Cretácico superior-Paleoceno inferior. De acuerdo al esquema planteado por estos mismos autores, durante el Paleoceno superior en Chile Central se habría desarrollado la Paleoflora Neotropical de Arauco, definida en base a la flora de Lota-Coronel (37°S). No obstante, tanto estudios paleontológicos (Brüggen 1915, Tavera 1942) como geológicos (Muñoz Cristi 1956, Pineda 1983) restringen a la Flora de Lota-Coronel, al Eoceno inferior. Al sur de 38° S, la preponderancia del elemento Australasiano cálido es consistente con la definición de una Provincia Sur, dominada por elementos tropicales de procedencia australasiana propuesta por Romero (1986). En el extremo del continente, al sur de 50° S, la presencia del género *Nothofagus* en algunos afloramientos fosilíferos, sugiere el desarrollo de una Paleoflora Neotropical Terciaria con *Nothofagus* marginal (Troncoso & Romero 1998),

sin embargo la importante presencia de elementos Austral-Antártico y Endémico, además de elementos cálidos, permiten incluir esta zona en el concepto de Paleoflora Subtropical Gondwánica.

Durante el Eoceno inferior los espectros fitogeográficos obtenidos en nuestro análisis muestran una marcada preponderancia de elementos cálidos, aun más nítida que en el lapso anterior, principalmente en la región entre los 38°-50°S, en concordancia con la ocurrencia de un evento de calentamiento conocido como el Óptimo Climático del Eoceno inferior (Wolfe 1971, Romero 1986, Christophel & Greenwood 1989, Wing & Greenwood 1993, Zachos *et al.* 1993, Greenwood & Wing 1995, Dingle *et al.* 1998, Rull 1999, Pearson & Palmer 2000, Wilf 2000, Zachos *et al.* 2001, Hinojosa 2003, Svensen *et al.* 2004). Así, en la región de Chile Central domina ampliamente los elementos cálidos de diversa procedencia, sugiriendo el desarrollo de una Paleoflora Gondwánica Occidental. Asimismo, el hecho que más de la mitad de estos elementos cálidos corresponden a taxa Neotropicales, muestra concordancia con la propuesta Provincia Neotropical (Romero 1986) para el sector norte del cono sur de Sudamérica, como también con la definición de Paleoflora Neotropical de Arauco (Troncoso & Romero 1998). No obstante, la abundancia de Lauraceae y Sapindaceae, no constituirían rasgos distintivos de esta Paleoflora. Las Lauraceae son también abundantes en las floras consignadas a la Paleoflora Mixta (*sensu* Romero), con proporciones cercanas al 9.5%, mientras que las Sapindaceae son sólo importantes en estas últimas floras, dado que en conjunto con las Anacardiaceae constituirían al componente característico de las floras mixtas (Romero 1986, Troncoso & Romero 1998). Así, las floras del Eoceno inferior

Sapindaceae, y baja representación de elementos templado-fríos y Endémicos. Estos resultados concuerdan con las apreciaciones de Hinojosa (2003), quien sugiere que los espectros de las floras del Eoceno inferior, consideradas mixtas previamente por Romero (1978, 1986), exhiben una importante representación de elementos cálidos y escasa proporción del elemento Austral-Antártico. Por el contrario, en toda el área geográfica considerada dominan ampliamente floras cálidas, representadas por los componentes Pantropicales, Australasiano cálido y Neotropicales, destacando este último. Así, nuestros espectros fitogeográficos muestran que estos linajes “procedentes del sur” (*sensu* Romero 1986) corresponderían, en gran medida, a linajes de distribución actual Paletropical, principalmente de Australasia cálida. Estos taxa habrían experimentado una fuerte expansión en el sur de Sudamérica durante el período, como lo muestra la elevada proporción de taxa Australasianos al norte de 30° S. A nuestro juicio, la amplia extensión latitudinal de las floras del Eoceno correspondería a la amplitud ocupada por la banda subtropical del continente durante el período, poblada por linajes cálidos-húmedos que actualmente se distribuyen en distintas regiones cálidas del mundo, tanto del neo como el Paleotrópico. En síntesis, concordamos con Hinojosa (2003) en que el nombre más adecuado para este conjunto florístico debiese ser Paleoflora Subtropical Gondwánica.

A partir del Eoceno medio hasta el Mioceno inferior, en concordancia con el descenso de temperaturas y precipitaciones reportado para el lapso (Wolfe 1971; Christophel & Greenwood 1989; Pearson & Palmer 2000; Zachos *et al.* 1993; Zachos *et al.* 2001; Hinojosa 2003), se habría desarrollado una Paleoflora Mixta caracterizada por

proporciones equiparadas de elementos templado-fríos y cálidos (Hinojosa 2003). Nuestros espectros fitogeográficos son concordantes con estas apreciaciones. Si bien en todo el rango geográfico estudiado el conjunto de elementos cálidos predomina, con proporciones por sobre 50%, podemos observar proporciones relativamente equiparadas entre taxa cálidos y templados-fríos, estos últimos con proporciones hasta 30% y estando representado prácticamente en su totalidad por *Nothofagus*. En síntesis, de acuerdo a nuestros resultados, concordamos con Hinojosa (2003) al proponer que las floras del lapso Eoceno superior al Mioceno inferior debiesen denominarse Paleofloras Mixtas.

Las reconstrucciones paleoclimáticas continentales realizadas para el periodo Mioceno medio-superior revelan climas muy cálidos, relativamente húmedos y con cierta tendencia hacia la estacionalidad de las lluvias (Hinojosa 2003). De acuerdo a Hinojosa y Villagrán (1997) e Hinojosa (2003), durante el Mioceno medio a superior en Chile Central norte se habría desarrollado una Flora Subtropical. En contraste, Troncoso y Romero (1998) proponen el desarrollo de una Paleoflora Mixta en Chile Central durante el Mioceno medio, la cual se caracterizaría por preponderancia de linajes australes y ausencia de Sapindaceae. Adicionalmente señalan que a partir del Mioceno medio al superior se habría desarrollado una Paleoflora Xerofítica en Chile Central y en el sur de Argentina. A continuación se discuten estas proposiciones de acuerdo a nuestros resultados.

Los espectros fitogeográficos analizados para el Mioceno medio a superior destacan una importante disminución de elementos australes (Australasiano cálido y

Austral-Antártico), fuertes proporciones de elementos cálidos, y elevada representación de taxa Endémicos en Chile Central. Este espectro es coherente con el calentamiento global evidenciado en las reconstrucciones paleoclimáticas (Wolfe 1971; Christophel & Greenwood 1989; Pearson & Palmer 2000; Zachos *et al.* 1993; Zachos *et al.* 2001; Hinojosa 2003). Adicionalmente, si se han registrado Sapindaceae en las tafofloras del Mioceno, como en Cerro Los Litres (*Athyana*, Hinojosa 1996) y en la Formación Paraná (*Sapindus*, Anzotegui & Garralla 1986). Así, estos resultados no son coherentes con el desarrollo de una Paleoflora Mixta en Chile Central durante el Mioceno medio (Troncoso & Romero 1998) y si son consistentes con la expansión de una Flora Subtropical propuesta por Hinojosa y Villagrán (1997, 2003).

Tampoco nuestros resultados sustentan la proposición de una Paleoflora Xerofítica en Chile Central y en el sur argentino, durante el Mioceno medio a superior. Si bien la tafoflora Cerro Los Litres, considerada por Troncoso y Romero (1998) para la definición de esta Paleoflora xerofítica, refleja una tendencia hacia la aridez, su carácter puede ser consignado como subtropical méxico, con sólo un 25% de taxa xéricos (Por ejemplo, *Cochlospermum* y *Prosopis*, Hinojosa & Villagrán 1997). Por otra parte, el desarrollo de floras subtropicales xéricas no ocurrió antes del Plioceno (Hinojosa & Villagrán 1997) y fue una consecuencia del desarrollo de las actuales regiones desérticas asociadas al levantamiento final de los Andes (Gregory-Wodzicki 2000).

En síntesis, para el lapso Mioceno medio a superior, los espectros fitogeográficos sugieren el desarrollo de una Paleoflora Subtropical Neógena entre los 17° y 38° S. La elevada representación de elementos Endémicos observada en el rango 30°-38° S,

constituye un rasgo exclusivo de las taofloras de Chile Central (Cerro los Litres y Boca Pupuya), excluyendo a la flora fósil de la Formación Paraná (33° S 60° W). La importante representación de elementos Endémicos en dicha área sugiere una temprana diferenciación de la flora, acercándose en su composición al espectro actual de los bosques del sur de Sudamérica. Por su parte el espectro de las floras localizadas al sur de los 38° S corresponde al de una Paleoflora Mixta, es decir, con proporciones relativamente equiparadas de elementos templado-fríos y tropicales.

3.4.2- Modelo paleofitogeográfico para el Terciario del sur de Sudamérica.

En base a los resultados obtenidos, en la figura 2.6 formalizamos en un modelo la propuesta de Hinojosa (2003).

En el modelo se observa que, durante el Paleoceno, el registro dominante de elementos cálidos de diversa procedencia como Neotropicales, Pantropicales y Australasiano cálido, a los 25°S y entre los 38° a 50° S, es congruente con el desarrollo de climas cálido-húmedos y de una Paleoflora Gondwánica Occidental. Por su parte al sur de los 50° S, la presencia importante de los elementos Austral-Antártico y Endémico, además de elementos cálidos, permiten incluir esta zona en el concepto de Paleoflora Subtropical Gondwánica.

Durante el Eoceno inferior, la marcada preponderancia de elementos cálidos, en concordancia con la ocurrencia del Óptimo Climático del Eoceno inferior, sugiere que la Paleoflora Gondwánica Occidental se habría distribuido en una franja, a lo ancho de los actuales subtropicos de Sudamérica, desde los 25°S a los 37°S. Por otra parte, tanto la escasa proporción del elemento Austral-Antártico, como la abundancia de elementos

cálidos, con un importante componente xérico (Anacardiaceae y Sapindaceae), permiten incluir a las floras desarrolladas al sur de los 38° S en el concepto de Paleoflora Subtropical Gondwánica.

Durante el lapso Eoceno medio - Mioceno inferior, el registro de proporciones equiparadas de elementos cálidos y de elementos templado-fríos, permite incluir a las floras desarrolladas al sur de los 30° S y 50° S en la Paleoflora Mixta, cuyo desarrollo revelaría prevalencia de condiciones climáticas Subtropical-templado, asociado al descenso de las temperaturas globales y al inicio de las glaciaciones en Antártica (Zachos et al. 2001).

Durante el lapso Mioceno medio-Plioceno, en congruencia con la existencia de un clima Subtropical, entre los 17° S hasta los 38° S se habría desarrollado una Paleoflora Subtropical Neógena. Esta flora se caracterizaría por una reducción de elementos Australasiano cálido y predominancia de elementos Pantropicales y Neotropicales. La Paleoflora Subtropical Neógena desarrollada en Chile Central, a los 33° S, presentaría una fuerte representación de taxa Endémicos, acercándose en su composición al espectro fitogeográfico actual de los bosques del sur de Sudamérica. En contraste, entre 38° S y 39° S, el espectro sugiere el desarrollado de una Paleoflora Mixta.

3.4.3- El espectro fitogeográfico actual

Como se enunció en la introducción de este trabajo, el carácter fitogeográfico mixto de los bosques del sur de Sudamérica ha sido interpretado como un resultado de la mezcla

de linajes de distintas procedencias que llegaron al territorio durante el Terciario, cuando existían antiguas conexiones con ahora distantes territorios geográficos y diferentes climas y floras dominaban el sur del continente (Schmithüsen 1956; Hinojosa & Villagrán 1997; Villagrán & Hinojosa 1997). Nuestros resultados son consistentes con esta interpretación y muestran cómo fue variando la importancia relativa de los componentes tropicales, subtropicales y Austral-Antárticos a lo largo del Terciario, de acuerdo a la variabilidad climática que caracterizó al período. Todos estos elementos caracterizan actualmente la flora de los bosques del Cono Sur, además de una importante proporción del componente Endémico. Los estudios moleculares sugieren que muchos de los modernos géneros Endémicos de los bosques australes corresponden también a linajes Australasianos y Neotropicales. Este es el caso, por ejemplo de los géneros *Lapageria* y *Philesia* (Smilacaceae), ambos Endémicos y monotípicos, con una relación más próxima con el género *Ripogonum* (Liliaceae) de Australia y Nueva Zelanda (Vinnersten & Bremer 2001). También corresponden a linajes australasianos los géneros endémicos *Peumus* (Monimiaceae), relacionado con el género australasiano *Hedycarya* (Monimiaceae), y *Crinodendron* (Elaeocarpaceae), emparentado con el género australasiano *Sloanea* (Wikstrom *et al.* 2001). Los géneros *Asteranthera*, *Sarmienta* y *Mitraria* (Gesneriaceae, subfamilia Coronantheroideae), todos endémicos y monotípicos del sur de Sudamérica, tienen como grupo hermano a la subfamilia Gesnerioideae, neotropical. A su vez, ambas subfamilias se entroncan a la subfamilia Cyrtdandroideae, paleotropical (Mayer *et al.* 2001). Por otra parte, el género endémico y monotípico *Gomortega* (Gomortegaceae) se relaciona con *Laurelia* (Monimiaceae) de linaje austral-

antártico (Wikstrom *et al.* 2001). El género *Trevoa* (Rhamnaceae), endémico de Chile, se relaciona con *Phytolacca* (Phytolaccaceae), un linaje paleotropical (Wikstrom *et al.* 2001). En síntesis, tanto la significativa proporción de géneros endémicos como asimismo la mantención de una composición fitogeográfica mixta de los actuales bosques del sur de Sudamérica son consistentes con la dinámica de la vegetación terciaria, sugerida por el registro fósil, y con las proposiciones filogenéticas, sugeridas por los estudios moleculares, y sustentan las hipótesis fitogeográficas sostenidas por Schmithüsen (1956) y otros autores ya presentados.

3.5-LITERATURA CITADA

- Aceñaloza, P.G. & F.G. Aceñaloza, 1996.** Improntas foliares de una Lauraceae en la Formación Paraná (Mioceno Superior), en Villa Urquiza, Entre Ríos. *Ameghiniana* 33(2):155-159.
- Anzotegui, L. 1980.** Cutículas del Terciario Superior de la Provincia de Corrientes, República de Argentina. I Congreso Latinoamericano de Paleontología. *Actas* 3:141-167.
- Anzotegui, L. M. & S.S. Garralla, 1986.** Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) (Pozo "Josefina", Provincia de Santa Fé, Argentina). Parte I: Descripciones sistemáticas. *FACENA* 6:101-178.
- Anzotegui, L.M. 1990.** Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior)- "Pozo Josefina"- Provincia de Santa Fé, Argentina. Parte II: Paleocomunidades. *FACENA* 8:75-86.
- Anzotegui, L.M. 1992.** Una flora del Mioceno Superior (Fm. Palo Pintado) del noroeste de Argentina. VII Simposio Argentino Paleobotánica y Palinología. *Actas*: 7-10 pp.
- Anzotegui, L.M. 1998.** Hojas de Angiospermas de la Formación Palo Pintado, Mioceno Superior, Salta, Argentina. Parte I: Anacardiaceae, Lauraceae y Moraceae. *Ameghiniana* 35(1):25-32.
- Archangelsky, S. 1973.** Palinología del Paleoceno de Chubut I: Descripciones Sistemáticas. *Ameghiniana* 10(4): 339-397.
- Archangelsky, S. & E. Romero. 1974.** Los registros más antiguos de *Nothofagus* (Fagaceae) de Patagonia (Argentina y Chile). *Boletín de la Sociedad de Botánica de México* 33: 13-30.
- Archangelsky, S. & M.C. Zamalao. 1986.** Nuevas descripciones palinológicas de las Formaciones Salamanca y Bororó, Paleoceno de Chubut (República de Argentina). *Ameghiniana* 23(1-2):35-46.

- Baldoni, A. & V. Barreda. 1986.** Estudio palinológico de las Formaciones López de Bertodano y Sobral, Isla Vicecomodoro Marambio, Antártida. Boletín del IG-USP, Serie Científica 17: 89-98.
- Baldoni, A. 1987a.** Estudios palinológicos de la zona de Collon Cura, Provincia de Neuquén, sobre elementos del Terciario Inferior y redepositados del Cretácico Inferior. Revista Española de Micropaleontología 19(3):367-411.
- Baldoni, A. 1987b.** Nuevas descripciones palinológicas en el área de Collon Cura (Terciario Inferior), Provincia de Neuquén, Argentina. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología. Actas: 399-414pp.
- Berry, E. 1919.** Fossil plants from Bolivia and their bearing upon the age of uplift of the eastern Andes. Proceedings U.S. National Museum 54:103-164
- Berry, E. 1922.** The flora of the Concepcion - Arauco coal measures of Chile. Johns Hopkins University, Studies in Geology 6: 183-233.
- Berry, E. 1925.** A Miocene flora from Patagonia. Johns Hopkins Univ. Stud. Geol. 47: 121-132.
- Berry, E. 1928.** Tertiary fossil plants from the Argentine Republic. Proceedings U.S. National Mus. Vol. 73:1-27.
- Berry, E. 1938.** Tertiary flora from Río Pichileufú, Argentina. Special Pap. Geol. Soc. Amer. 12: 1-149.
- Brüggen, J. 1915.** El Cretáceo del Algarrobo y las supuestas relaciones entre las formaciones cretácea y Terciaria de Chile. Sociedad Imprenta-Litografía Barcelona. Santiago-Valparaíso, 15 p
- Cookson, I. & L. Cranwell. 1967.** Lower Tertiary microplankton, spores and pollen grains from southernmost Chile. Micropaleontology 13(2):204-216.
- Christophel, D.C. Greenwood. 1989.** Changes in Climate and vegetation in Australia during the Tertiary. Review of Palaeobotany and Palynology 58: 95-109.
- Cuadrado, G. & L. Anzotegui. 1992.** Resultados preliminares del análisis palinológico de la Formación Palo Pintado, Mioceno de Salta, Argentina. VII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología. Actas: 51-53.
- Del Valle, R., Díaz, M.T. & E.J. Romero. 1984.** Informe preliminar sobre las sedimentitas de La Península Barton, Isla 25 de Mayo, Isla Shetland del Sur, Antártida, Argentina. Instituto Antártico Argentino. Contribución n°308. 17 pp.
- Dingle, R.V; Marensib, S.A. & M. Lavellea. 1998.** High latitude Eocene climate deterioration: evidence from the northern Antarctic Peninsula. Journal of South American Earth Sciences 11 (6): 571-579.
- Doubinger, J. 1972.** Evolution de la flore (pollen et espores) au Chili Central (Arauco) du Crétacé Supérieur au Miocène. Comptes Rendus. Société de Biogéographie 427: 17-25.
- Doubinger, J. & R. Alvarez. 1973.** Empreintes foliaires, pollen et spores du Tertiaire du Rio Limay. 95° Congrés national des socrates savats, Saint Etienn. Tomo II:11-19.
- Doubinger, J. & P. Chotin. 1975.** Étude palynologique de lignites terciaries du bassin D' Arauco-Concepcion (Chili). Revista Española de Micropaleontología. 7 (3): 549-565.
- Durando de Cabrera, J. & E.J. Romero. 1988.** *Roupala patagonica* n. sp (Proteaceae) del Paleoceno de Chubut, República de Argentina. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Actas 3: 121-124.
- Dúsen, P. 1899.** Über die Tertiärpflanzen von Chile. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gessellschaft. B.16, H.4
- Dúsen, P. 1908.** Über die Tertiäre Flora der Seymour-Insel. Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition.1901-1903B.

- Engelhardt, H. 1981.** Über Tertiärpflanzen von Chile. Abhandl. Senckenberg. Naturf. Fes. Frankfurt. a. M. 16:629-692.
- Fasola, A. 1969.** Estudio palinológico de la Formación Loreto (terciario Medio), Provincia de Magallanes. *Ameghiniana* 7(1):3-19
- Frenguelli, J. & L. Parodi. 1941.** Una *Chusquea* fósil de El Mirador. *Notas Museo de La Plata.* Tomo VI; Paleont. 32:235-238.
- Frenguelli, J. 1941.** Nuevos elementos florísticos del magellánico de Patagonia Austral. *Notas Mus. La Plata.* Tomo VI. Paleont. 6:173-202
- Frenguelli, J. 1943.** Restos de *Casuarina* en el Mioceno de El Mirador, Patagonia Central. *Rev. Mus. De La Plata.* Tomo VIII; Paleont. 56:349-355.
- Fuenzalida, H. 1965.** Los afloramientos plantíferos de "El Arrayán", inmediaciones de Santiago. *Publicaciones ocasionales del Museo Nacional de Historia natural, Santiago de Chile.* N°9
- Gayó, E. 2001.** Estudio de improntas terciarias y estimaciones paleoclimáticas en la zona de Concepción, VIII región del Bío-Bío, Chile. Seminario de título para optar al título profesional de Biólogo. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción. 52 pp.
- Greenwood, D. & S. Wing. 1995.** Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. *Geology* 23 (11): 1044-1048.
- Gregory-Wodzicki, K; McIntosh, W.C. & K. Velásquez. 1998.** Climatic and tectonic implications of the late Miocene Jakokkota Flora, Bolivian Altiplano. *Journal of South American Earth Science* 11(6):533-560.
- Gregory-Wodzicki, K.M., Graham, A., & L.F. Hinojosa. 2000.** Dos floras del Mioceno tardío de Bolivia: implicaciones climáticas y tectónicas de los Andes Centrales. XI Congreso de Paleobotánica de Argentina. Tucumán, Argentina. p. 41
- Gregory - Wodzicki, K.M. 2000.** Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin.* 112: 1091-1105.
- Guerstein, R. 1990.** Palinología estratigráfica del Terciario de la Cuenca del Colorado, República de Argentina. Parte III: Estudio sistemático y estadístico de la perforación Puerto Belgrano n°20. *Revista Española de Micropaleontología* 22(3):459-480.
- Hinojosa, L.F. 1996.** Estudio Paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la Precordillera de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima de Austrosudamérica. Tesis de Magíster en Ciencias con Mención en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 156 pp.
- Hinojosa, L.F. & C. Villagrán. 1997.** Historia de los bosques del sur de Sudamérica I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural.* 70: 225-239.
- Hinojosa, L.F. 2003.** Fisonomía foliar y clima de las Paleofloras Mixtas del Terciario de Sudamérica. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Programa Ecología y Biología Evolutiva. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 207 pp.
- Hünicken, M. 1967.** Flora terciaria de los estratos de Río Turbio, Santa Cruz. Niveles plantíferos del Arroyo Santa Flavia. *Revista Facultad Ciencias Exactas Físicas y Naturales Universidad de Córdoba, Cs. Naturales* 27 (3-4):139-227.
- Mabberley, D.J. 1987.** The plant book. A portable dictionary of the vascular plants. Second edition. Cambridge University. U.K. 856 pp.

- Manos, P. 1997.** Systematic of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequence (ITS): Taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. *American Journal of Botany* 84(8): 1137-1155.
- Mautino, L.R. & L.M. Anzótegui. 2000.** Análisis palinológico preliminar de la Formación San José, Mioceno Medio, Provincia de Tucumán, Argentina. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas 2000*. Universidad Nacional del Nordeste. 2pp.
- Mayer, V., Möller, M., Perret, M. & A. Weber. 2003.** Phylogenetic position and generic differentiation of Epithemateae (Gesneriaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany* 90: 231-239.
- Menéndez, C.A. 1960.** Elementos florísticos del Terciario de Argentina I: *Ruprechtia latipedunculata* n sp del arroyo Chenqueñiyeu, Río Negro. *Acta Geol. Lilloana*. Tomo 3: 15-19.
- Menéndez, C.A. & M.A. Caccavari. 1966.** Estructura epidérmica de *Araucaria nothorsti* Dus. Del Terciario de Pico Quemado, Río Negro. *Ameghiniana* 6(6):195-199.
- Menéndez, C.A. 1972.** Paleofloras de la Patagonia. En Dimitri, M.J (ed). La región de los bosques Andino-Patagónicos. Col. Cient. INTA. Buenos Aires:129-184.
- Moreno-Chacón, M; Palma-Heldt, S. & M. Leppe. 2000.** Estudio de la arquitectura foliar de Angiospermas fósiles del Paleógeno de Cocholgüe, VIII región (Chile). *Actas del XII Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile- XXVII Jornadas Argentinas de Botánica*. Concepción- Chile. *Gayana Botánica*. 57:54.
- Moreno-Chacón, M. 2000.** Estudio de la arquitectura foliar de Angiospermas fósiles del Paleógeno de Cocholgüe, VIII región (Chile). Unidad de Investigación para optar al Grado Académico de Licenciado en Biología. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción. 30 pp.
- Moreno-Chacón, M., Leppe, M. & S. Palma-Heldt. 2001.** Arquitectura foliar y aproximaciones paleoclimáticas de improntas del paleógeno de Cocholgüe, VIII Región, Chile. *Actas de la XIII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile*. La Serena-Chile. *Gayana Botánica*. 58(1):71.
- Muñoz Cristi, J. 1956.** Chile. En: Yenk, W.F (ed.). *Handbook of South American Geology*: 187-214. *Geol. Soc. Am. Men.* 65.
- Nishida, M; Nishida, H. & T. Ohsawa. 1988.** Preliminary notes on the petrified woods from the Tertiary of Cerro Dorotea, Última Esperanza, Chile. A Report of the Botanical Survey to Bolivia and Southern Chile (1986-87), Faculty of Science, Chiba University, Japan:16-25.
- Orlando, H. 1963.** La flora fósil en las inmediaciones de la Península Ardley, Isla 25 de Mayo, islas Shetland del Sur. *Contribución Instituto Antártico Argentino* 79: 1-17.
- Palma-Heldt, S. 1983.** Estudio palinológico del Terciario sedimentario de Lonquimay, Provincia de Malleco, Chile. *Revista Geológica de Chile* 18:55-75.
- Pearson, P. & M. Palmer. 2000.** Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature* 406: 695-699.
- Pineda, V. 1983.** Evolución Paleogeográfica de la Península de Arauco durante el Cretácico Superior-Terciario. Memoria para optar al Título De Geólogo. Departamento de Geología y Geofísica. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas. Universidad de Chile. 267 pp.
- Quatrocchio, M. 1978.** Estudio palinológico preliminar de la Formación Lumbrera (Grupo Salta), localidad Pampa Grande, Provincia de Salta, República de Argentina. II

- Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía, I Congreso Latinoamericano de Paleontología. Actas II:31-149.
- Quatrocchio, M; Marquillas, R. & W. Volkheimer. 1988.** Palinología, paleoambientes y edad de la Formación Tunal, Cuenca del Grupo Salta (Cretácico-Eoceno), República de Argentina. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Actas 3: 95-120.
- Quatrocchio, M. & W. Volkheimer. 1988.** Microflora de los estratos limítrofes entre el Cretácico y Terciario en las localidades de Tilán y Corralito, Cuenca del Grupo Salta; Descripciones sistemáticas. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Actas 3: 109-120.
- Quatrocchio, M. & W. Volkheimer. 1990.** Paleogene paleoenvironmental trends as reflected by palynological assemblage types, Salta Basin, NW Argentina. N.J. b Geol. Pläont. Abh 181 (1-3): 337-396.
- Romero, E.J. 1973.** Polen fósil de *Nothofagus* (*Nothofagidites*) del Cretácico y Paleoceno de Patagonia. Revista Museo de La Plata (nueva serie) Tomo 7; Paleont. (47):291-303.
- Romero, J.E. & L. Hickey. 1976.** A fossil leaf of Akaniaceae from Paleocene beds in Argentina. Bulletin of the Torrey Botanical Club 103(3):126-131.
- Romero, E. 1978.** Paleoecología y Paleofitogeografía de las Tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. Ameghiniana 15: 209-227.
- Romero, E. & M. Arguijo. 1981.** Adición a la tafoflora del yacimiento "Bariloche" (Eoceno) PCIA: de Río Negro, Republica Argentina. Anais II Congreso Latino-americano Paleontologia. II: 489-495.
- Romero, E. 1986.** Paleogene phytogeography and climatology of South America. Annals Missouri Botanical Garden 73: 449-461.
- Romero, E. & M. Castro. 1986.** Material fúngico y granos de polen de Angiospermas de la Formación Río Turbio (Eoceno), Provincia de Santa Cruz, República de Argentina. Ameghiniana 23(1-2):101-118.
- Romero, E.J; Dibbern, M.C. & M.A. Gandolfo. 1988.** Revisión de *Lomatia bivascularis* (Berry) Frenguelli (Proteaceae) del yacimiento de la Laguna del Hunco (Paleoceno), PCIA. Del Chubut. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Actas Tomo 3: 125-130.
- Rondanelli, M. & S. Palma-Heldt. 1991.** Improntas del Mioceno de los estratos del Río Pedregoso, Lonquimay, Chile (38° 38'S y 71° 08'W). VIII Reunión Nacional de Botánica, Sociedad de Botánica de Chile. p 110.
- Rull, V. 1999.** Palaeofloristic and palaeovegetational changes across the Paleocene/Eocene boundary in northern South America. Review of Palaeobotany and Palynology 107 (1-2): 83-95.
- Schmithüsen, J. 1956.** Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. Bonner Geog Abh 17:1-86.
- Suárez, M; De la Cruz, R. & A. Troncoso. 2000.** Tropical/subtropical Upper Paleocene-Lower Eocene fluvial deposits in eastern central Patagonia, Chile (46° 45'S). Journal of South American Earth Science 13: 527-536.
- Svensen, H., Sverre P., Malthe-Sørensen A., Jamtveit B., Myklebust R., Eidem T., & S. Rey. 2004.** Release of methane from a volcanic basin as a mechanism for initial Eocene global warming. Nature 429: 542-545.
- Tavera, J. 1942.** Contribución al estudio de la estratigrafía y Paleontología del Terciario de Arauco. An. I. Cong. Panam. Ing. Min. Geol.. Santiago. Tomo II: 580-632.

- Torres-Díaz, C; Palma-Heldt, S. & G. Alfaro-Hanne. 2000.** Estudio palinológico de la Cuenca Carbonífera de Parga, X Región, Chile. Actas IX Congreso Geológico Chileno. Actas I: 573-577.
- Troncoso, A. 1986.** Nuevas órgano-especies en la Tafoflora Terciaria Inferior de Península Fildes, Isla Rey Jorge, Antártica. Ser. Cient. INACH 34: 23-46.
- Troncoso, A. & J. Muñoz. 1988.** La edad de las tobas blanquecinas de Quinamávida y de las areniscas del Puente Bullileo (7° región, Chile). Actas V Congreso Geológico Chileno II: c203-c211.
- Troncoso, A. 1991.** Paleomegafloras de la Formación Navidad, Miembro Navidad (Mioceno), en las áreas de Matanzas, Chile Central occidental. Boletín Museo Nacional de Historia Natural 42: 131-168.
- Troncoso, A. & E.J. Romero. 1998.** Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. In Fortunato, R. y Bacigalupo, N. (ed.) "Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica". Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Vol. 68. 514pp.
- Troncoso, A; Suárez, M; Cruz, R. & S. Palma-Heldt. 2002.** Paleoflora de la Formación Ligorio Márquez (XI Región) en su localidad tipo: sistemática, edad e implicancias paleoclimáticas. Revista Geológica de Chile 29(1):113-135.
- Vinnersten, A. & K. Bremer. 2001.** Age and biogeography of major clades in Liliales. American Journal of Botany 88: 1695-1703.
- Villagrán, C. & L.F. Hinojosa. 1997.** Historia de los bosques del sur de Sudamérica II: Análisis fitogeográfico. Revista Chilena de Historia Natural. 70: 241-267.
- Wilf, P. 2000.** Late Paleocene - Early Eocene climate change in southwestern Wyoming: Paleobotanical analysis. G.S.A. Bulletin 112(2): 292-307.
- Willis, J.C. 1973.** A Dictionary of Flowering Plants and Ferns. Student De. Cambridge University Pres. London. 1376 pp.
- Wing, S.L. & D.R. Greenwood. 1993.** Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene. Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B. 341: 243-252.
- Wikstrom N., Savolainen V. & M.W. Chase. 2001.** Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. Proceedings of Royal Society B 1482: 2211-2220.
- Wolfe, J. 1971.** Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology 9: 27-57.
- Yoshida, A. 1990.** Preliminary notes on the palynological remnants from Mina Ligorio Márquez, Chile Chico, Chile. In: Nishida, M. (ed.). A report of the Paleobotanical survey to Patagonia, Chile (1988). Fac. Sci. Chiba Univ., Japan. Pp. 12-15.
- Zachos, J.C; Lohmann, K.C; Walker, J.C.G. & S.W. Wise. 1993.** Abrupt climate change and transient climates during the Paleogene: A marine perspective. The journal of Geology 101: 191-213.
- Zachos, J; Pagani, M; Sloan, L; Thomas, E. & K. Billups. 2001.** Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 M.a to present. Science 292: 686-693.
- Zamaloa, M.C. & E.J. Romero. 1990.** Some spores and pollen from the Cullen Formation (Upper Eocene to Middle Oligocene), Tierra del Fuego, Argentina. Palynology 14:123-133.
- Zamaloa, M.C. & V.D. Barreda. 1992.** *Nothofagidites tehuelchi*, a new species from the Tertiary of Patagonia. Review of Paleobotany and Palynology. 72: 55-59.

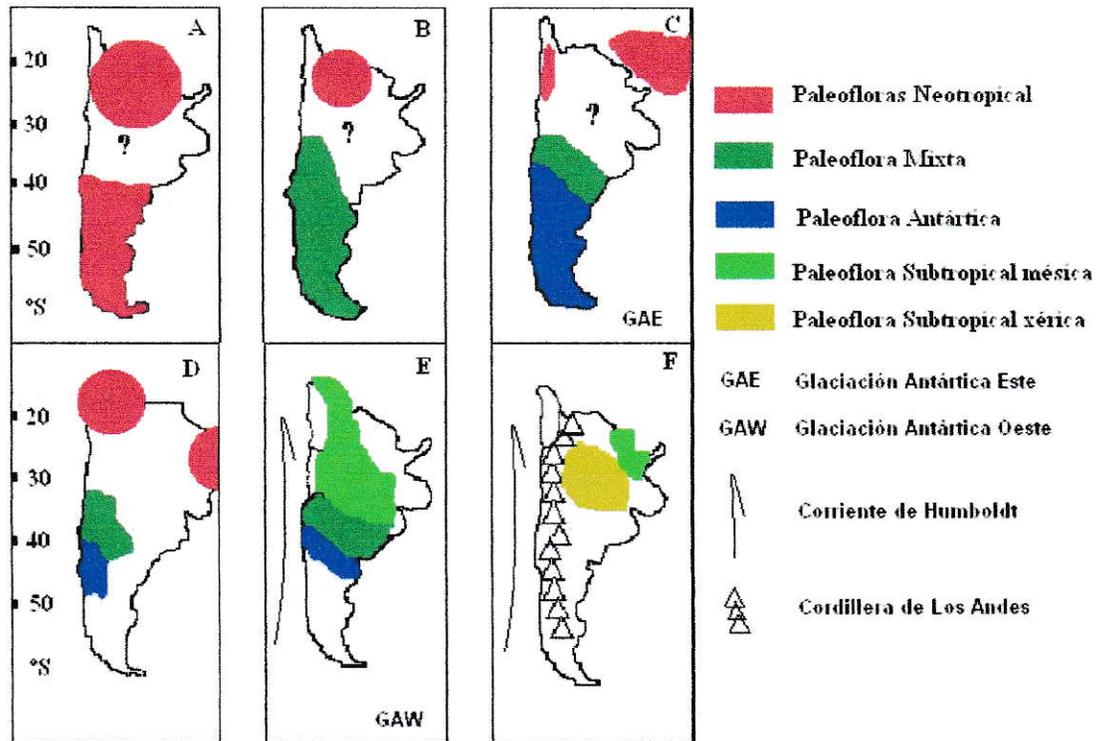


Figura 2.1: Esquema de la evolución temporal y espacial de las distintas Paleofloras Terciarias (modificado de Hinojosa & Villagrán 1997). A-) Cretácico superior a Paleoceno. B-) Límite Paleoceno – Eoceno al Eoceno medio. C-) Eoceno superior a Oligoceno. D-) Mioceno inferior. E-) Mioceno medio a superior. F-) Plioceno.

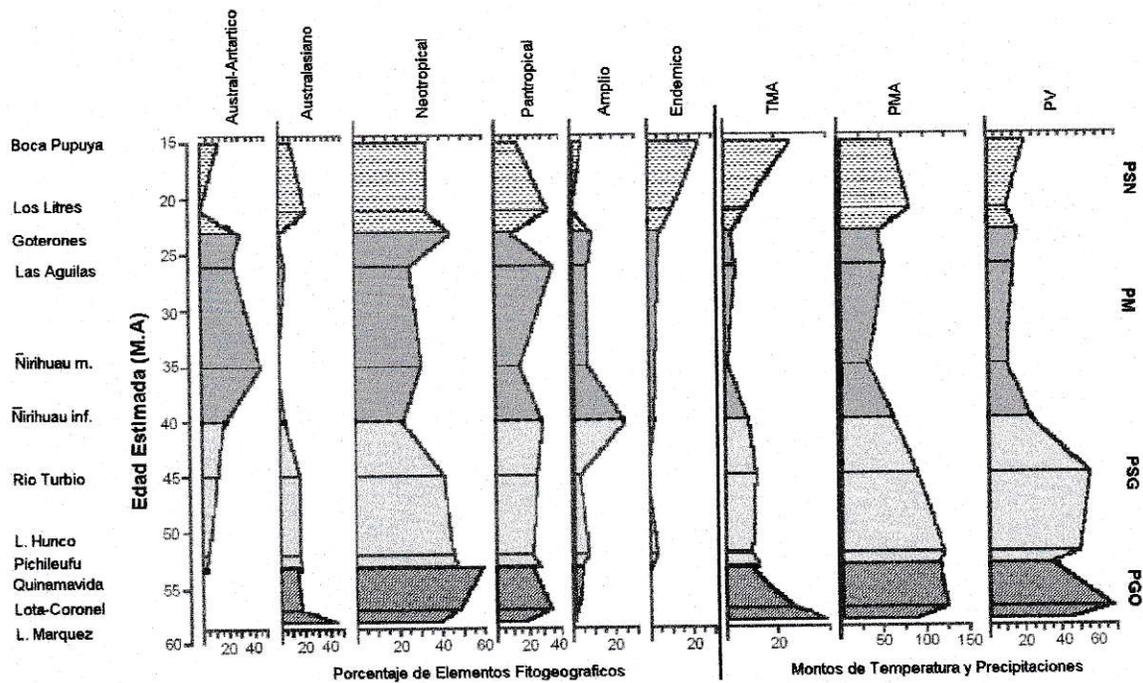


Figura 2.2: Estructura fitogeográfica y clima asociado de las Paleofloras del Terciario del sur de Sudamérica (modificado de Hinojosa 2003). **Eje Y, izquierda:** Taofloras terciarias y edad estimada en millones de años. **Eje Y, derecha:** Paleofloras PGO= Paleoflora Gondwánica Occidental, PSG= Paleoflora Subtropical Gondwánica, PM= Paleoflora Mixta y PSN= Paleoflora Subtropical Neógena. **Eje X, izquierda:** % de Elementos fitogeográficos, AA= Elemento Austral–Antártico, AU= Australasiano, N= Neotropical, P= Pantropical, A= Amplio, E= Endémico. **Eje X, derecha:** Variación de los montos de temperaturas y precipitaciones: TMA= Temperatura Media Anual, PMA= Precipitación Media Anual, PV= Precipitaciones de Verano.

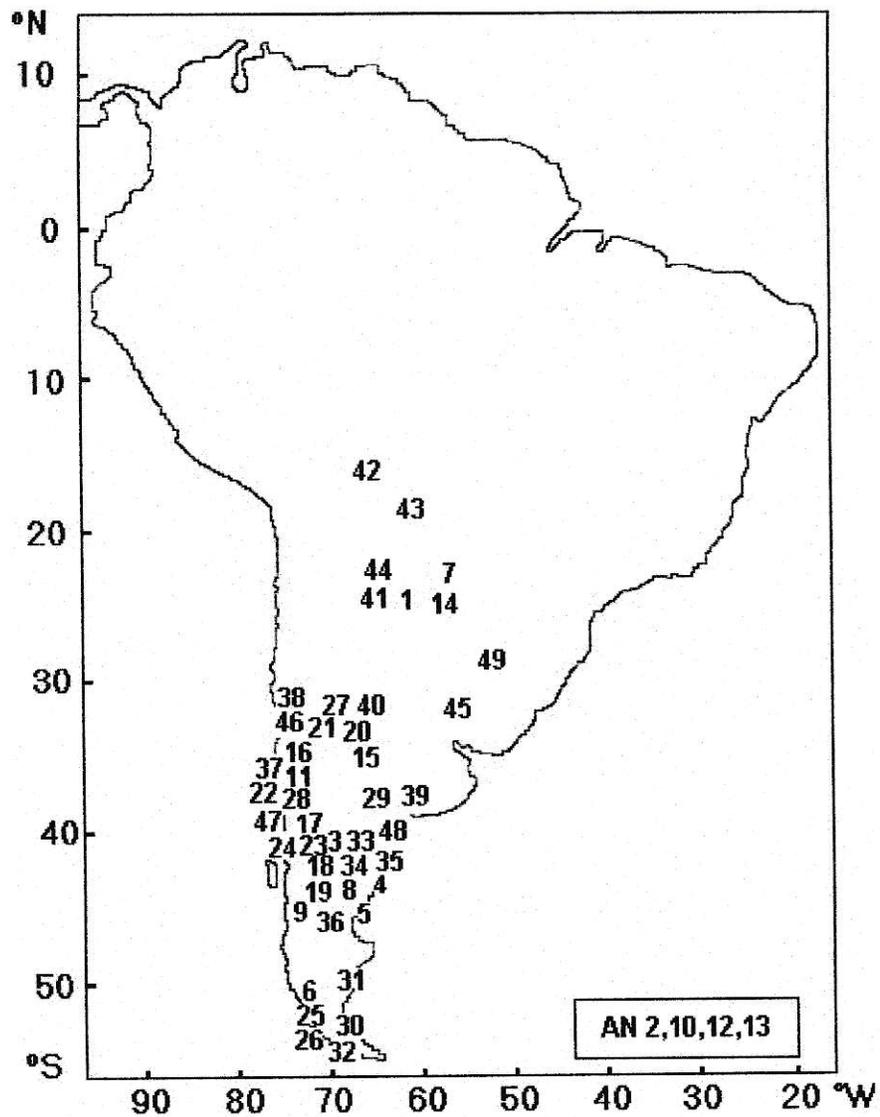


Figura 2.3: Distribución de las taofloras y palinofloras terciarias del sur de Sudamérica consideradas en el presente estudio. Los números indican su ordenamiento en el Anexo 5, de acuerdo a edad y ubicación geográfica. AN: Antártica.

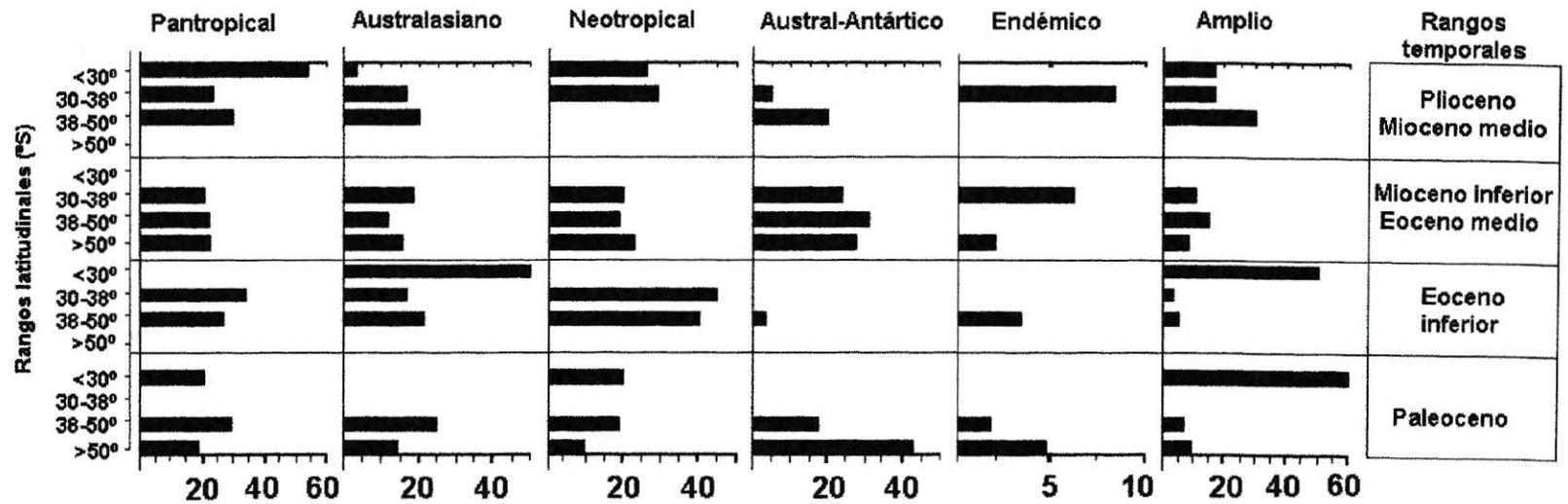


Figura 2.4: Distribución porcentual de elementos fitogeográficos durante el lapso Paleoceno-Plioceno para las cuatro áreas geográficas del sur de Sudamérica.

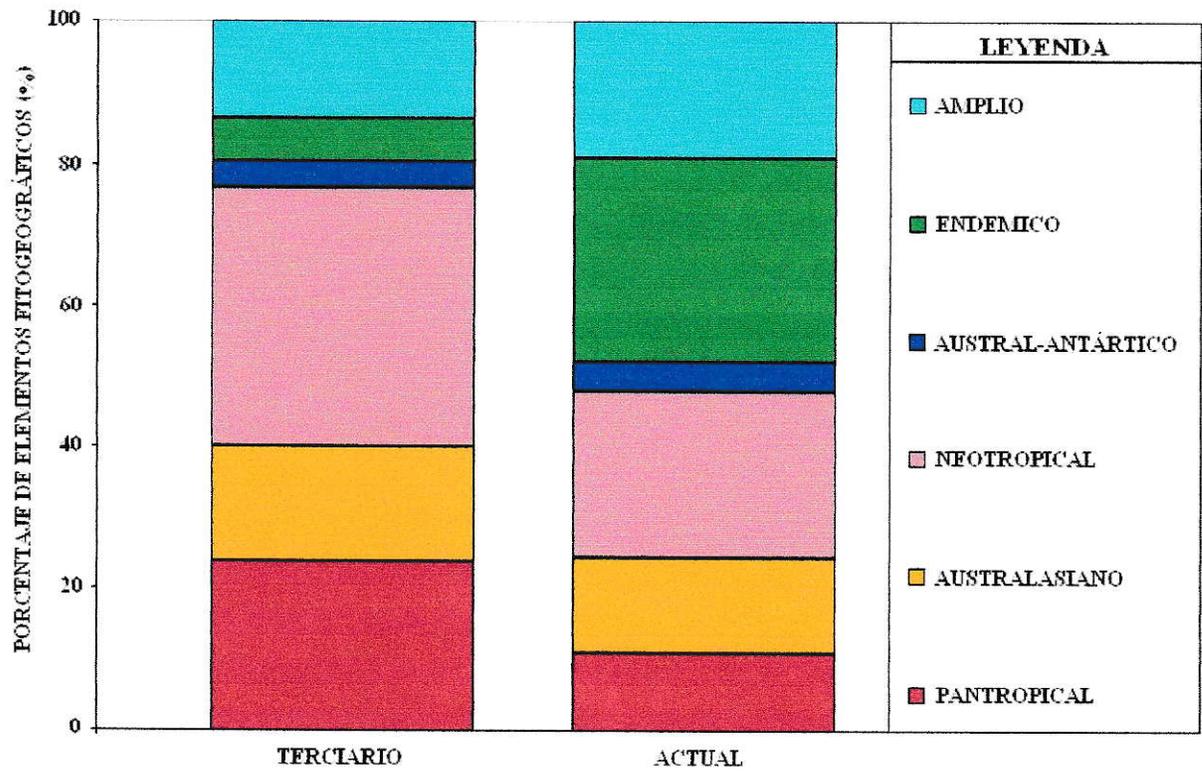


Figura 2.5: Comparación de la estructura fitogeográfica (% de géneros), entre las Paleofloras del Terciario y los bosques actuales del sur de Sudamérica.

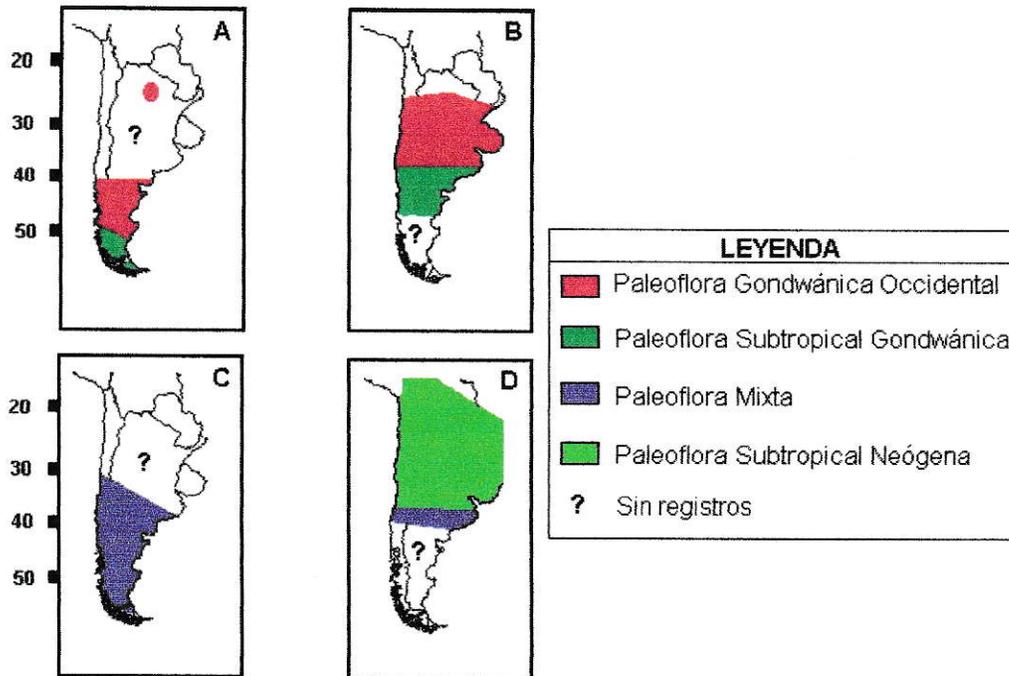


Figura 2.6: Modelo paleofitogeográfico para el Terciario del sur de Sudamérica. A: Paleoceno, B: Eoceno inferior, C: Eoceno medio a Mioceno inferior, D: Mioceno medio a Plioceno.

Tabla 2.1: Paleofloras del sur de Sudamérica, de acuerdo a Troncoso y Romero (1998)

Periodos	Paleoflora	Distribución	Taxa indicadores
Cretácico inferior (Barremiano-Cenomaniano)	Angiospermas Primitivas	Gran rango latitudinal	Dominancia Gimnospermas, Pteridophytas, Angiospermas primitivas
Cretácico Superior (Cenomaniano-Coniaciano)	Neotropical Cretácica		Taxa tropicales-Subtropicales (Lauraceae, Sterculiaceae, Bignoniaceae)
Cretácico Superior (Senoniano- Maastrichtiano)	Neotropical Cretácica con <i>Nothofagus marginal</i>	Norte Chico a Tierra del Fuego	Taxa tropicales-Subtropicales y presencia secundaria de <i>Nothofagus</i> tipo "Ancestral"
Cretácico superior Paleoceno inferior	Neotropical Terciaria con <i>Nothofagus marginal</i>	Norte Chico a Magallanes	Taxa tropicales-Subtropicales y presencia marginal de <i>Nothofagus</i> (tipos <i>brassi</i> y <i>fusca</i>)
Paleoceno superior	Neotropical de Arauco	Chile central-sur	Dominio de taxa tropicales-subtropicales (Lauraceae, Sapindaceae), ausencia de <i>Nothofagus</i>
Límite Paleoceno/Eoceno	Mixta sin <i>Nothofagus</i>	Norte de Patagonia y Aysen	Taxa tropicales y templado-fríos, abundante Sapindaceae y Anacardiaceae, ausencia de <i>Nothofagus</i>
	Mixta con <i>Nothofagus</i>	Al sur de Patagonia	Taxa tropicales y templado-fríos, abundante Sapindaceae y Anacardiaceae, presencia de <i>Nothofagus</i>
Eoceno inferior	Subantártica	Tierra del Fuego	Predominancia de templado-fríos
Eoceno superior Mioceno inferior	Subantártica	Chile Central-Sur	Predominancia de templado-fríos
Oligoceno superior	Gimnospermas y Herbáceas	Patagonia argentina	Dominio de Podocaraceae y Araucariaceae
Mioceno medio	Mixta	Chile Central	Preponderancia de linajes australes, ausencia de Sapindaceae
	Chenopodiaceae y Sparganiaceae	Patagonia argentina	Dominancia de Chenopodiaceae y Sparganiaceae
Mioceno medio-superior	Xerófita de Chile Central	Chile Central	Ausencia de <i>Nothofagus</i> , predominio de Leguminoseae y elementos xerofíticos o mesofíticos afines a la flora actual de Chile Central
Mioceno superior	Xerófita de longitudes medias del sur argentino	Patagonia argentina	Elementos de hojas pequeñas y bordes enteros

ANEXO 5

Taofloras y palinofloras terciarias de Chile, Argentina y Bolivia utilizadas. La columna S indica el número asignado a cada una de ellas. La columna E, indica edades aproximadas de localidades fosilíferas analizadas, donde P= Paleoceno, E= Eoceno, O= Oligoceno, M= Mioceno y PL= Plioceno; el símbolo / indica límite entre épocas; mientras que - indica lapso de edad y las letras minúsculas indican los diferentes pisos de cada época. La columna P indica el carácter de la Paleoflora presente de acuerdo a los modelos paleofitogeográficos (Romero, 1978 1986, Hinojosa & Villagrán, 1997), donde N= Neotropical, A= Paleoflora Antártica, M= Mixta sin *Nothofagus*, MN= Mixta con *Nothofagus*, SM= Subtropical Mésica y SX= Subtropical Xérica. Las columnas Lat. (°S) y Log. (°W) indican latitud y longitud respectivamente. Columna Referencias indica el número del autor según orden alfabético.

S	Taflora	E	P	Lat	Log	Referencias
1	Fm Tunal	P	N	25	65	Quatrocchio <i>et al.</i> (1988a y b), Quatrocchio & Volkheimer (1990)
2	Península Barton	P	MN	6215	58	Del Valle <i>et al.</i> (1984)
3	Collon Cura	Pi	N	40	70	Baldoni.(1987a y b)
4	Fm. Bororo	Pi	N	4333	67	Romero (1973), Archangelsky (1973) Archangelsky & Romero (1974), Archangelsky & Zamaloa (1986)
5	Fm. Salamanca	Pi	N	45	67	Archangelsky & Romero (1974), Archangelsky & Zamaloa (1986)
6	Fm. Cerro Dorotea	Pi	N	5133	72	Romero (1973), Archangelsky & Romero (1974) Nishida <i>et al.</i> (1988)
7	Fm. Maiz Gordo	Ps	N	25	64	Quatrocchio & Volkheimer (1990)
8	Fm. Rio Chico	Ps	MN?	45	68	Romero (1973), Archangelsky & Romero (1974)
9	Fm. Ligorio Marquez	Ps- P/E	N	4645	72	Yoshida (1990) , Suárez <i>et al.</i> (2000), Troncoso <i>et al.</i> (2002)
10	Península Ardley	P/E	MN	6212	58	Dúsen (1899), Orlando (1963)
11	Península Fildes	P-E	M	62	5730	Troncoso (1986)
12	Isla Seymour	E	M	64	56	Dusen (1908), Baldoni & Barreda (1986)
13	Fm. Lumbrera	Ei	N	25	64	Quatrocchio (1978), Quatrocchio & Volkheimer (1990)
14	Quinamavida	Ei	M	3547	7124	Troncoso & Muñoz (1988), Troncoso (1991)
15	Caleta Cocholgue	Ei	N	3635	7258	Moreno-Chacón <i>et al.</i> (2000,2001), Moreno-Chacón (2000)
16	Lota-Coronel	Ei	N	37	73	Engelhardt (1891), Berry (1922)
17	Rio Limay	Ei	MN	40	69	Doubinger & Alvarez (1973)
18	Pichileufu	Ei	M	41	70	Berry (1938)
19	Laguna del Hunco	Ei	M	4220	70	Berry (1925), Frenguelli & Parodi (1941), Frenguelli (1943), Romero & Hickey (1976) Romero <i>et al.</i> (1988), Durando <i>et al.</i> (1988), Wilf <i>et al.</i> (2002)
20	El Arrayan	Em	MN	3315	70	Fuenzalida (1965)
21	Bullileo	Em	MN	3614	7115	Troncoso & Muñoz (1988)
22	Fm. Trihuco	Em	MN	37	73	Doubinger (1972), Doubinger & Chotin (1975)
23	Ñirihuau	Em-s	MN	41	71	Berry (1928)
24	Bariloche	Em-s	M	4108	71	Berry (1928), Romero & Arguijo (1981)
25	Fm. Rio Turbio	Em-s	MN	5136	72	Frenguelli (1941), Hünicken (1967), Romero & Castro (1986),

						Archangelsky & Romero (1974)
26	Río Leña Dura	Es	A	5315	71	Cookson & Cranwell (1967)
27	Cerro Las Aguilas	E/O	MN	3319	7033	Hinojosa (1996)
28	Lonquimay	E/O	A	3828	7113	Palma-Heldt (1983)
29	Puerto Belgrano	E-O	A	39	62	Guerstein (1990)
30	Fm. Loreto	E-O	A	5310	7110	Fasola (1969)
31	Fm. Cullen	Es-Om	A?	52	68	Zamaloa & Romero (1990)
32	B. Carmen Silva	O	A	5330	71	Dúsen (1899)
33	Chenqueñiyeu	O-M	MN	41	71	Menéndez (1972)
34	Parga	O-M	A	4128	7349	Torres-Díaz <i>et al.</i> (2000)
35	Pico Quemado	Os-Mi	A	4135	71	Menéndez (1960), Menéndez & Caccavari (1966)
36	Fm. Chequen	Os-Mi	A?	45	67	Zamaloa & Barreda (1992)
37	Fm. Ranquil	M	A	37	73	Doubinger (1972), Doubinger & Chotin (1975)
38	Goterones	Mi	MN	3357	72	Troncoso (1991)
39	Puerto Belgrano (M)	Mi	A	39	62	Guerstein (1990)
40	Cerro Los Litres	Mi-m	SM	3318	7033	Hinojosa (1996)
41	Fm. San José	Mm	SM	2511	6612	Mautino & Anzotegui (2000)
42	Jakokkota	Ms	SM?	17	68	Gregory-Wodzicki <i>et al.</i> (1998, 2000)
43	Potosí	Ms	SM	19	65	Berry (1919)
44	Fm. Palo Pintado	Ms	SM	25	66	Cuadrado & Anzotegui (1992), Anzotegui (1992, 1998)
45	Fm. Parana	Ms	SM	33	60	Anzotegui & Garralla (1986), Anzotegui (1990) Aceñaloza & Aceñaloza (1996)
46	Boca Pupuya	Ms	MN	3357	72	Troncoso (1991)
47	Río Pedregoso	Ms	A	3838	7108	Rondanelli & Palma-Heldt (1991)
48	Puerto Belgrano (N)	Ms	MN	39	62	Guerstein (1990)
49	Ituizangó	PL	SX	28	56	Anzotegui (1980), Anzotegui & Lutz (1987)

CAPITULO 4

CONCLUSIONES GENERALES

El estudio taxonómico y paleoclimático realizado en la taoflora de Caleta Cocholgüe, las comparaciones florísticas con otras taofloras paleógenas del continente y el análisis fitogeográfico general de las Paleofloras Terciarias del sur de Sudamérica permiten concluir que:

- 1- Las floras del Paleógeno de Arauco, Caleta Cocholgüe y Lota-Coronel, ambas del Eoceno inferior, exhiben espectros taxonómicos tropicales, similares al de la flora Gondwánica Occidental de Ligorio Márquez del Paleoceno superior-límite Paleoceno-Eoceno.
- 2- Este grupo de taofloras tropicales exhibe escasa relación fitogeográfica y taxonómica con las floras de carácter subtropical gondwánico del Eoceno inferior (Mixtas *sensu* Romero) que dominaron el territorio durante el Eoceno inferior al sur de 40° S (Pichileufú y Laguna del Hunco).
- 3- La taoflora de Caleta Cocholgüe, se asoció a un clima tropical-lluvioso con lluvias durante todo el año, con montos anuales entre 190-268 cm, y montos de temperatura media anual entre 19-25.5°C.

- 4- Las floras de Arauco, se desarrollaron bajo condiciones climáticas intermedias entre las de la flora tropical de Ligorio Márquez (Paleoceno superior - límite Paleoceno-Eoceno), y de las floras mixtas del Eoceno inferior (Río Pichileufú y Laguna del Hunco).
- 5- Durante el Eoceno inferior estas floras tropicales de la costa de Chile Central coexistieron con floras subtropicales que dominaban hacia el interior de la misma región y al sur de 40° S.
- 6- Las floras tropicales habrían persistido en la región de la Cuenca de Arauco (36°-37° S) debido al evento de calentamiento “Óptimo climático del Eoceno inferior”, y al desplazamiento hacia el norte, del cinturón tropical de América del sur, desde su posición más austral que ocupó durante el límite Paleoceno-Eoceno.
- 7- La franja con vegetación y clima tropical del Eoceno inferior de Chile central se extendía al menos hasta 25° S, como se desprende del registro de espectros florísticos tropicales en depósitos paleobotánicos del NW de Argentina.
- 8- Considerando los resultados del análisis paleofitogeográfico de las 49 tafofloras terciarias realizado y el clima asociado documentado en la literatura de acuerdo a las estimaciones basadas en el análisis fisionómico de las improntas, es posible definir la sucesión de cuatro grandes Paleofloras durante el Terciario: 1- Gondwánica Occidental, 2- Subtropical Gondwánica, 3- Mixta y 4- Subtropical Neógena.