

UCH-FC
MAG-B
P 657
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE – FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE POSTGRADO

**CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD
FLORÍSTICA ASOCIADOS AL CLIMA DURANTE EL
MIOCENO EN EL SUR DE SUDAMÉRICA: EL CASO
DE LA FORMACIÓN NAVIDAD (CHILE CENTRAL)**

Tesis entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial
de los requisitos para optar al grado de Magíster en Ciencias
Biológicas, Facultad de Ciencias, por:

Juan Pablo Pino Morales

Enero, 2017



Director de Tesis Dr. Luis Felipe Hinojosa

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION TESIS DE MAGÍSTER

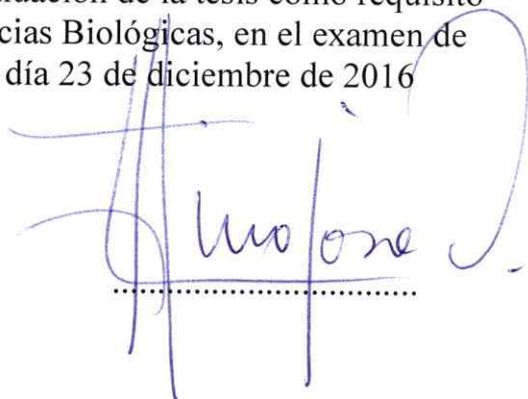
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

Juan Pablo Pino Morales

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 23 de diciembre de 2016

Director de Tesis:

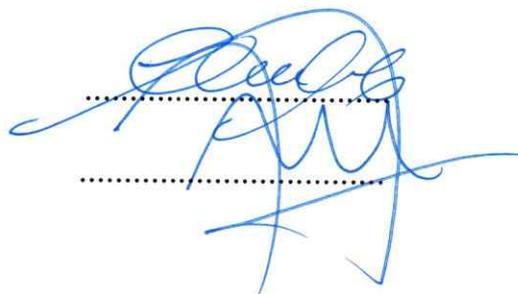
Dr. Luis Felipe Hinojosa



Comisión de Evaluación de la Tesis

Dra. Alejandra González

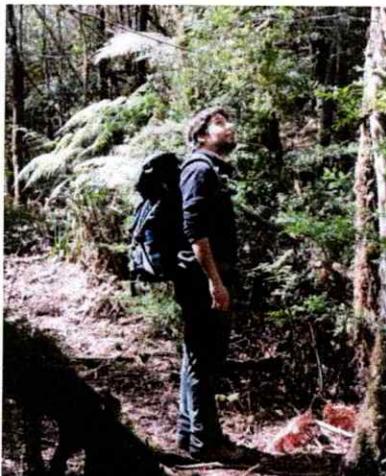
Dr. Rodrigo Villa



“Alicia miró alrededor suyo con gran sorpresa.
-Pero ¿cómo? ¡Si parece que hemos estado debajo de este árbol todo este tiempo! ¡Todo está igual que antes!”
-Pues claro que si -convino la Reina- Y ¿cómo si no?
-Bueno, lo que es en mi país- aclaró Alicia, jadeando aún bastante- cuando se corre tan rápido como lo hemos estado haciendo y durante algún tiempo, se suele llegar a alguna otra parte...
-¡Un país bastante lento! –replicó la Reina- Lo que es aquí, como ves, hace falta correr cuanto una pueda para permanecer en el mismo sitio. Si se quiere llegar a otra parte hay que correr por lo menos dos veces más rápido”

Lewis Carroll
A través del espejo y lo que Alicia encontró allí, 1871

RESUMEN BIOGRÁFICO



Yo, Juan Pablo Pino Morales, nací un día 20 de diciembre del año 1988 en la comuna de Las Condes, Santiago de Chile. Soy el orgulloso hijo de Diana Morales Sir y Juan Luis Pino, quienes se encargaron de darme una infancia feliz y entregarme gran parte de los valores que hoy me hacen la persona que soy.

Gran parte de mi infancia y mi adolescencia crecí en la comuna de San Bernardo, en el sur de Santiago, donde asistí al Colegio Superior del Maipo y más tarde al Colegio Manual Magallanes Moure, en los cuales realicé gran parte de mi enseñanza básica.

Más tarde mi educación se trasladaría a la comuna de Santiago, donde ingresé al Liceo de Aplicación, el que fue mi hogar por 6 invaluable años, donde completé mi enseñanza media y del cual salí hecho un orgulloso “canario” de corazón. Fue aquí que, con el incentivo y enseñanza de mis profesores, me interesé de manera profunda por el mundo de la ciencia y en especial por la rama de la Biología.

Ingresé a la carrera de Biología Ambiental en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, en el año 2008. Durante el tiempo de desarrollo de mi carrera me interesé particularmente por la rama de la Paleontología, específicamente por la Paleobotánica. Varios años de investigación en el interesante mundo de los fósiles de plantas en el Laboratorio de Paleoecología me hicieron tomar el camino del Magister en Ciencias Biológicas, el cual finalizó con esta tesis.

El término de mi Magister significa cerrar uno de los ciclos más importantes y de más aprendizaje que tuve durante mi vida, aunque también será un importante impulsor de los siguientes pasos a seguir que se iniciaran en un futuro próximo. Espero ser un aporte para el mundo de la ciencia durante el resto de mi formación, la cual probablemente seguirá con el inicio de un programa de doctorado, y también un aporte como futuro investigador, tanto para mi país como para la ciencia en general.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer en primer lugar a mi familia y en especial a mis padres, apoyo sin el cual no hubiera podido finalizar esta tesis. A mi papá Juan Luis por su constante apoyo y motivación durante todos estos años de desarrollo académico. A mi mamá Diana, también por su constante apoyo y motivación, y también por la paciencia y comprensión en todo momento.

También quiero agradecer a mis amigos del alma Jhonatán Alarcón, Camilo Díaz, Francisco Salinas y Daniel Zamorano por el apoyo y los buenos momentos durante estos casi 8 años de desarrollo académico donde este Magíster fue solo la etapa final de una amistad que ya teníamos durante nuestro pregrado. A Jhonatan le quiero agradecer los buenos momentos en especial el tiempo de mi permanencia de voluntario en el Museo Nacional de Historia Natural y durante el último terreno a Patagonia. A Camilo, le agradezco en especial por las risas que me sacaron adelante en los momentos de desmotivación (en ámbitos académicos como personales), en especial durante nuestro trabajo en el tan legendario "sucucho" de los fósiles, donde cuando el trabajo se veía interminable, un momento de risas lo curaba todo. A Daniel, por su motivación y buena onda en todo momento, que durante nuestras juntas de grupo siempre nos subían el ánimo. A Francisco, por sus serios consejos en los momentos de dudas y su disposición a las juntas, incluso cuando no había mucho tiempo libre.

Agradezco especialmente a mi polola, compañera y amiga María José, por su incondicional apoyo, paciencia y amor durante el desarrollo de esta tesis. Gracias por estar ahí conmigo en este proceso tan largo, de altos y bajos, de alegrías y rabias; no importa lo que pasara, siempre me apoyaste y esta tesis no sería lo que llego a ser sin ti. Además quisiera agradecer a la familia Dibán Karmy, mi segunda familia, por su invaluable acogida y buenos momentos.

Quisiera agradecer a Néstor Mauricio Gutiérrez, "El Schinus" y a Viviana Pedroza, mis hermanos mayores, por su apoyo incondicional durante este periodo, por su preocupación, por sus variados comentarios que ayudaron a mejorar este escrito y también por brindarme la oportunidad de que desarrolláramos un trabajo científico en conjunto.

Quisiera agradecer en especial a mi tutor, el Dr. Luis Felipe Hinojosa, quien me brindó la oportunidad de trabajar en su laboratorio y me brindó muchas herramientas para mi desarrollo científico. Gracias Felipe por las múltiples oportunidades dentro de tu laboratorio y por brindarme las herramientas para tener una capacidad analítica y crítica a la hora de afrontar un problema científico. Te agradezco tu enorme paciencia y disposición con este alumno que salió un poco (muy) porfiado y llevado de sus ideas, hecho que solo puedo justificar dado el interesante proceso que representa para mí el enfrentar una problemática científica, donde en el camino te encuentras con más y más preguntas y en la búsqueda de contestarlas todas, sin darte cuenta puedes perder el foco.

Agradezco también al Dr. Marcelo Leppe y al grupo de trabajo del Instituto Antártico Chileno (INACH), especialmente a Thiers Wilberger, Cristine Trevisan y Héctor Mansilla, por sus invaluable comentarios sobre esta tesis.

También me gustaría agradecer a todos los integrantes del Laboratorio de Paleocología (los actuales y los que ya no están), por brindarme muy buenos momentos durante toda mi estadía.

Finalmente me gustaría agradecer a la Dra. Alejandra González y al Dr. Rodrigo Villa, por su paciencia y disposición en las revisiones de las versiones anteriores de esta tesis, y por sus acertados comentarios y correcciones que ayudaron de gran manera a mejorar este escrito.

Índice de Materias

Índice de Materias.....	VII
Índice de Figuras.....	IX
Índice de Tablas.....	XII
Resumen.....	XIII
Abstract.....	XV
1. Introducción.....	1
1.1 Hipótesis.....	5
1.2 Objetivo General.....	5
1.3 Objetivos específicos.....	5
1.4 Área de estudio.....	6
1.4.1 Clima.....	7
1.4.2 Vegetación.....	7
2. Marco geológico.....	8
2.1 Edad.....	9
3. Metodología.....	11
3.1 Descripciones sistemáticas.....	11
3.2 Análisis de la composición taxonómica.....	13
3.3 Estimación y comparación de la diversidad.....	14
3.4 Análisis paleoclimáticos.....	14
3.4.1 Métodos univariados: Análisis del Margen foliar y análisis del área foliar.....	14
3.4.2 Método multivariado: Climate Leaf Analysis Multivariate Program (CLAMP). 16	
4. Resultados.....	18
4.1 Diversidad y composición taxonómica.....	18
4.2 Sistemática paleobotánica.....	19
4.3 Carácter fitogeográfico.....	99
4.4 Comparación de la diversidad en dos tafofloras de la formación Navidad.....	107
4.5 Paleoclima.....	109
4.5.1 Fisionomía.....	109
4.5.2 Métodos univariados: LMA y LAA.....	112
4.5.3 Método multivariados: Análisis CLAMP.....	113

4.5.4	Temperatura media anual de la flora de Cerro Los Pololos y variación de las temperaturas durante el Mioceno medio	114
4.5.5	Precipitación media anual de Cerro Los Pololos y variación de las precipitaciones durante el Mioceno	117
5.	Discusión.....	120
5.1	Composicion y fitogeografía de la taoflora de Cerro Los Pololos.....	120
5.2	Cambios en diversidad en las taofloras de la Formación Navidad	125
5.3	Paleoclima de la taoflora de C° Los Pololos y los cambios climáticos del Mioceno inferior a medio.....	128
6.	Conclusiones.....	133
7.	Bibliografía	135
	ANEXOS	150
	ANEXO 1.....	151
	ANEXO 2.....	153
	ANEXO 3.....	155

Índice de Figuras

Figura 1. Diagrama de la ubicación de la Formación Navidad y la localidad de Cerro Los Pololos.	6
Figura 2. Perfil estratigráfico de la Formación Navidad. Se destacan en color los estratos del perfil donde se encuentran los macrofósiles vegetales de las floras fósiles incluidas en este estudio. Esquema modificado de Gutiérrez y col. 2013.....	9
Figura 3. Detalle morfotipo LFH01.	21
Figura 4. Detalle morfotipo LFH02.	23
Figura 5. Detalle morfotipo LFH03.	25
Figura 6. Detalle morfotipo LFH04.	27
Figura 7. Detalle morfotipo LFH05.	29
Figura 8. Detalle morfotipo LFH06.	31
Figura 9. Detalle morfotipo LFH07.	32
Figura 10. Detalle morfotipo LFH08.	34
Figura 11. Detalle morfotipo LFH09.	36
Figura 12. Detalle morfotipo LFH10.	37
Figura 13. Detalle morfotipo LFH11.	39
Figura 14. Detalle morfotipo LFH12.	41
Figura 15. Detalle morfotipo LFH13.	43
Figura 16. Detalle morfotipo LFH14.	45
Figura 17. Detalle morfotipo LFH15.	47
Figura 18. Detalle morfotipo LFH16.	48
Figura 19. Detalle morfotipo LFH17.	50
Figura 20. Detalle morfotipo LFH18.	52
Figura 21. Detalle morfotipo LFH19.	54
Figura 22. Detalle morfotipo LFH20.	56
Figura 23. Detalle morfotipo LFH21.	58
Figura 24. Detalle morfotipo LFH22.	60
Figura 25. Detalle morfotipo LFH23.	62
Figura 26. Detalle morfotipo LFH24.	63
Figura 27. Detalle morfotipo LFH25.	65
Figura 28. Detalle morfotipo LFH26.	66

Figura 29. Detalle morfotipo LFH27.....	68
Figura 30. Detalle morfotipo LFH28.....	69
Figura 31. Detalle morfotipo LFH29.....	71
Figura 32. Detalle morfotipo LFH30.....	73
Figura 33. Detalle morfotipo LFH31.....	75
Figura 34. Detalle morfotipo LFH32.....	77
Figura 35. Detalle morfotipo LFH33.....	79
Figura 36. Detalle morfotipo LFH34.....	81
Figura 37. Detalle morfotipo LFH35.....	83
Figura 38. Detalle morfotipo LFH36.....	84
Figura 39. Detalle morfotipo LFH37.....	86
Figura 40. Detalle morfotipo LFH38.....	87
Figura 41. Detalle morfotipo LFH39.....	89
Figura 42. Detalle morfotipo LFH40.....	90
Figura 43. Detalle morfotipo LFH41.....	92
Figura 44. Detalle morfotipo LFH42.....	94
Figura 45. Detalle morfotipo LFH43.....	95
Figura 46. Detalle morfotipo LFH44.....	97
Figura 47. Detalle morfotipo LFH45.....	98
Figura 48. Porcentaje de elementos fitogeográficos asignados a los géneros afines a morfoespecies de la flora fósil de Cerro Los Pololos	106
Figura 49. Porcentajes de elementos fitogeográficos de la flora de Matanzas y la flora de C° Los Pololos	107
Figura 50. Curva de rarefacción de especies para número de hojas totales.....	108
Figura 51. Curva de rarefacción de especies para número de hojas de dicotiledoneas.....	109
Figura 52. Abundancia relativa de rangos de tamaño de hojas fósiles según Wolfe (1987).....	111
Figura 53. Análisis de correspondencia canónica mostrando 163 sitios de vegetación modernos En círculos de colores se grafican los sitios modernos de acuerdo a su región de origen y en triángulo se grafica la flora fósil de Cerro Los Pololos.	113
Figura 54 Variación de la temperatura media anual (MAT) en dos tafofloras de la formación Navidad de acuerdo a un modelo univariado, utilizando la ecuación de Sudamérica, según Hinojosa y col. (2011). Las barras indican el intervalo de confianza del 95%.....	115
Figura 55. Variación de la temperatura media anual (MAT) en dos tafofloras de la formación Navidad de acuerdo a un modelo univariado, utilizando el modelo global (Peppe y col. 2011). Las barras indican el intervalo de confianza del 95%.....	116

Figura 56. Variación de la temperatura media anual (MAT) en dos tafofloras de la formación Navidad de acuerdo a un modelo multivariado CLAMP. Las barras indican el intervalo de confianza del 95%.....	117
Figura 57. Variación de la precipitación media anual (MAP) en dos tafofloras de la formación Navidad de acuerdo a un modelo univariado. Las barras indican los intervalos de confianza de 95%.....	118
Figura 58. Variación de la precipitación durante la estación de crecimiento (GSP) en dos tafofloras de la formación Navidad de acuerdo a un modelo multivariado. Las barras indican los intervalos de confianza de 95%.....	119

Índice de Tablas

Tabla 1. Relación entre la temperatura media anual y el porcentaje de morfoespecies con borde entero para el modelo de Sudamerica (Hinojosa y col. 2011) y para el modelo global (Peppe y col. 2011). Se informa la ecuación utilizada, coeficiente de determinación y error estándar.....	15
Tabla 2: Composición florística de la flora fósil de C° Los Pololos.....	18
Tabla 3. Géneros afines a las morfoespecies de la flora fósil de Cerro Los Pololos y la afinidad fitogeográfica de cada uno	105
Tabla 4: Tamaños y tipo de margen de las morfoespecies analizadas.....	110
Tabla 5. Temperaturas medias anuales calculadas con el porcentaje de morfotipos con borde entero para los dos datasets utilizados en este estudio.....	112
Tabla 6. Valores de variables climáticas de temperatura y precipitación para cada dataset de calibración utilizado utilizando el método CLAMP.	114
Tabla 7. Variables climáticas de dos sitios modernos de la región de Chile Central. Estación Meteorológica de Santo Domingo y Santiago (Luebert & Pliscoff, 2006).....	129

Resumen

Diversos estudios han mostrado que existe una estrecha relación entre periodos de incremento de las temperaturas y precipitaciones, y la composición y diversidad de especies en el tiempo. Durante el Mioceno tuvo lugar un importante periodo de calentamiento conocido como el Óptimo Climático del Mioceno medio (17-15 Ma), el cual representa uno de los mayores eventos de calentamiento durante el Neógeno.

Dado lo anterior surgen las preguntas ¿Cómo respondieron las comunidades de plantas a los cambios climáticos ocurridos durante el Mioceno? y específicamente ¿Cómo se vio afectada la diversidad y composición de la vegetación ante un escenario de calentamiento?

La Formación Navidad (Chile Central) es clave para entender los cambios vegetacionales que tuvieron lugar durante este intervalo de tiempo, ya que posee dos afloramientos fósiles depositados en un eje temporal que permitiría evaluar el efecto de este periodo de calentamiento sobre la biota. Estos afloramientos corresponden a la flora fósil de Matanzas (Mioceno inferior) y la flora fósil de Cerro (Mioceno medio), esta última objeto de este estudio.

En este trabajo describimos la composición y diversidad de la flora fósil de Cerro Los Pololos, y se estiman las condiciones paleoclimáticas en las cuales esta flora se desarrolló, utilizando análisis uni- y multivariados. Estos resultados se comparan con las estimaciones previas de composición, diversidad y paleoclima para flora fósil de Matanzas.

Con un poco de más de 400 hojas analizadas, la flora fósil de Cerro Los Pololos, cuenta con una diversidad de 45 morfoespecies totales y 37 morfoespecies de dicotiledóneas, con un ensamble donde predominan las familias Myrtaceae, Lauraceae, Sapotaceae y Berberidaceae. El ensamble de esta flora fósil, muestra elementos que actualmente no están presentes en Chile y que tienen relaciones con las provincias fitogeográficas de los Yungas, Amazonica, Paranense y Atlántica.

La predominancia del Elemento Neotropical, Pantropical y Endémico, con una menor abundancia del Elemento Austral Antártico, permiten dar a esta flora el carácter de una Paleoflora Subtropical Neógena.

Las estimaciones climáticas muestran valores de temperaturas de ~19-20 °C con métodos univariados y de ~18 °C, mientras que las precipitaciones muestran valores de ~89 cm, con métodos univariados y de ~82 cm, con el método multivariado.

Se observa un cambio en la composición florística, pasando de una Flora Mixta (Matanzas) a una Paleoflora Subtropical Neógena (Cerro Los Pololos). Sin embargo, se observa una marcada disminución de la diversidad de morfoespecies al comparar la flora fósil de Matanzas con la flora de Cerro Los Pololos, lo cual según nuestras estimaciones está asociado a un aumento de las temperaturas, pero con una mantención o disminución de las precipitaciones. Esta disminución en los montos de precipitaciones estaría asociada en parte al efecto de sombra de lluvia de la cordillera de los Andes, el cual habría sido uno de los factores que influyeron en el aumento de las condiciones de aridez en estas zonas y que habrían determinado la fragmentación de bosques subtropicales ampliamente distribuidos en Chile, norte de Argentina y sur de Brasil; y también el aislamiento de los bosques de Chile, de las demás unidades de bosque de Sudamérica.

Abstract

Several studies have shown a close relationship between periods of increasing temperatures and changes in both composition and species richness through time. During the Miocene an important warming period known as the Middle Miocene Climatic Optimum (17-15 Ma) has been described, which represents one of the major warming events during the Neogene.

Given the above, the following questions arise: How plant communities responded to climate changes during the Miocene? and more specifically, How plant communities' composition and diversity responded to a warming scenario?

Navidad Formation (Central Chile) is key to understand the vegetation's changes experienced during this time interval in Chile, since it has two fossil outcrops deposited on a temporal range that would allow us to assess the influence of this warming period on the biota. These fossil outcrops correspond to the Matanzas fossil flora (Early Miocene) and the Cerro Los Pololos fossil flora, which is the main focus of the present work.

In this work we described both species composition and diversity in Cerro Los Pololos fossil flora, with paleoclimatic estimates in which this flora developed, using both uni- and multivariate methods. These results are compared with previous estimates of composition, diversity and paleoclimate estimates of Matanzas fossil flora

With approximately 400 fossil leaves analyzed, the fossil flora of Cerro Los Pololos include a diversity of 45 morphospecies in total, and 37 morphospecies of dicotyledonous leaves. This association is dominated by the Myrtaceae, Lauraceae, Sapotaceae and Berberidaceae families. The assembly of this fossil flora shows elements that are absent in Chile in present time, and that have floristic relations with of Yungas, Amazonic, Paranaense and Atlantic phytogeographic provinces

The dominance of the Neotropical, Pantropical and Endemic Elements, with less abundance of Austral-Antarctic Element gives the flora the character of a Subtropical Neogene Paleoflora.

The climatic estimations show temperatures values about $\sim 19-20^{\circ}$ using univariate methods, and about $\sim 18^{\circ}\text{C}$ using multivariate methods, while precipitations shows values ranging about ~ 89 and ~ 82 cm using uni and multivariate methods respectively

We observed a marked floristic composition turnover, passing from a Mixed Paleoflora (Matanzas) to a Subtropical Neogene Paleoflora (Cerro Los Pololos). However, there is a marked decrease in the morphospecies diversity comparing Matanzas fossil flora with Cerro Los Pololos, which, according to our estimations, would be associated to an increase in temperatures, with a small decrease in precipitations. This decrease in the amounts of precipitation would be correlated in part to the Andes rain shadow effect, which would have been one of the main factors that influenced the aridity increase in these areas, and had determined the widely distributed subtropical forest fragmentation Chile, north of Argentina, and south of Brasil; and also the isolation of the Chilean forest of the rest forest units of Southamerica.

1. Introducción

Los estudios paleobotánicos y paleocológicos se consideran de suma importancia para comprender la asociación entre cambios climáticos/tectónicos y variación en diversidad y composición de las comunidades vegetales a través del tiempo. Por ejemplo, registros palinológicos fósiles en el Neotrópico de Sudamérica han mostrado una estrecha relación entre marcados episodios de calentamientos globales y aumentos en la diversidad de morfoespecies de polen, los cuales a su vez se encuentran asociados a un importante cambio composicional de las comunidades vegetales (Jaramillo, 2002; Jaramillo y col. 2010 a, b; Jaramillo y col. 2012). Eventos de calentamiento como el Máximo Termal del Paleoceno-Eoceno (MTPE), el cual representó un aumento de aproximadamente 6° C en las temperaturas globales, fue acompañado por un marcado aumento en diversidad incluyendo la representación de familias típicas de ambientes tropicales húmedos como Annonaceae, Passifloraceae, Sapotaceae, Araceae y Araceae (Jaramillo y col. 2010b).

A nivel global, y durante el Mioceno (23 – 5,3 Ma) diversos eventos dieron origen a un escenario geológico, geográfico y climático moderno (Retallack, 2001; Osborne & Beerling, 2006; Potter & Szatmari, 2009). Algunos de estos eventos incluyen un pronunciado levantamiento de los principales cordones montañosos (Ramstein y col. 1997; Grazione y col. 2008); el origen de las actuales corrientes oceánicas, (Potter & Szatmari, 2009); el inicio de la glaciación del océano Ártico y oeste de Antártida (Mercer,

1983; Thiede y col. 1998) y el inicio de la aridificación de las latitudes medias e interiores continentales (Leopold & Denton, 1987).

Después del inicio de la glaciación en Antártica (ca. 35 Ma), y a partir del Mioceno (23 Ma.) se produce un sostenido aumento de las temperaturas que culmina con un peak aproximadamente a los 15 Ma, óptimo climático conocido como el Óptimo Climático del Mioceno Medio, el cual representa el último período cálido del Neógeno (Flower & Kennett 1994; Zachos y col 2001; Bohme, 2003). Posterior a este intervalo de calentamiento, se inició un progresivo y permanente enfriamiento global, ligado en gran medida al aumento de la cobertura glaciaria en Antártida, con importantes caídas en las temperaturas globales durante el Mioceno Tardío, Plioceno Tardío y Pleistoceno (Flower & Kennett 1994). Se postula que desde el OCMM al Mioceno Tardío, ésta marcada tendencia al enfriamiento se reflejaría en importantes cambios en la vegetación a nivel global (Pound y col. 2011).

Para Chile central, el evento de calentamiento del Mioceno medio se tradujo en un aumento de las temperaturas de entre 6 y 9 °C (Hinojosa, 2005), acoplado con aumento de las precipitaciones, aunque con montos menores a los estimados en períodos previos (Paleógeno), asociado al levantamiento de la cordillera de los Andes y su correspondiente efecto de sombra de lluvias (Hinojosa, 2005; Hinojosa y col. 2006; Hinojosa y col. 2015).

Durante el Mioceno Inferior (23 – 15.9 Ma) en el sur de Sudamérica el registro paleobotánico muestra el desarrollo de una Paleoflora Mixta en Chile Central. Esta Paleoflora se caracteriza por la presencia equivalente de Elementos biogeográficos Austral-Antártico, Neotropical y Pantropical bajo condiciones de temperatura media anual de ~16° C y precipitaciones anuales de ~87 cm (Hinojosa, 2005). Desde el Mioceno

inferior al Mioceno Medio, el marcado aumento de las temperaturas relacionado con el OCMM (15 Ma), fue acompañado por el reemplazo de la Paleoflora Mixta por una Paleoflora Subtropical Neógena, la que se caracteriza por un predominio de los Elementos Neotropical, Austral-Asiático y Pantropical, un aumento del elemento actualmente Endémico y la disminución del elemento Austral-Antártico (Hinojosa 2005).

Las floras fósiles que se han descrito y asignadas a la Paleoflora Subtropical Neógena muestran elementos que actualmente forman parte importante de los Bosques Esclerófilos de Chile Central, como *Bleichmedia*, *Cryptocaria*, *Persea* y *Peumus* en la flora fósil de Los Litres (Hinojosa, 1996); y con el Bosque Valdiviano moderno con la presencia de los géneros *Amomyrtus*, *Boquila*, *Caldcluvia* y *Ovidia* en Boca Pupuya (Troncoso, 1991). La Paleoflora Subtropical Neógena además exhibe estrechas relaciones con las actuales Provincias Fitogeográficas Atlántica, Amazonica, Paranense y de los Yungas, ecosistemas disyuntos a la flora de bosque de Chile, separados en la actualidad por extensas regiones áridas y semiáridas que siguen a la Diagonal Árida de Sudamérica (Troncoso, 1991; Arroyo y col. 1996; Villagrán & Hinojosa, 1997). Climáticamente, esta paleoflora se habría desarrollado bajo condiciones cálidas, con un rango de temperaturas entre aproximadamente 21 - 25.6 °C y precipitaciones máximas de 128 cm aproximadamente (Hinojosa, 2005).

Desde el Mioceno Medio a Mioceno Superior culmina la separación de Antártida y Sudamérica con la formación del Estrecho de Drake, producen en consecuencia la glaciación del Oeste de la Antártida (Hinojosa & Villagrán 1997). Se ha registrado una disminución de las temperaturas globales y un aumento en las condiciones de hiper aridez

del desierto de Atacama (Zachos y col. 2001; Le Roux, 2012), en parte consecuencia de la surgencia de aguas frías debido del establecimiento de la corriente de Humboldt y el alzamiento Andino (Hinojosa & Villagrán, 1997). Durante este período se producen marcados pulsos de levantamiento de la Cordillera de los Andes, cuyo efecto de sombra de lluvias ya habría estado influyendo en las condiciones de aridez del centro sur de Chile, en los 14-12 Ma (Le Roux, 2012). Lo anterior se ve apoyado por estimaciones de paleoelevación, donde la Cordillera de los Andes ya habría alcanzado alturas cercanas a la mitad de las actuales (Gregory-Wodzicky, 2000).

La Formación Navidad (Chile Central) representa uno de los sitios más completos para entender la historia de la vegetación y cambios climáticos asociados durante el Mioceno de Chile Central y sur de Sudamérica. Temporalmente, la Formación cubre todo el Mioceno (Gutiérrez y col. 2013) conteniendo un excepcional registro fósil. A la fecha, dos floras fósiles han sido descritas en función de su composición, afinidad florística y paleoclima (Troncoso 1991; Troncoso y Romero 1998, Hinojosa 2005; Gutiérrez y col. 2013) abarcando una extensión temporal desde 23 Ma (flora de Goterones-Matanzas) a 15 Ma (flora de Boca Pupuya). Una nueva localidad fósilífera fechada en 12 Ma (Cerro Los Pololos) abre la oportunidad de responder preguntas asociadas a la respuesta de la vegetación Neógena de Chile central a los cambios climáticos ocurridos durante el Mioceno.

1.1 Hipótesis

Dada la estrecha relación entre diversidad y clima, y bajo un escenario de aumento en las temperaturas globales durante el Mioceno, se espera que, comparada con la flora Mixta de Matanzas-Goterones (23 Ma), la flora fósil de Cerro Los Pololos (12 Ma):

1. Presente mayor diversidad que la flora fósil de Goterones Matanzas
2. Su composición corresponda a la de una Paleoflora Subtropical Neógena.
3. Su morfología foliar debiese evidenciar condiciones de mayores temperaturas y precipitaciones

1.2 Objetivo General

Determinar la afinidad florística, diversidad y paleoclima de la tafoflora de Cerro Los Pololos y enmarcar estos resultados dentro de los cambios geológicos y climáticos que ocurrieron durante el Mioceno en Sudamérica.

1.3 Objetivos específicos

- 1) Estimar la diversidad de la flora fósil de Cerro Los Pololos, entendida como número de morfotipos y su comparación con la diversidad de la flora fósil de Matanzas.
- 2) Determinar la afinidad florística de las morfoespecies de Cerro Los Pololos, en base a comparaciones con floras actuales y floras fósiles del Mioceno en el sur de Sudamérica.

3) Estimar el Paleoclima en que se desarrolló la flora fósil mediante métodos uni y multivariados y su comparación con el paleoclima de la flora fósil de Matanzas.

1.4 Área de estudio

La Formación Navidad se ubica en la comuna de Navidad, Provincia de Cardenal Caro, Región del Libertador Bernardo O'Higgins, entre los $33^{\circ}53'S$ y $34^{\circ}07'S$ y los $71^{\circ}49'W$ y $72^{\circ}52'W$. Esta limitada al Norte por la Región de Valparaíso y la Región Metropolitana, al Sur y al Este por la comuna de Litueche y por el Oeste el Océano Pacífico (Figura 1).

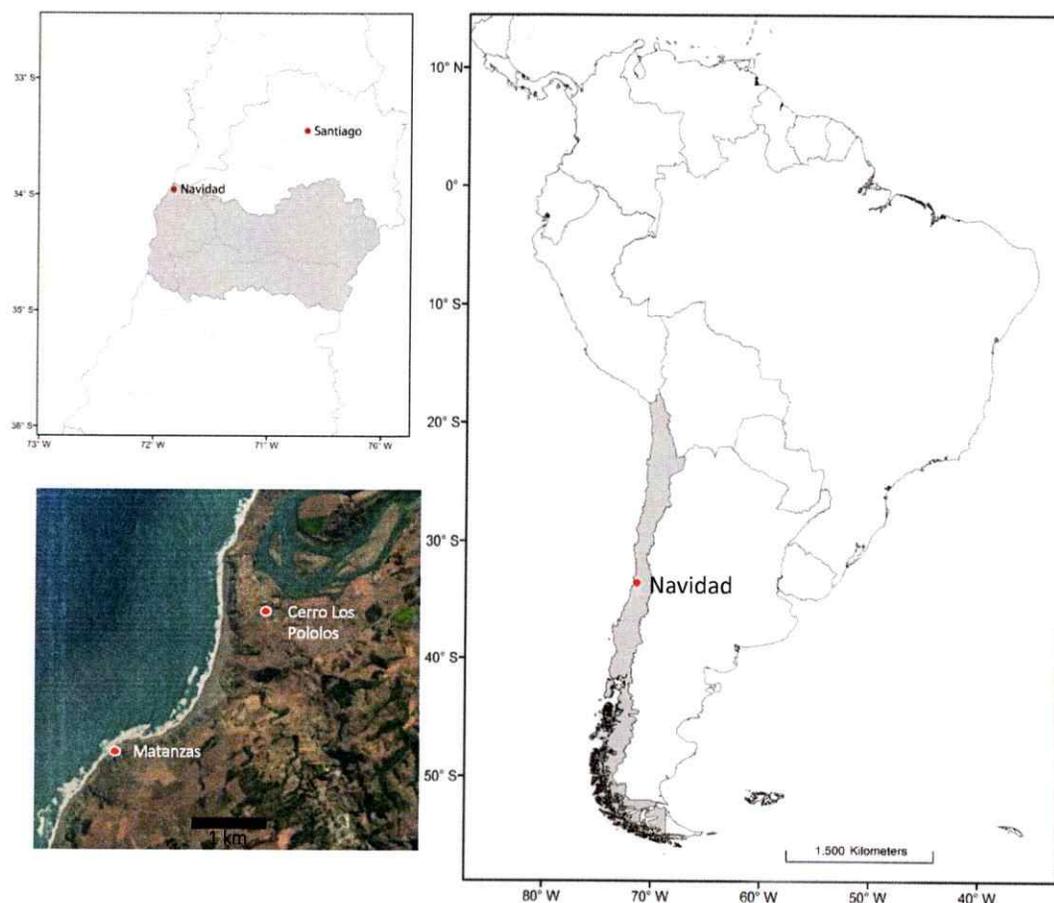


Figura 1. Diagrama de la ubicación de la Formación Navidad y la localidad de Cerro Los Pololos.

1.4.1 Clima

El clima en esta región en general es un clima mediterráneo de influencia oceánica. Según la clasificación climática de Koeppen el clima se clasificaría como Csa: Templado y lluvioso con veranos secos y calurosos. La temperatura media anual del área de Navidad es de 12,4 °C con una precipitación media anual de 47,1 cm (Estación Meteorológica Santo Domingo, Luebert & Pliscoff, 2006).

1.4.2 Vegetación

En el sector Nor-Oeste de la sexta región se desarrolla el piso vegetacional: Bosque Esclerófilo Mediterráneo costero de *Lithraea caustica* y *Cryptocarya alba* (Luebert & Pliscoff, 2006). Esta unidad de bosque está dominado por *Lithraea caustica*, con asociaciones de *Cryptocarya alba*, *Peumus boldus* y *Schinus latifolius*. En la zona existe una importante presencia de arbustos esclerófilos y espinosos como *Colliguaja odorífera*, *Escallonia pulverulenta*, *Eupatorium glechonophyllum*, *Lobelia excelsa* y *Retanilla trinervia* (Luebert & Pliscoff, 2006).

Debido a intervenciones antrópicas como la agricultura tradicional de secano, es que se han producido importantes transformaciones estructurales del bosque y pérdida de cobertura, lo que facilitaría la inmigración de especies arbustivas y herbáceas más xerófitas (Armesto & Pickett, 1985).

2. Marco geológico

De manera general la Formación Navidad comprende dos miembros litoestratigráficos principales: un miembro inferior y un miembro superior (Encinas, 2006, Gutiérrez, 2008) (Figura 2). El miembro inferior consta de 110 metros de grosor estratigráfico que consiste principalmente en capas gruesas de areniscas de grano medio de color verde, intercaladas en capas gruesas de areniscas conglomerádicas. El miembro superior consta de 115 metros de espesor y consta de una composición de intercalaciones de capas medias a gruesas de grano fino de color ocre claro, intercaladas con capas gruesas de limolita y arcillas de color blanco y aspecto tobáceo (Gutiérrez, 2008).

La columna estratigráfica (Figura 2) muestra una sucesión litológica de estratos marinos someros (limolitas, areniscas, conglomerados) depositados en una pequeña cuenca marginal (Cecioni, 1980). Se caracteriza por contener un conjunto fósil diverso que incluye: fósiles de plantas, moluscos, polen, foraminíferos planctónicos y bentónicos, nanofósiles, ostrácodos, otolitos, dientes de tiburones y corales (Cecioni, 1980; Ibaraki, 1992; Martínez-Pardo, 1990; Méon y col. 1994; Tavera, 1979). Gutiérrez y col. (2013), proponen un paleoambiente de deposición litoral de aguas someras para la Formación Navidad, en contraste a lo propuesto por Encinas y col. (2008), quienes proponen un ambiente de deposición marino profundo.

La tafoflora de Cerro los Pololos corresponde al miembro superior de la Formación Navidad. Se ubica en una matriz de areniscas de grano fino a medio con clastos de pómez y maderas quemadas. Las areniscas presentan un color café claro con presencia de lentes centimétricos de limolitagris (Gutiérrez, 2008).

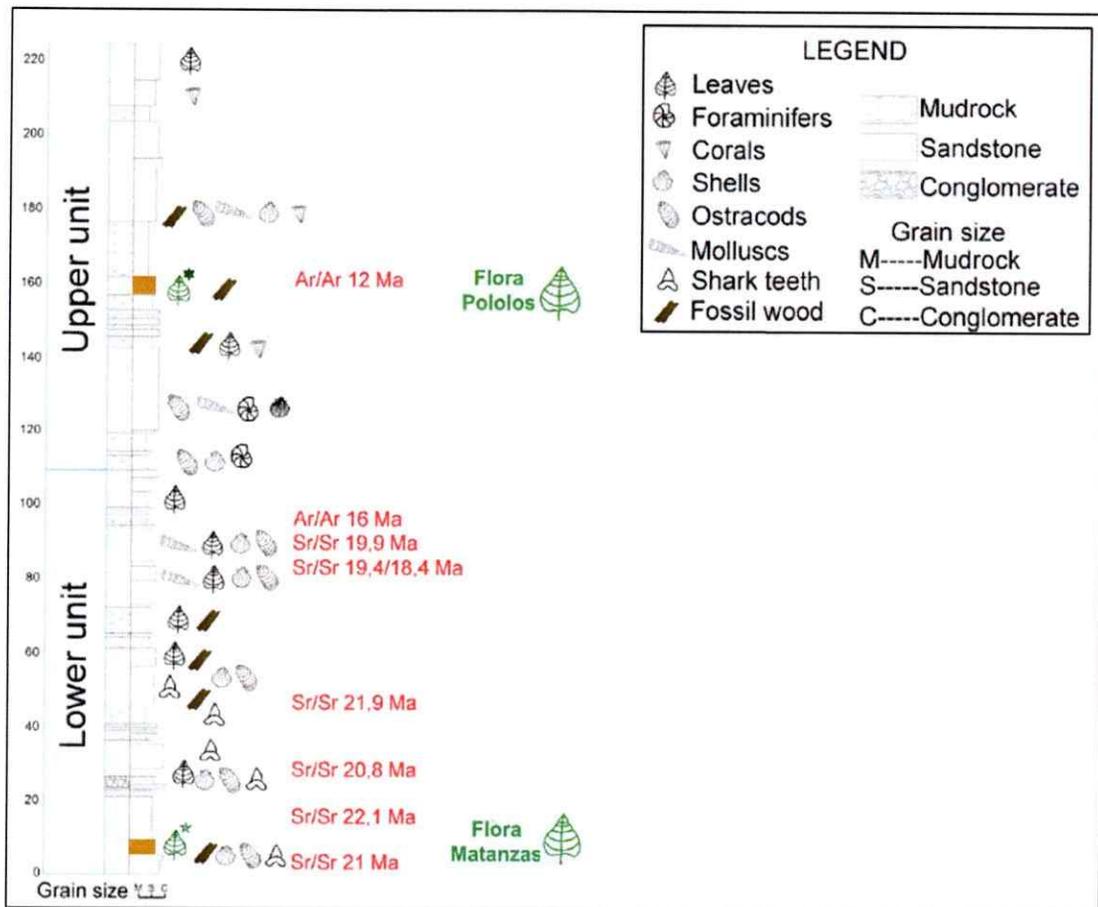


Figura 2. Perfil estratigráfico de la Formación Navidad. Se destacan en color los estratos del perfil donde se encuentran los macrofósiles vegetales de las floras fósiles incluidas en este estudio. Esquema modificado de Gutiérrez y col. 2013.

2.1 Edad

Las edades asignadas han variado desde una edad Oligoceno Tardío – Mioceno Temprano, basada en macrofósiles de invertebrados (Tavera, 1979), Mioceno Tardío, basada en fósiles de ostrácodos (Osorio, 1978), edad Mioceno Medio – Plioceno Temprano, basada en foraminíferos (Encinas y col. 2006; Finger y col. 2007; Encinas y

col. 2008). Gutiérrez y col. (2013) proponen una edad Mioceno Temprano a Medio, basado en dataciones radiométricas y de isótopos de Estroncio (Sr).

Dataciones Ar^{40}/Ar^{39} en clastos de pómez del miembro superior han mostrado una edad radiométrica aproximada de 12.87 (± 0.5) millones de años (Mioceno Medio, Serravaliense) para la flora fósil de Cerro Los Pololos (Gutiérrez, 2008; Gutiérrez y col. 2013).

3. Metodología

La colecta del material fósil en terreno se realizó en cuatro campañas realizadas entre los años 2008 - 2013. Las hojas fósiles y fragmentos de hojas fueron extraídos de la columna utilizando martillos geológicos priorizando volúmenes de 0,5 m² a 1 m², con el objetivo de tener una mayor posibilidad de obtener hojas fósiles completas. Se consideró principalmente el grado de fragmentación y el estado de preservación del material para su colecta. En el laboratorio, cada muestra se limpió con un cincel de aire a presión para remover los sedimentos de la superficie de las hojas. Las muestras se etiquetaron con un código que consta del número de muestra (i.e CP-LFH-001). A cada impronta se le tomó una fotografía utilizando una cámara NIKON modelo Coolpix 5200 de 16 megapíxeles. Se utilizó una reglilla métrica para calibrar cada imagen y realizar las mediciones posteriores las cuales después serán procesadas con el programa Adobe Photoshop Elements 7.0. El área foliar fue medida con el programa AxioVision Microscopy Software 4.8 utilizando las fotografías de cada hoja.

3.1 Descripciones sistemáticas

La descripción morfológica de las morfoespecies se realizó utilizando la metodología de clasificación de la arquitectura foliar del Manual de Arquitectura Foliar (Leaf Architecture Working Group; Ash y col. 1999), el cual incluye nomenclatura propuesta por Hickey (1973; 1974; 1977) y Dilcher (1974). Dentro de cada morfoespecie

se eligió la hoja fósil mejor preservada (Holomorfortipo), la cual fue dibujada a partir de una fotografía, utilizando un Tablet Multi Media Tablet G-Pen M712X. Al final de cada descripción se resaltan y discuten los detalles diagnósticos que ayudan en la caracterización de cada morfoespecie, los cuales se compilan en una planilla que reúne las características de cada uno. Estas planillas se organizaron utilizando el programa Filemaker Pro v8.5 (Figura).

GENERAL INFORMATION		Manuscript Name	Sapotaceae 1	Manuscript #	CP-19
Major Plant Group	DIC	Order Type	Leaf	Manuscript	JUAN PABLO
Plant Family	Sapotaceae	CIC		Type Loc. #	LFH-38
Type spec. #		MQI		Revised date	04-01
<p>Diagnosis: features of holomorfortype: Hojas de forma oblongo-obovada, la base y el apice no son visibles; el margen es entero. La venación de primer orden es pinnada. La venación de segundo orden es brochodromosa débil, ya que las venas se bifurcan muy cerca del margen, sin embargo forman unos pequeños arcos. El espaciamiento es regular a lo largo de la lamina. El ángulo decrece ligeramente hacia la base. Las venas de tercer orden aparecen como una mezcla de opuestas y alternas percurrentes, al igual que las venas de cuarto orden.</p>					
L	Leaf Attachment			Lamina Symmetry	symmetrical
	Leaf Orientation	simple		Base Angle	
E	Petiole Features			Base Shape	
	Lamina Size	microphyll		Petiole Attachment	marginal
A	Lamina Size W/L	microphyll 2		Apex Shape	
	Lamina Shape	obovate		Marginal Type	entire
1°	1° Ven. Category	pinnate		Location	unlobed
	2° Ven. Category	weak brochodromous		2° Ven. Spacing	uniform
2°	Apex Angle	acute		2° Ven. Angle	smoothly increasing towards base
	# of 2° Ven.	3		3rd-2° Ven.	absent
3°	3° Ven. Category	opposite percurrent		3° Ven. Angle Variability	decreasing proximally
	3° Ven. Course	arcuate		4° Ven. Category	opposite percurrent
4°	3° Angle to 1°	obtuse		4° Ven. Category	opposite percurrent
	4° Ven. Category			4° Ven. Angle	
5°	Apex Angle	acute		5° Ven. Category	
	5° Ven. Category			5° Ven. Angle	
Y	Apex Angle	acute		Y-axis	
	F.E.V.s			Number of Y-axis	
H	Holotype			Material	rolled
	Number of H			Material	rolled
U	Ultimate			Material	rolled
	Leaf Ratio			Material	rolled
PHOTO					
					
T E E T H					
Teeth					
Spacing					
Cuticular					
Shape					
Size					
Apex					
Tooth Variation					
L					
Leaf Texture					
Smooth					
Furrows					
G					
G					
U					
L					

Figura 3. Ejemplo de la planilla para el morfortipo LFH-19, C° Los Pololos, Formación Navidad.

3.2 Análisis de la composición taxonómica

La afinidad taxonómica de cada morfoespecie se estableció principalmente a partir de comparaciones con colecciones de floras fósiles descritas previamente para el Mioceno en Chile Central. Se ha considerado para la comparación el material paleobotánico de las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural de las floras de Goterones- Matanzas, Boca Pupuya y Cerro Centinela, Formación Navidad, Chile central (Troncoso 1991, Troncoso & Encinas 2006). La flora de Boca Pupuya (Troncoso 1991) tendría relaciones florísticas con las actuales provincias fitogeográficas de las Yungas, Paranense, Amazónica y Atlántica, por lo cual se realizó una revisión de las principales especies presentes en estas zonas (Cabrera 1971; Cabrera & Willink 1980; Killeen, 1993). La comparación morfológica de las morfoespecies con especies actuales se realizó con la ayuda de herbarios digitales.

Las morfoespecies reconocidas preliminarmente como helechos o equisetales (*sensu lato*), fueron comparadas con especies afines actualmente presentes en Chile en base al trabajo de Rodríguez y col. (2009)

La afinidad de los morfotipos fue establecida hasta el nivel taxonómico de género o familia. A cada género seleccionado se le asignó el elemento fitogeográfico al que pertenece, el cual fue establecido a partir su distribución geográfica: Elemento Endémico, Elemento Neotropical, Elemento Austral-Asiático, Elemento Austral-Antártico, Elemento Pantropical y Elemento amplio (Villagrán & Hinojosa, 1997 e Hinojosa, 2005).

3.3 Estimación y comparación de la diversidad

La comparación de la diversidad de morfoespecies en ambas tafofloras se realizara a través de curvas de rarefacción, las cuales permiten estimar la diversidad taxonómica total de una comunidad a través de la estimación de un tamaño muestral al cual se alcanzaría la diversidad máxima de esta comunidad (Gotteli & Colwell, 2001; 2011; Olszewski, 2004). Esto además permitiría la comparación la riqueza de floras fósiles, en base a diferentes esfuerzos de muestreo. Se realizaron curvas de rarefacción para el total de morfotipos en ambas tafofloras y otras sólo para los morfotipos de dicotiledóneas. El cálculo y gráfico de las curvas de rarefacción se realizaron utilizando el programa PAST ver 2.17c (Paleontological statistics software package for education and data analysis).

3.4 Análisis paleoclimáticos

3.4.1 Métodos univariados: Análisis del Margen foliar y análisis del área foliar

La temperatura media anual (TMA) fue estimada a través del Análisis de Margen Foliar, el cual utiliza regresiones lineales entre el porcentaje de especies con borde entero en sitios modernos y las temperaturas medias anuales de esos sitios (Bailey & Sinnott 1915, 1916; Wolfe & Hopkins, 1967; Wolfe, 1971), el cual ha sido ampliamente utilizado para estimar paleotemperaturas (Greenwood y col. 2004; Gregory-Wodzicki 2000; Hinojosa y col. 2011; Jaques y col. 2011; Jacobs & Deino 1996; Kennedy y col. 2014;

Kowalski, 2002, Peppe y col. 2011, Steart y col. 2010, Traiser y col. 2005; Wiemann y col. 1998; Wolfe, 1979; 1993):

En este estudio se utilizaron dos sets de datos para el análisis de margen foliar: (1) Dataset de Sudamérica (Hinojosa y col. 2011), que incluye 44 sitios de Sudamérica (Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Perú, Venezuela y Chile), entre los 2° - 44°S. (2) Dataset global, el cual incluye 92 sitios con una distribución geográfica y climática más amplia, los cuales proceden principalmente de Norteamérica, Sudamérica, Asia y Oceanía (Peppe y col. 2011) (Tabla 1).

DATASET	ECUACIÓN	R ²	SE
Sudamérica	MAT=26,03*pE+1,31	0,82	2,8
Global	MAT=20,40*pE+4,60	0,58	4,8

Tabla 1. Relación entre la temperatura media anual y el porcentaje de morfoespecies con borde entero para el modelo de Sudamerica (Hinojosa y col. 2011) y para el modelo global (Peppe y col. 2011). Se informa la ecuación utilizada, coeficiente de determinación y error estándar.

El análisis del área foliar (LAA) estima la precipitación media anual a través de la relación lineal de esta con el Ln del área foliar promedio de un set de datos global (Wilf y col. 1998), el cual se basa en la gran influencia de la humedad del ambiente en el tamaño de las hojas (Raunkiaer, 1934).

En este estudio se utilizó la regresión lineal entre 161 sitios actuales provenientes de la base de datos CLAMP3b SA y sus respectivas precipitaciones medias anuales. La ecuación utilizada en este estudio es la publicada por Hinojosa (2005): $\text{Ln (PMA)} = 1,63 + 0,49 * \text{MLnA}$ ($R^2 = 0,6$).

3.4.2 Método multivariado: Climate Leaf Analysis Multivariate Program (CLAMP)

CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) (Wolfe, 1990; 1993; 1995; Kovach & Spicer, 1995; Wolfe & Spicer, 1999; Spicer, 2000; 2007; 2008; Spicer y col. 2004) es un método de para estimación de variables paleoclimáticas a través de la fisionomía foliar de hojas de dicotiledoneas. Este análisis se basa en la relación cuantitativa entre estos caracteres fisionómico-foliare de dicotiledóneas leñosas y distintas variables climáticas en un conjunto de localidades distribuidos a nivel global. Utiliza 31 caracteres foliares (i.e disección de la lámina, tipo de margen, tamaño foliar, forma de la base, forma de ápice y forma foliar) para estimar 11 variables climáticas, de temperatura y precipitación. Ambas matrices de datos (ambientales y morfológicos) se relacionan entre sí a través de un análisis de correspondencia canónica (CCA, Ter Braak, 1986).

Se utilizó la base datos CLAMP3b SA (Hinojosa, 2005) que corresponde a 144 sitios actuales predominantemente de las regiones templadas del hemisferio norte (base de datos Physg/Met3brcAZ) más 17 sitios correspondientes a Bolivia (12) y Chile (5). A esta base datos fueron agregados 2 sitios correspondientes a Argentina incluidos dentro de la nueva base de datos Physg/MetSH90 (Kennedy y col. 2014), lo que hace un total de 163 sitios actuales para este dataset.

Las variables climáticas tomadas en cuenta en este análisis fueron 9 en total (temperatura media anual (MAT), temperatura media del mes más seco (WMMT), temperatura media del mes más seco (CMMT), duración de la estación de crecimiento

(LGS), precipitación en la estación de crecimiento (GSP), precipitación en la estación crecimiento media mensual (MMGSP), precipitación durante la estación lluviosa (MPW) y precipitación durante la estación seca (MPD). Estas variables fueron extraídas para cada uno de los 163 sitios actuales de capas climáticas WorldClim con resolución de ~ 1 kilómetro (30 arc-segundos). Las capas climáticas contienen los promedios mensuales de temperatura y precipitación entre el año 1950 y el año 2000. La extracción de datos se realizó con el programa Diva – Gis v7.5.0.

4. Resultados

4.1 Diversidad y composición taxonómica

Un total de 432 improntas foliares fueron clasificadas en 45 morfoespecies, de las cuales 27 pudieron ser asignadas con afinidad a taxos modernos, las cuales se agrupan en 3 divisiones, 13 ordenes, 16 familias y 23 géneros (Tabla 2). Las 18 morfoespecies restantes que no pudieron ser asignadas con una afinidad actual más allá de la categoría División, son informadas como *insertae sedis*.

DIVISIÓN	ORDEN	FAMILIA	GÉNERO
Magnoliophyta	Sapindales	Anacardiaceae	<i>Lithraea</i> Miers ex Hook. & Arn.
	Ranunculales	Berberidaceae	<i>Berberis</i> L.
	Oxalidales	Cunoniaceae	<i>Cunonia</i> L.
	Ericales	Ericaceae	<i>Gaultheria</i> Kalm. ex L.
		Sapotaceae	<i>Pouteria?</i> Aubl.
			<i>Manilkara</i> Adans.
	Lamiales	Gesneriaceae	<i>Mitraria</i> Cav.
	Laurales	Lauraceae	<i>Ocotea</i> Aubl.
			<i>Aniba</i> Aubl.
			<i>Phoebe?</i> Nees. / <i>Persea?</i> Mill.
<i>Peumus</i> Molina.			
Myrtales	Monimiaceae	<i>Peumus</i> Molina.	
	Myrtaceae	<i>Eugenia</i> P. Micheli ex L.	
		<i>Luma</i> A. Gray.	
		<i>Myrcia</i> D.C.	
		<i>Myrceugenia</i> O. Berg.	
	<i>Aspidosperma?</i> Mart. & Zucc.		
	Fagales	Nothofagaceae	<i>Nothofagus</i> Blume.
Pinophyta	Pinales	Araucariaceae	<i>Araucaria</i> Juss.
		Podocarpaceae	<i>Podocarpus</i> L'Hér. ex Pers
Monilophyta	Equisetales	Equistaceae	<i>Equisetum</i> L.
	Athyriales	Blechnaceae	<i>Blechnum</i> L.
	Polypodiales	Woodsiaceae	<i>Cystopteris</i> Bernh.
	Gleicheniales	Gleicheniaceae	<i>Gleichenia</i> J. E. Smith.

Tabla 2: Composición florística de la flora fósil de C° Los Pololos

De la División Magnoliophyta se identificaron 37 morfoespecies con afinidad florística a las familias: Anacardiaceae, Berberidaceae, Cunoniaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Lauraceae, Monimiaceae, Myrtaceae, Nothofagaceae y Sapotaceae, mientras que 16 morfoespecies no pudieron ser identificadas al nivel de familia. Dentro de esta división, las familias más abundantes fueron: Myrtaceae con 6 especies (16%), Lauraceae con 5 morfoespecies (13%), Sapotaceae con 2 especies (5%) y Berberidaceae también con 2 especies (5%) (Anexo 1a). De la división Pinophyta se identificaron 2 morfoespecies con posible afinidad florística de las familias Araucariaceae y Podocarpaceae (Anexo 1b). En la División Monilophyta se identificaron 6 morfoespecies con posibles afinidades a las familias: Blechnaceae, Equisetaceae, Gleicheniaceae y Woodsiaceae (Anexo 1c).

4.2 Sistemática paleobotánica

A continuación se detallan las descripciones morfológicas en base a la metodología de Hickey (1974) y del Manual de Arquitectura Foliar (Leaf Architecture Working Group; Ellis y col. 1999). Se discuten y resaltan las características diagnósticas de las morfoespecies, que permiten su comparación con elementos actuales y su diferenciación de otras morfoespecies similares. Se proponen afinidades taxonómicas de cada morfoespecie en base a similitudes en patrones morfológicos con especies actuales en las categorías de familia y solo cuando fue posible en la categoría de género.

Clase MAGNOLIOPHYTA Cronq., Takht. & W. Zimm.

Orden SAPINDALES Benth. & Hook.

Familia ANACARDIACEAE Lindl.

Género LITHREA Miers ex Hook. & Arn.

Morfotipo: LFH01

Holomorfotipo: CP-LFH-303

Material estudiado: CP-LFH-73, 90, 151, 157, 171, 220, 224, 303, 315, 469, 471, 488.

Descripción:

Hojas simétricas y micrófilas I. La forma de las hojas es elíptico-oblonga. Presentan margen entero. El ápice está ausente y la base presenta formas principalmente convexas. La venación de primer orden es pinada, con una vena media de recorrido ligeramente curvado a recto. El margen esta moderadamente preservado, aunque parece ser entero. La venación de segundo orden parece es cladódroma, con una marcada bifurcación en forma de "y" al llegar al margen. El espaciamiento de las venas secundarias se mantiene relativamente constante. El ángulo de las venas secundarias parece aumentar ligeramente hacia la base. Presenta venas intersecundarias débiles en algunos espacios. Presenta venas terciarias alternas percurrentes. Venas de cuarto y quinto orden no se logran apreciar.

Observaciones:

Principalmente la venación cladódroma, con venas secundarias bifurcándose cercanas al margen, la forma de las hojas elíptico-oblongas y un margen aparentemente eroso, permitieron comparar este morfotipo con *Lithrea caustica* Molina ex Hook. & Arn., especie endémica de Chile, con la cual presenta importantes similitudes morfológicas.

Cabe destacar que la bifurcación de las venas secundarias en *L. caustica* varía en el punto del espacio intercostal en el que estas se bifurcan, característica compartida por las hojas fósiles. La venación cladódroma también permitiría agrupar esta morfoespecie con especies del género *Schinus* L., género también perteneciente a la familia Anacardiaceae y con una notoria venación cladódroma; sin embargo, la forma y tamaño de la hoja de esta especie difieren de las hojas fósiles estudiadas.

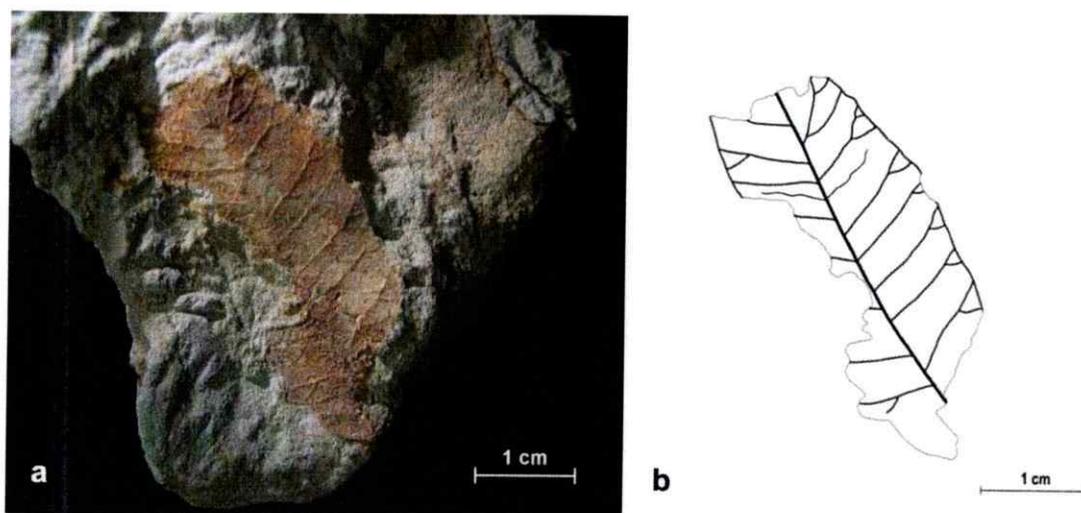


Figura 3. Detalle morfotipo LFH01.

Orden RANUNCULALES Juss. ex Bercht. & J.Presl.

Familia BERBERIDACEAE Juss.

Género BERBERIS L.

Morfotipo: LFH02

Holomorfotipo: CP-LFH-228

Material estudiado: CP-LFH-48, 60, 105, 113, 228, 312, 494, 602, 612

Descripción:

Hojas simétricas y micrófilas I. Poseen forma obovada, con ápice agudo y convexo, base aguda y cóncava. El margen es dentado. La venación de primer orden es pinnada. La venación de segundo orden es semicraspedódroma, unidas a las venas superadyacentes por arcos rectos. Posee venas intersecundarias fuertes en todos los espacios intersecundarios. El espacio intersecundario disminuye de tamaño hacia la base de la hoja. También existe una variación en el ángulo de las venas secundarias, el cual aumenta hacia la parte media de la hoja, desde la base y el ápice. Las venas de tercer, cuarto y quinto orden no se aprecian. Presenta una vena fimbrial fuerte en el borde de la hoja.

Observaciones:

Se comparó esta morfoespecie con la especie *Berberis serratodentata* Lechl., nativa de Chile, debido a fuertes similitudes con respecto a la venación semicraspedodroma, con espacios intercostales pequeños, gran número de venas secundarias y margen dentado. Sin embargo, nuestra morfoespecie presenta un tamaño promedio más pequeño. Además *B. serratodentata*, presenta dientes espinosos, lo cual no se aprecia en el material estudiado, debido probablemente a efectos de preservación. Cabe señalar que debido a la amplia distribución de *B. serratodentata* (desde la VI hasta la XI región), esta especie presenta una gran variabilidad intraespecífica, por lo que el material fósil fue comparado con las variaciones que se encuentran en el sector del extremo sur. Fósiles afines al género *Berberis* son reportado en las flora de Goterones-Matanzas (Mioceno inferior) (Troncoso, 1991), donde se asignó una órgano-especie a *B. serratodentata*, la cual presenta la misma conformación de venas secundarias y forma foliar que nuestro espécimen fósil, aunque al

parecer el tamaño sería ligeramente mayor. Además se describe una especie afín a *Berberis buxifolia* (syn. *Berberis microphylla*), la cual posee importantes diferencias en cuanto a tipo de margen y arquitectura de venas con nuestro espécimen fósil. Se ha descrito una morfoespecie afín de *Berberis* también para la flora de Boca Pupuya (Mioceno medio) (Troncoso, 1991); sin embargo, debido a mala preservación y fragmentación del material, no se pudieron establecer comparaciones.

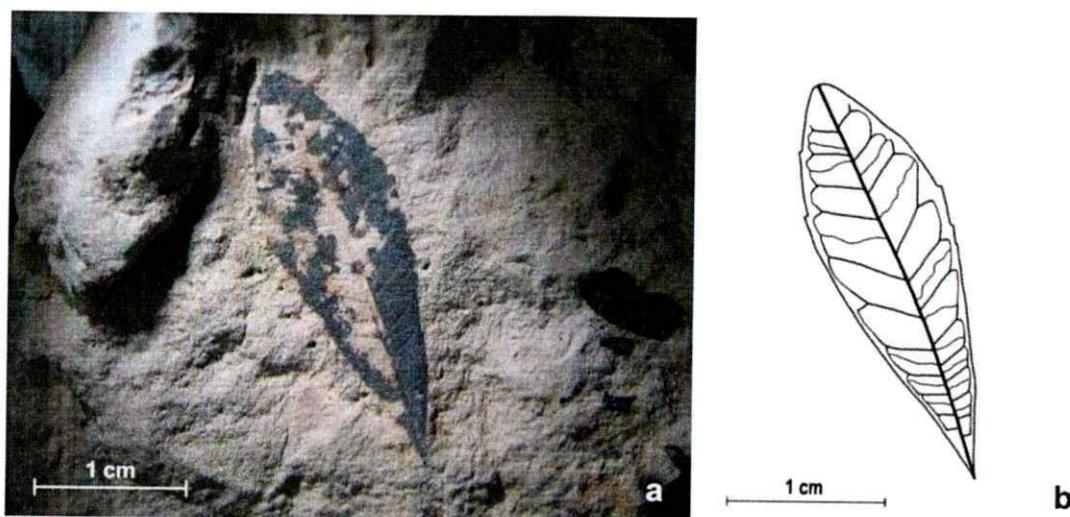


Figura 4. Detalle morfotipo LFH02.

Familia BERBERIDACEAE Juss.

Género BERBERIS L.

Morfotipo: LFH03

Holomorfotipo: CP-496

Material: CP-LFH-496

Descripción:

Hoja simétrica y tamaño micrófila I. El ápice y la base de la hoja no se aprecian debido a la preservación de material. Posee margen dentado con aproximadamente 1 diente/cm. Se aprecian aproximadamente 6 dientes completos e incompletos, de gran tamaño con ápice y base rectos, y un seno redondeado. Los dientes poseen una terminación espinosa. La venación de primer orden es pinada, con una vena media de recorrido ligeramente curvado. La venación de segundo orden es semicaspedódroma, con venas secundarias juntándose con las venas superadyacentes en un arco recto, del cual se origina una vena terciaria que llega al diente. Las venas secundarias emergen de la vena media con ángulos de aproximadamente 45°, los cuales no varían de manera significativa. Se observan venas intersecundarias fuertes que se insertan en los loops cercanos al margen. Las venas de tercer orden son una mezcla entre alternas y opuestas percurrentes. Las venas opuestas percurrentes muestran una forma convexa y ángulo obtuso. Las venas de cuarto y quinto orden son regulares poligonales. Areolación bien definida.

Observaciones:

Esta morfoespecie se ha comparado con el género *Berberis* (Berberidaceae), debido a la venación secundaria semicaspedodroma con arcos brochidodromos amplios y la presencia de dientes espinosos, claramente notables en nuestro material fósil. Se comparó nuestra morfoespecie con *Berberis darwinii* Hook, debido en particular a la forma cuadrangular de los arcos brochidodromos; sin embargo, cabe destacar que estos arcos (al igual que las venas secundarias) emergen con un ángulo mucho más agudo en nuestro morfotipo. Al parecer también compartirían la arquitectura de las venas terciarias, las cuales presentan una disposición principalmente alterna percurrente. La morfología foliar y en especial la

forma espinosa de los dientes en el material fósil recuerdan también a *Desfontainia spinosa*; sin embargo, esta especie presenta una venación secundaria craspedódroma, con venas secundarias llegando directamente a los dientes y no formando arcos broquidódromos como en nuestro espécimen. Morfoespecies afines a *Berberis* de las floras de Goterones-Matanzas y Boca Pupuya (Mioceno inferior-medio, Chile central) (Troncoso, 1991) se diferencian notablemente del fósil de nuestro estudio, principalmente en tamaño foliar y número de venas secundarias.

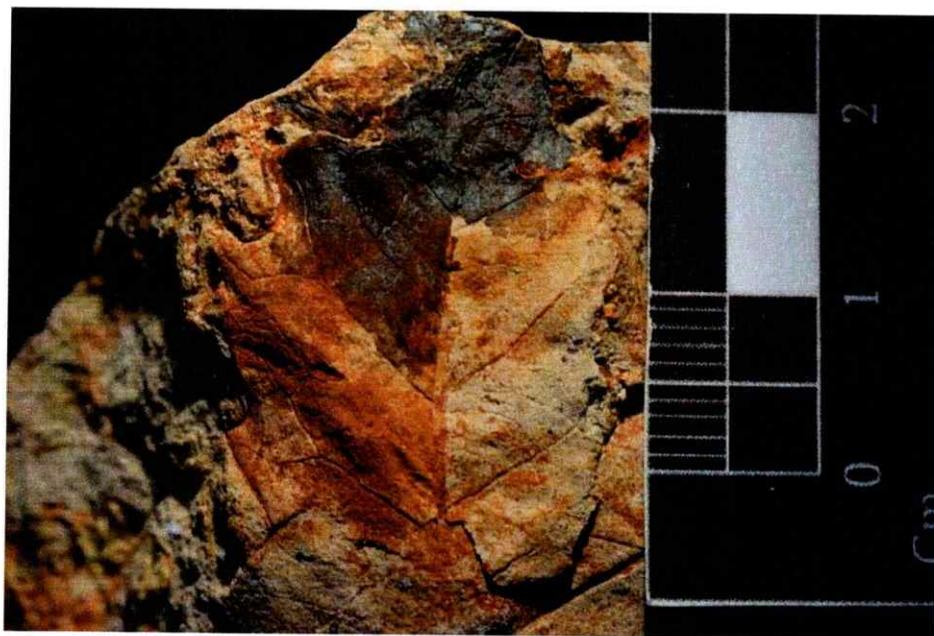


Figura 5. Detalle morfotipo LFH03.

Orden ERICALES Bercht. & J.Presl.

Familia ERICACEAE Juss.

Género GAULTHERIA Kalm. ex L.

Morfotipo: LFH04

Holomorfotipo: CP-LFH-301

Material estudiado: CP-LFH-301, 313

Descripción:

Hoja simétrica y de tamaño leptófila II. La forma es ovada con una base convexo-redondeada y ápice acuminado-mucronado. Presenta un margen dentado/aserrado. Posee aproximadamente 7 dientes/cm, los cuales son de tamaño muy pequeño y espaciamiento regular. Los dientes presentan aparentemente un ápice recto y base semi convexa. La venación de primer orden es pinada con una vena media de recorrido ligeramente sinuoso. La venación secundaria se aprecia solamente en ciertos puntos de la lámina, aunque parece ser craspedódroma.

Observaciones:

El pequeño tamaño foliar (leptófila II) de aproximadamente 1.5 cm de largo con ápice acuminado-mucronado y una forma ovada, lo cual permitió comparar esta especie con *Gaultheria mucronata* (L.f.) Hook. & Arn., especie actualmente presente en Chile. Cabe señalar, la similitud del margen aserrado y dientes pequeños con ápice recto y base convexa. Los registros de microfósiles de *Gaultheria*, provienen principalmente de la región de Austral-Asia (Bush y col, 2009); sin embargo, Troncoso (1992) describió un fósil afín a *Gaultheria phillyreifolia* y a *Pernettya mucronata* (syn. *Gaultheria mucronata*), para la taoflora de Quinamávida (Eoceno inferior). Este último fósil es

similar al de este estudio principalmente en el tamaño foliar y morfología de los dientes, aunque la forma foliar es elíptico-obovada (a diferencia de la forma ovada de nuestro fósil), y el mucrón de la hoja está ausente.

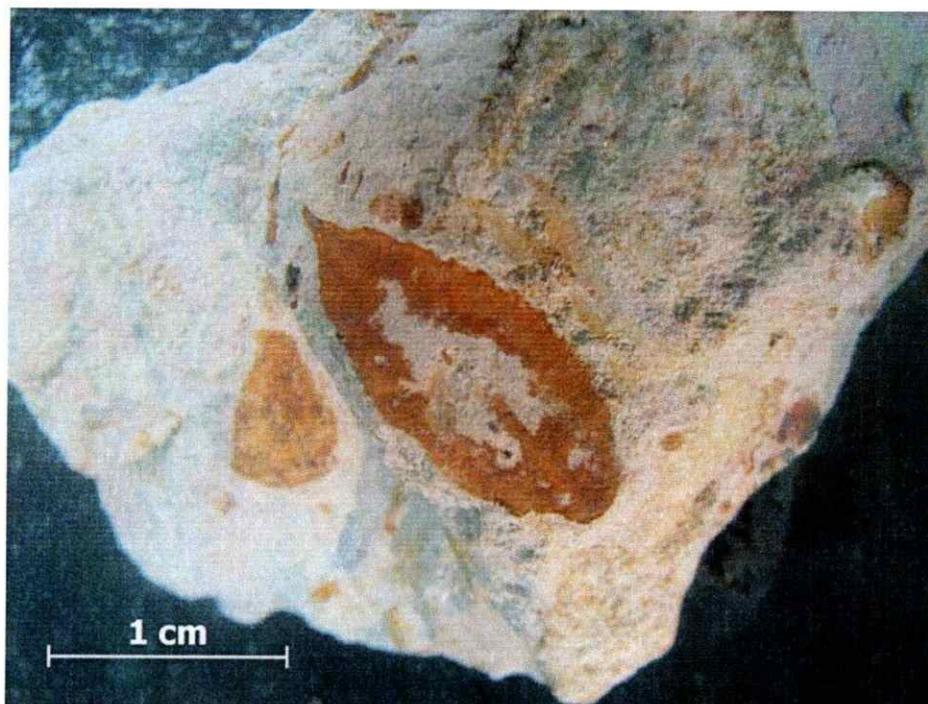


Figura 6. Detalle morfotipo LFH04

Orden LAMIALES Bromhead.

Familia GESNERIACEAE Rich. & Juss.

Género MITRARIA Cav.

Morfotipo: LFH05

Holomorfitipo: CP-LFH-37

Material estudiado: CP-LFH-37, 354

Descripción:

Hoja simétrica y leptófila II. La forma es elíptico-obovada, con una base principalmente decurrente-aguda, un ápice redondeado-obtuso y base convexa. Presenta un margen dentado-crenado. Presenta de 6-7 dientes por centímetro, regularmente espaciados. Los dientes presentan ápices recto-convexas, y base convexas. Presenta venación de primer orden pinada. La venación de segundo orden es craspedódroma, aunque se observa que algunas venas secundarias se bifurcan antes de llegar al diente. Venación de tercer, cuarto y quinto orden no se aprecia en las hojas estudiadas debido a la poca preservación de las muestras.

Observaciones:

Este morfotipo se caracteriza por el tamaño de las improntas y el margen aserrado con dientes con ápices recto-convexos, lo cual ha permitido compararlo con la especie chilena *Mitraria Coccinea*. Cav., distribuida desde la región centro-sur de Chile hasta el extremo austral (Hoffman, 2005); sin embargo, cabe señalar que esta especie posee venas secundarias craspedódromo-eucamptódromas, las cuales no se aprecian claramente en el material fósil. Un fósil afín a *Mitraria coccinea* fue descrito por Troncoso (1991) para la flora de Goterones-Matanzas (Mioceno inferior), la cual presenta un grado de preservación mucho mejor que el fósil incluido en este estudio, además de poseer una arquitectura de venas secundarias muy similar a esta especie.

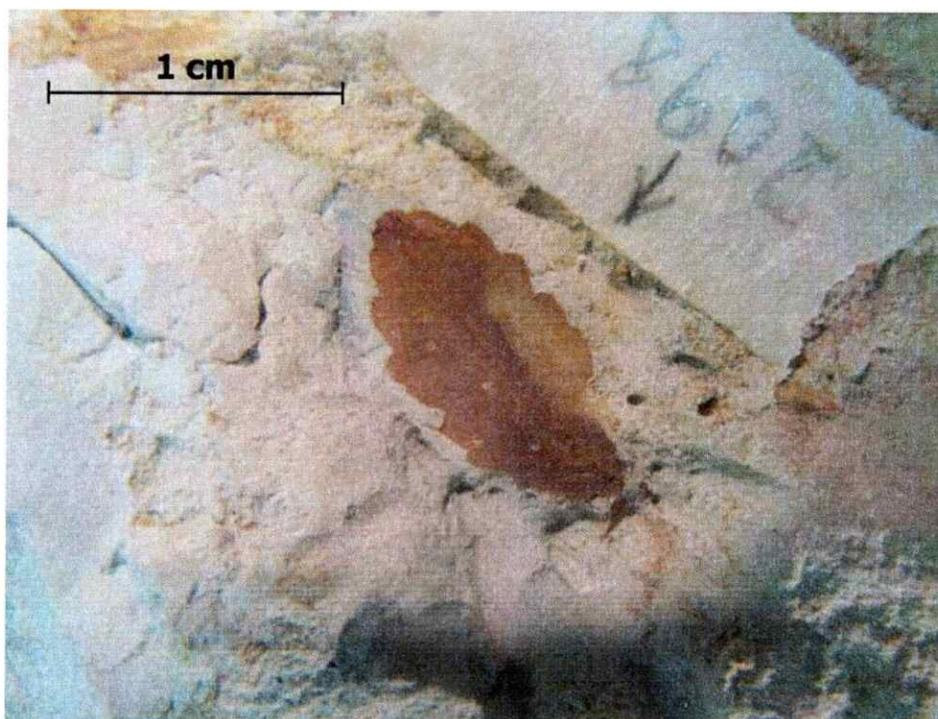


Figura 7. Detalle morfotipo LFH05.

Orden LAURALES Perleb

Familia LAURACEAE Juss.

Género OCOTEA Aubl.

Morfotipo: LFH06

Holomorfotipo: CP-LFH-247

Material estudiado: CP-LFH-162, 247, 462

Descripción:

Hoja simétrica y micrófila I. La forma es elíptica. Presenta un ápice agudo y acuminado, y una base aparentemente aguda. Presente margen entero. La venación de primer orden es pinada con una vena primaria de recorrido recto. La venación de segundo orden es broquidódroma, con venas secundarias formando arcos al acercarse al margen, en el que se observan dos tipos: el primer tipo muestra venas secundarias que salen de la vena media

y no se juntan con la vena secundaria superior, sino que vuelven a la vena primaria, y el otro tipo, en el que la vena secundaria sube abruptamente al acercarse al margen y se junta con la vena secundaria superior en dirección paralela al margen. La venación de tercer orden muestra una mezcla de venas alternas y opuestas percurrentes, rectas y obtusas con respecto a la vena media. En algunos casos se observan venas de tercer orden formando arcos entre arcos más grandes a su vez formados por las venas secundarias. Posee un par de venas agudas basales.

Observaciones:

Características como la forma de la lámina y la presencia de amplios arcos broquidódromos, el ángulo perpendicular de las venas de tercer orden y la presencia de venas basales agudas (característica de la familia Lauraceae), han permitido la comparación de esta morfoespecie con el género *Ocotea* Aubl., específicamente, comparamos el material fósil con *O. densiflora* (Meisn.) Mez., y *Ocotea subterminalis* H. van der Werff. Si bien, se observa una fuerte similitud entre nuestra morfoespecie y estas especies actuales, se debe notar que esta última se caracteriza también por la presencia de un ápice fuertemente acuminado, carácter que está presente en *O. subterminalis*, mas no así en *O. densiflora*. Fósiles para el Mioceno medio de la flora de Boca Pupuya (Troncoso, 1991) han sido asignados a la especie *Ocotea karsteniana*. Mez., aunque el material consiste en un fragmento de pequeño tamaño, se aprecia que *O. karsteniana*, difiere morfológicamente de *O. subterminalis*, principalmente en que sus arcos broquidódromos no forman una trayectoria tan amplia.

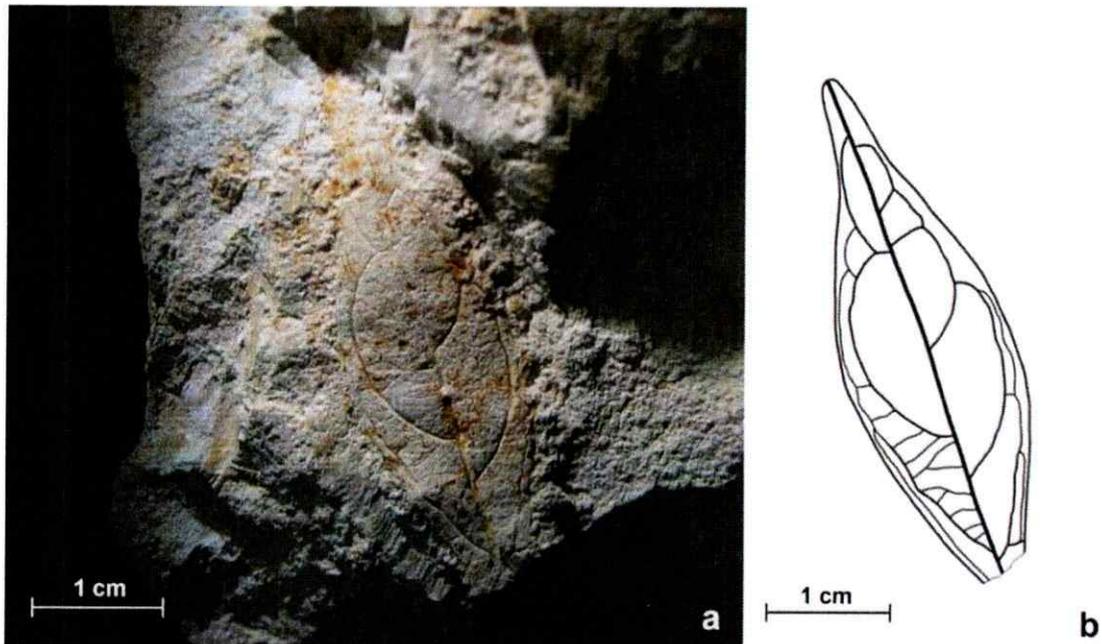


Figura 8. Detalle morfotipo LFH06

Familia LAURACEAE Juss.

Género: *insertae sedis*

Morfotipo: LFH07

Holomorfotipo: CP-LFH-334

Material estudiado: CP-LFH-234, 334, 380, 486

Descripción:

Hojas simples y tamaño micrófila I. Poseen formas elíptico-oblongas con base y ápice obtusos y redondeados. Posee margen entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es broquidódroma débil, ya que se forman arcos no claramente definidos. El espaciamiento de las venas secundarias es irregular no uniforme. En una de

las muestras el espaciamiento disminuye desde el centro hacia el ápice y al mismo tiempo hacia la base. El ángulo de las venas secundarias se mantiene constante. Se observan venas intersecundarias fuertes en algunos espacios. Las venas de tercer y cuarto orden son regulares poligonales. Presenta areolación bien definida. Las áreas más pequeñas de las hojas rodeadas por venas parecen tener cuatro lados. Las venas parecen terminar en una vena engrosada llegando al margen.

Observaciones:

La característica de este morfotipo es la venación de segundo orden broquidódroma débil y también la venaciones regulares poligonales de la venas de tercer y cuarto orden. La disposición de las venas secundarias, curvándose abruptamente al acercarse al margen recuerda a Lauraceae pero no es posible especificar que género.

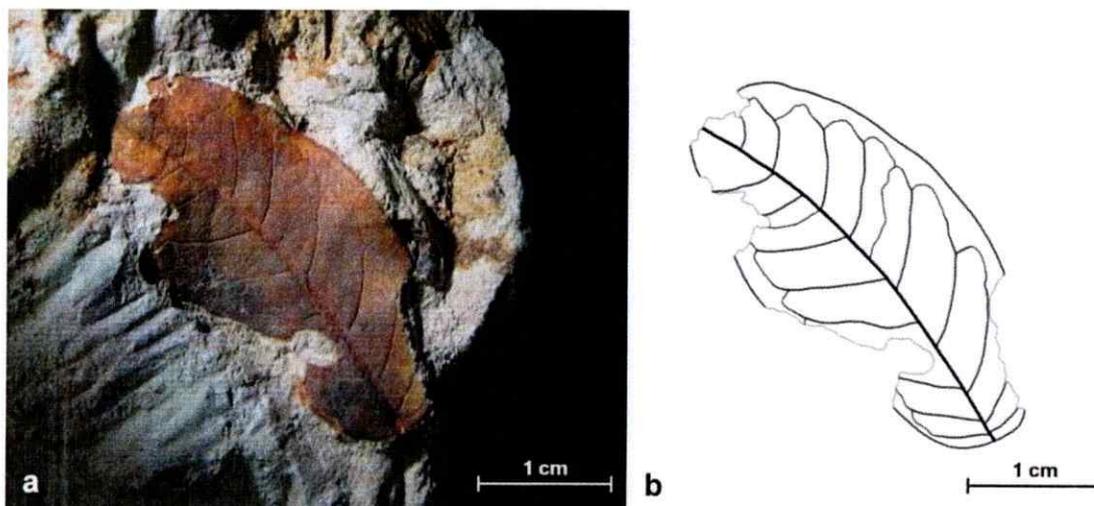


Figura 9. Detalle morfotipo LFH07.

Familia LAURACEAE Juss.

Género ANIBA Aubl.

Morfotipo: LFH08

Holomorfotipo: CP-LFH-146

Material estudiado: CP-LFH-49, 146

Descripción:

Hoja asimétrica y de tamaño micrófila III. Presenta formas elípticas con ápice convexo-redondeado y base no observada. Posee margen entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es brochidódroma festonada, con arcos cuadrangulares primarios formados entre la vena secundaria y la vena superadyacente. Posee varios arcos secundarios ligeramente cuadrangulares formados entre los arcos primarios. El espaciamiento de las venas secundarias es irregular y el ángulo de estas aumenta ligeramente hacia la base de la lámina. Posee venas intersecundarias fuertes y muy marcadas, adquiriendo en algunos casos casi el grosor de una vena secundaria. Las venas de tercer orden al igual que las de cuarto orden son alternas percurrentes. Al parecer las venas llegan al margen en forma de loops.

Observaciones:

La principal característica de este morfotipo es que las hojas son asimétricas y la venación de segundo orden brochidódroma festonada, formando arcos marcadamente cuadrangulares. Es este último carácter lo que permitió comparar esta morfoespecie con el género *Aniba* Aubl. (Lauraceae). Según se investigó, no existen antecedentes previos de microfósiles del Género *Aniba* en Sudamerica.

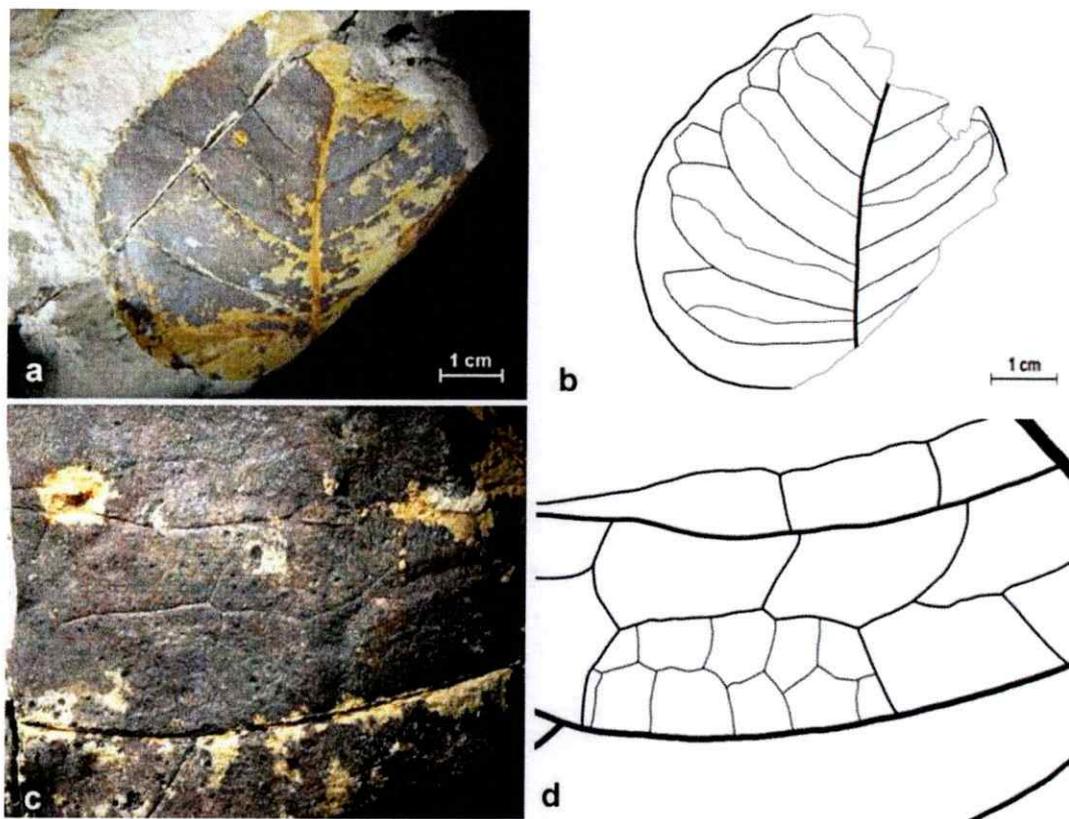


Figura 10. Detalle morfotipo LFH08.

Familia LAURACEAE Juss.

Género PERSEA? Mill.

Morfotipo: LFH09

Holomorfitipo: CP-LFH-357

Material estudiado: CP-LFH-108, 136, 316, 324, 357

Descripción:

Hoja simple y de tamaño micrófila II. Presenta forma elíptica alargada, base convexa, ápice agudo y acuminado. Presenta margen entero. La venación de primer orden es pinada

con una vena media de recorrido recto. La venación de segundo orden es brochidódroma débil con venas secundarias partiendo de la vena primaria hacia el margen sin una curvatura significativa, pero cerca del margen se observa un cambio brusco de dirección hacia el ápice. Las venas secundarias forman arcos débiles y rectos, muy cercanos al margen. El espaciamiento de las venas es ligeramente irregular y el ángulo se mantiene prácticamente constante. Se observan venas intersecundarias débiles en algunos espacios. La venación de tercer orden es una mezcla de venas opuestas y alternas, de recorrido recto a sinuoso, mostrando ángulos obtusos, que se mantienen ligeramente constantes a lo largo de la lámina.

Observaciones:

La característica principal de este morfotipo es la venación de segundo orden brochidódroma débil, con venas secundarias presentando un punto de inflexión en su recorrido hacia el margen. El morfotipo LFH19 es el que resulta más similar a esta morfoespecie; sin embargo, este último presenta espacios intersecundarios más grandes, un cambio profundo en la curvatura de las venas secundarias y la presencia de venas intersecundarias, caracteres ausentes en el morfotipo LFH19. Este morfotipo ha sido comparado especies de la familia Lauraceae, específicamente al género *Persea* Mill., debido a la venación brochidódroma débil, con arcos rectos muy cercanos al margen. Es esta última característica lo que lo hace muy similar a un espécimen fósil de *Laurophyllum* sp. 1 estudiado por Troncoso (1991) en la flora de Boca Pupuya (Mioceno medio), el cual tomando en cuenta en especial la arquitectura de las venas secundarias, fue comparado con *Persea*, *Ocotea*, *Phoebe* y *Nectandra*.

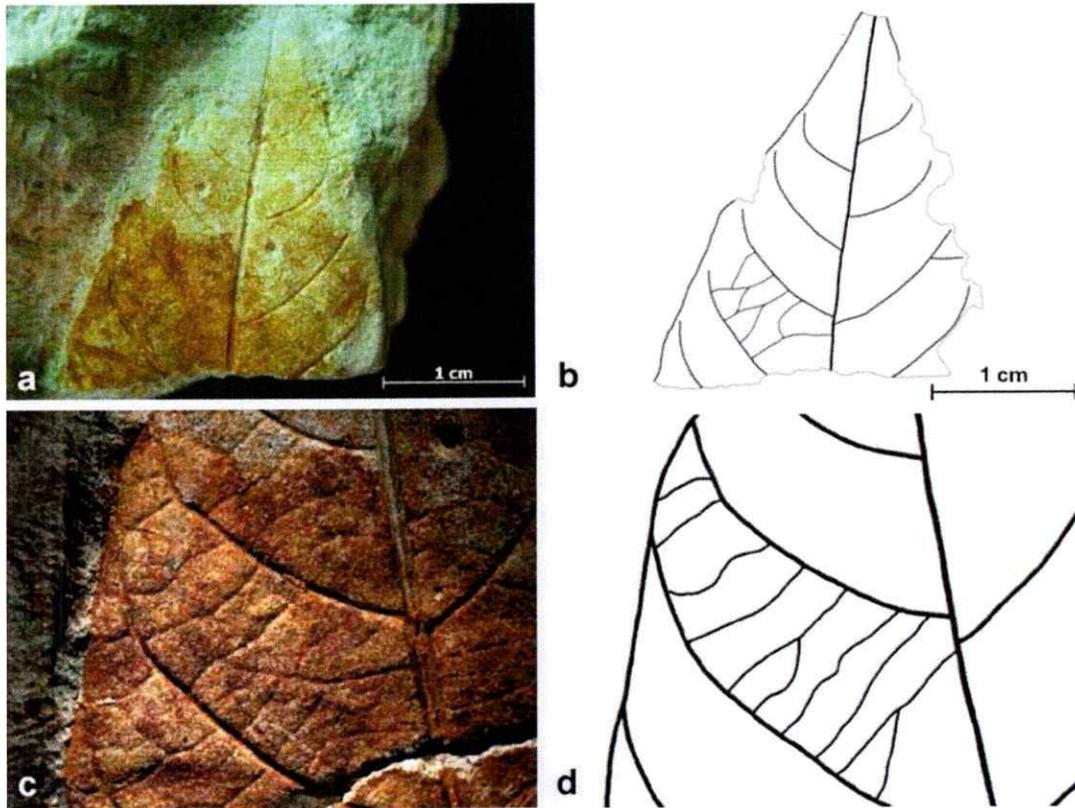


Figura 11. Detalle morfotipo LFH09.

Familia LAURACEAE Juss.

Género: *insertae sedis*

Morfotipo: LFH10

Holomorfotipo: CP-LFH-342

Material estudiado: CP-LFH-134, 342.

Descripción:

Hoja simétrica y tamaño micrófilo II a micrófilo III. Hoja de forma oblonga, con base aguda y convexa, ápice obtuso y redondeado. Se observa margen entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es brochidódroma débil a eucamptódroma, con arcos muy débiles y pequeños formándose casi en contacto con el

margen y curvatura de las venas secundarias que se torna casi paralela a la vena media. El espaciamiento de las venas secundarias es irregular, notándose un aumento del tamaño de este hacia el ápice. El ángulo de las venas secundarias aumenta ligeramente hacia la base. Las venas de tercer orden son principalmente alternas percurrentes; aunque también se observan en disposición opuestas percurrentes y en algunas partes cerca del ápice aparecen como poligonales regulares. El ángulo de las venas terciarias decrece hacia el centro de la lámina. Presenta venas intersecundarias débiles, pudiéndose encontrar más de una en algunos espacios. No se observan venas de cuarto y quinto orden.

Observaciones: La característica principal de este morfotipo es la venación de segundo orden eucamptódroma con venas secundarias, curvándose abruptamente al acercarse al margen, lo cual permitió compararlo con especies dentro de la familia Lauraceae. De la misma manera la venación secundaria característica de este morfotipo también permitió separarlos de otras morfoespecies afines a esta familia.

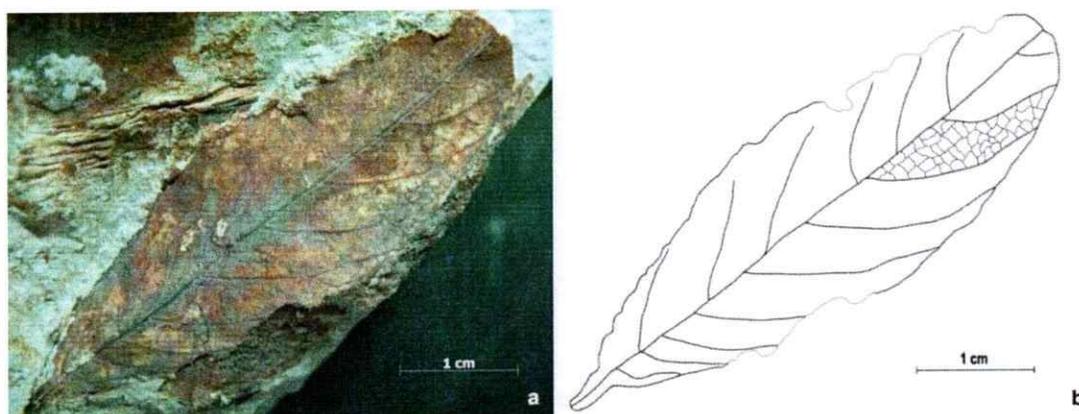


Figura 12. Detalle morfotipo LFH10.

Orden LAURALES Perleb

Familia MONIMIACEAE Juss.

Género PEUMUS Molina.

Morfotipo: LFH11

Holomorfitipo: CP-LFH-612

Material estudiado: CP-LFH-133, 179, 195, 218, 257, 291, 340, 366, 416, 469, 479, 525, 603, 608, 612, 613, 614, 616.

Descripción:

Hojas simétricas a asimétricas y tamaño micrófila I. Se observan formas de elípticas a oblongas. Presenta ápices agudos y recto-convexos. Se observan bases en su mayoría convexas, aunque en algunos casos también ligeramente cordadas. Se observa un margen entero. La venación de primer orden es pinada con una vena media marcadamente gruesa, la que en algunos casos muestra un recorrido curvado. La venación de segundo orden es brochidódroma fuerte con arcos cuadrangulares bien marcados. Las venas secundarias se caracterizan por un cambio de curvatura cuando se juntan con la vena secundaria subyacente y por un segundo cambio de curvatura al insertarse en la vena secundaria superadyacente. Se observa un primer arco cuadrangular secundario que surge justo entre los arcos primarios. Se observan además arcos secundarios más pequeños que se acercan al margen. Se observa una variación en el ángulo de salida de las venas secundarias desde la vena media entre 60 ° y 90 °. Presenta venas intersecundarias fuertes de recorrido sinuoso que se insertan en los arcos brochidódromos. Las venas de tercer orden son en su mayoría alternas percurrentes, las cuales presentan variación en el ángulo de inserción en las venas secundarias. Las venas de cuarto y quinto orden presentan un arreglo regular

poligonal reticulado. Al parecer poseería una areolación bien definida y la venación última terminaría en una vena fimbrial.

Observaciones:

La principal característica de este morfotipo es la combinación de una forma principalmente elíptica, ápice recto-convexo y una venación brochidódroma fuerte y recta con venas intersecundarias fuertes, lo cual permitió comparar esta morfoespecie con el género *Peumus*, específicamente con la especie *Peumus boldus* con la cual presenta grandes similitudes.



Figura 13. Detalle morfotipo LFH11.

Orden MYRTALES Juss. ex Bercht. & J. Presl.

Familia MYRTACEAE Juss.

Género EUGENIA P. Micheli ex L.

Morfotipo: LFH12

Holomorfotipo: CP-LFH-439

Material estudiado: CP-LFH-53, 191, 198, 307, 309, 310, 339, 361, 431, 434, 439, 475,
514, 610.

Descripción:

Hojas simétricas y de tamaño en general micrófilo III, y también micrófilo II en pocos casos. Poseen formas elíptico-oblongas y veces ovadas. El ápice es fuertemente acuminado con una terminación en "drip tip". La base está ausente en la mayoría de las muestras. Poseen margen entero. La venación de primer orden es pinada con una vena recta. La venación de segundo orden es broquidódroma festonada, con arcos primarios curvos y arcos secundarios más pequeños de forma cuadrada-rectangular claramente definidos, los que se agrupan en orden entre el margen y los arcos primarios. Se observan también arcos terciarios agrupados junto al margen. El espaciamiento de las venas secundarias es amplio pero irregular mientras que el ángulo se mantiene constante. Se observan venas intersecundarias fuertes en algunos espacios (observándose más de una en algunos). Las venas de tercer orden aparecen con una organización regular poligonal en la mayoría de la lámina. Venas de cuarto orden son también en general regulares poligonales en las partes medias de la lámina; sin embargo en algunos lugares más cercanos al margen la disposición es alterna percurrente. Las venas de quinto orden no se observan. La venación última antes del margen parece ser una vena fimbrial.

Observaciones:

La característica principal de este morfotipo es la presencia de arcos brochidódromos curvos sobre los cuales emergen arcos secundarios más pequeños cuadrangulares dispuestos ordenadamente adyacentes paralelos al margen, la cual nos permitió comparar esta morfoespecie con el género *Eugenia*, específicamente con *Eugenia multiramosa*.

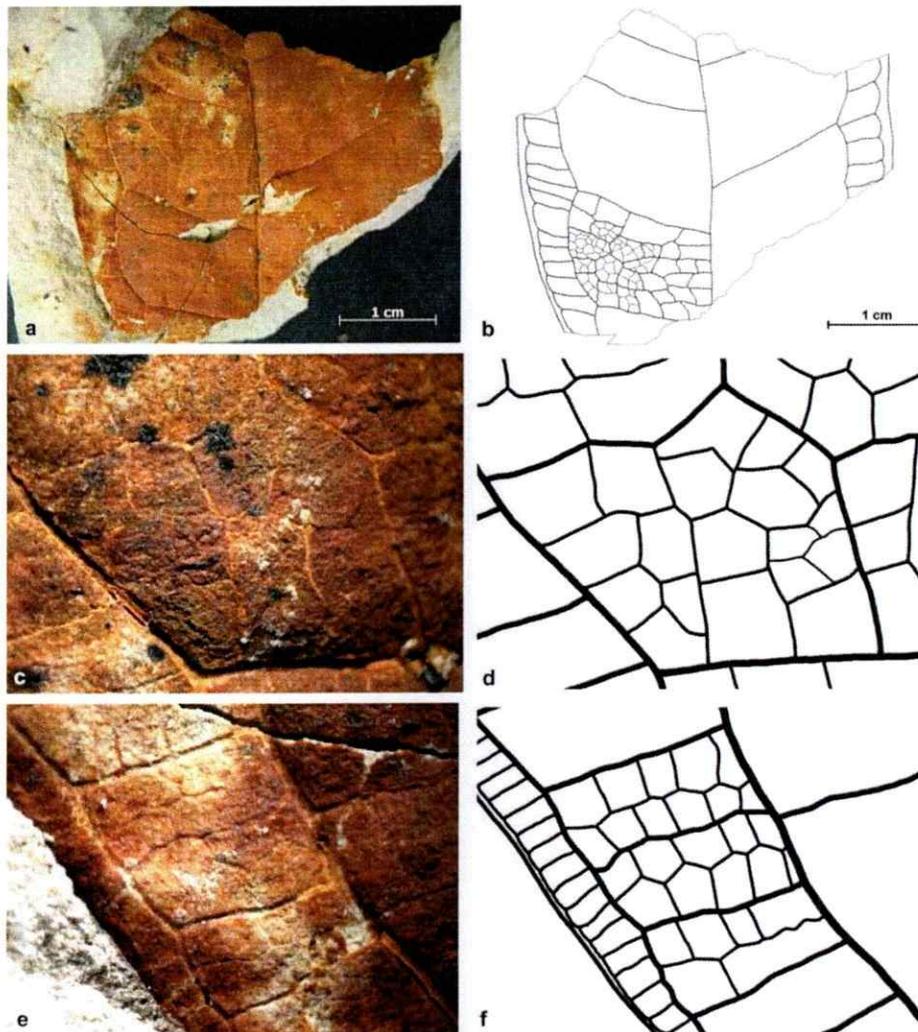


Figura 14. Detalle morfotipo LFH12.

Familia MYRTACEAE Juss.

Género LUMA A. Gray.

Morfotipo: LFH13

Holomorfotipo: CP-LFH-144

Material estudiado: CP-LFH-29, 123, 128, 144, 172, 236, 264, 272, 288, 297, 605.

Descripción:

Hojas simple y tamaños micrófilo I. Presentan formas ovadas. La base no es visible en ninguna muestra. El ápice es agudo y ligeramente acuminado. Presenta un margen entero. La venación de primer orden es primaria. La venación secundaria corresponde a una vena intramarginal, la cual se curva ligeramente formando arcos débiles cuando las venas secundarias se insertan en ella. El ángulo de las venas secundarias parece mantenerse constante, a diferencia del espaciamiento de estas, que aumenta hacia la base. Presenta venas intersecundarias débiles. Las venas de tercer orden aparecen con disposición alterna percurrente y reticulada poligonal en algunos espacios. Venas de cuarto y quinto orden no se logran observar.

Observaciones:

La principal característica que identifica este morfotipo es la combinación de un ápice acuminado y la vena intramarginal semicurvada, característica compartida por *Luma apiculata*.

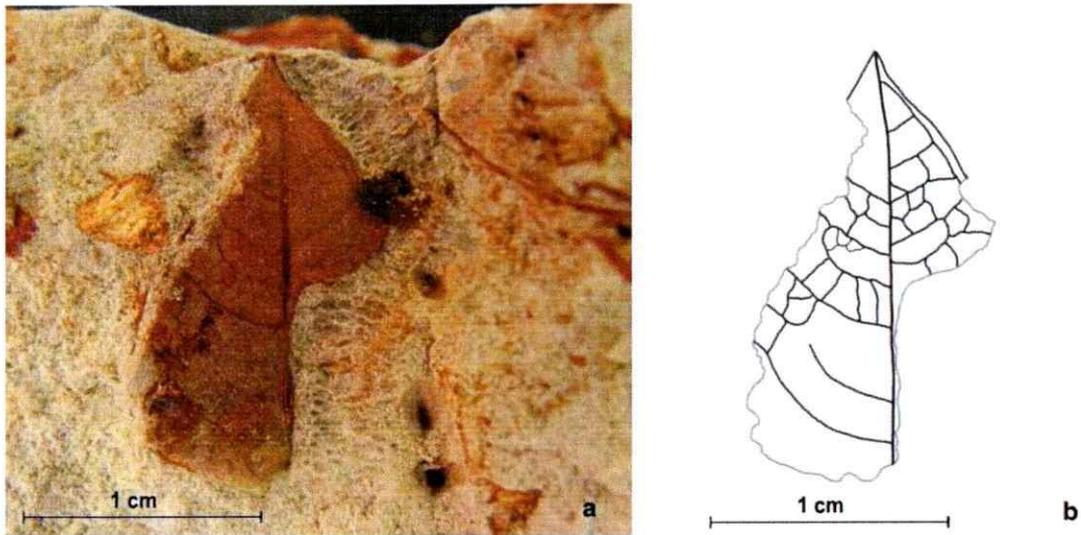


Figura 15. Detalle morfotipo LFH13.

Familia MYRTACEAE Juss.

Género MYRCIA D. C.

Morfotipo: LFH14

Holomorfotipo: CP-LFH-440

Material estudiado: CP-LFH-60, 272, 290, 369, 490, 497.

Descripción:

Hojas simples y micrófilas II. Presentan formas elípticas, de base aguda y convexa, ápice convexo, ligeramente redondeado. Presenta un margen entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden se destaca por poseer una vena intramarginal no derecha, sino ligeramente arqueada. El espaciamiento de las venas secundarias es uniforme en la mayoría de los espacios, sin embargo hay veces en que estos son más pequeños. El ángulo de las venas secundarias se mantiene uniforme a lo largo de la lámina. Es interesante notar que en la muestra usada para caracterizar este morfo hay

un espacio en donde confluyen dos venas secundarias, no siguiendo el patrón de la hoja. Se observan venas intersecundarias fuertes en todos los espacios. Presenta pequeños arcos ordenados a lo largo del margen, los cuales surgen de la vena intramarginal. La venación de tercer orden es en la mayoría de las partes de la hoja regular poligonal dejando una línea recta entre la vena intersecundaria y la vena secundaria supradyacente. Pero esta línea se mueve a veces en “zig-zag” apareciendo las venas terciarias como alternas percurrentes. Las venas de cuarto y quinto orden no se observan. La venación última antes de llegar al margen parece ser una vena engrosada.

Observaciones:

La característica de este morfotipo es la presencia en primer lugar de una vena intramarginal “semiarqueada”, con arcos que la siguen hacia el margen. También se destaca la presencia de venas intersecundarias fuertes. La diferencia con el morfotipo LFH12 es que las venas secundarias no van derecho hacia el margen, sino que presentan una ligera curvatura. Además los espacios intersecundarios son de mayor tamaño. En especial la presencia de arcos pequeños hacia el margen lleva a comparar este morfotipo con el género *Myrcia*, específicamente con *M. amazónica* y *M. fenzliana*. Berry (1938) posee aproximadamente 6 especies afines al género *Myrcia*, donde *Myrcia obovata* parece ser la más parecido a nuestro material fósil. *Myrcia* sp, estudiada por Troncoso (1991) difiere en la forma, y en la forma más recta de la vena intramarginal.

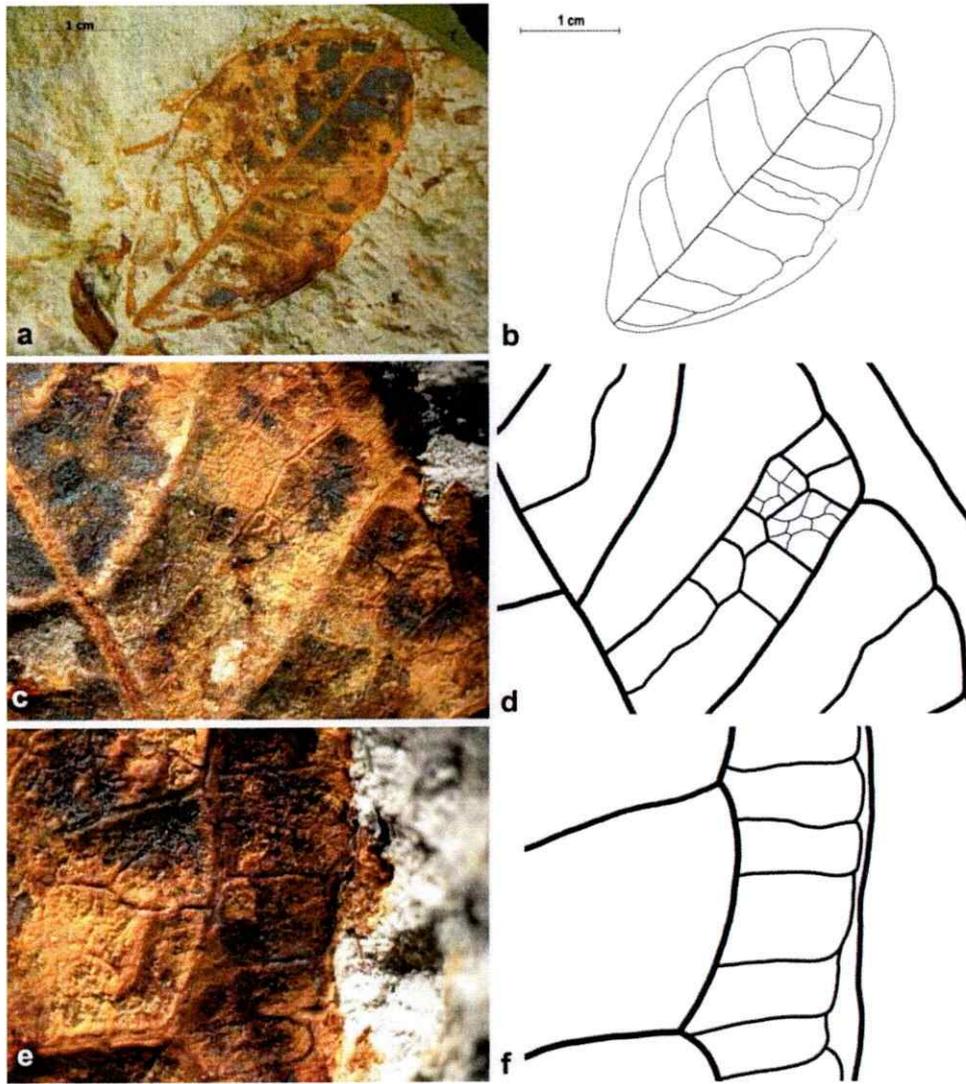


Figura 16. Detalle morfotipo LFH14.

Familia MYRTACEAE Juss.
Género MYRCEUGENIA O.Berg
Morfotipo: LFH15
Holomorfotipo: CP-LFH-326
Material estudiado: CP-LFH-217, 255, 326

Descripción:

Hojas simples y de tamaño micrófilo I. La forma es alargada, con base aguda y recta, con ápice no visible y margen entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden presenta una vena intramarginal recta. El espaciamiento de las venas secundarias es irregular. Por el contrario el ángulo se mantiene constante. No se observan venas intersecundarias. Las venas de tercer orden son claramente regulares poligonales, sin un ángulo definido con respecto a la vena principal. Venas de mayor orden no son visibles en ninguna de las muestras.

Observaciones:

Este morfotipo se diferencia de los demás principalmente por la forma de la vena intramarginal recta lo cual recuerda al género *Myrceugenia*. Los especímenes afines a *Myrceugenia* estudiados por Troncoso (1991) presentan formas mucho más elípticas y ovadas, las cuales no poseen una base decurrente similar a *Myrceugenia lanceolata*.

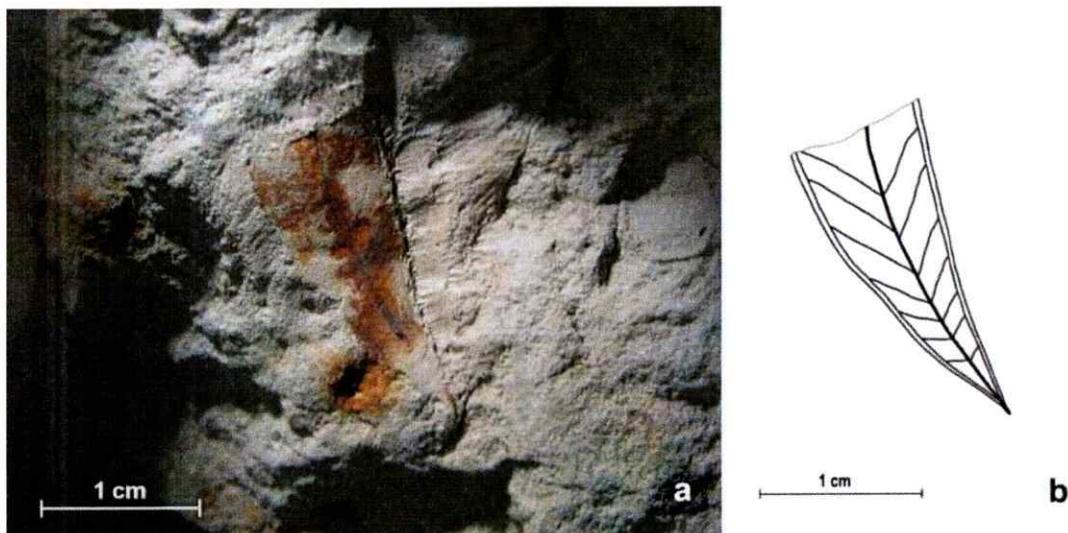


Figura 17. Detalle morfotipo LFH15.

Familia MYRTACEAE Juss.

Género ASPIDOSPERMA Mart. & Zucc.

Morfotipo: LFH16

Holomorfitipo: CP-LFH-107

Material estudiado: CP-LFH-20, 77, 107, 213, 384, 423

Descripción:

Hojas simétricas y de tamaño micrófilo I. La forma es elíptica, de base seguramente obtusa y ápice convexo-redondeado. El margen es entero. La venación de primer orden es pinada. Las venas secundarias presentan una vena intramarginal, la cual forma arcos débiles conforme las venas secundarias se insertan en ella. El espaciamiento de las venas secundarias es regular, aunque algunas veces presenta ligeras variaciones en el largo. El ángulo de las venas secundarias se mantiene prácticamente constante. Se observan venas intersecundarias fuertes, con trayectorias al azar conforme avanzan hacia el margen. Las venas de tercer orden presentan una organización reticulada al azar, sin ángulo definido

respecto de la vena primaria. Después de la vena intramarginal, hacia el margen, se pueden observar pequeños arcos, por lo que la venación última sería arqueada.

Observaciones:

La característica principal de este morfotipo es la vena intramarginal “semiarqueada” que posee y una disposición reticulada al azar de las venas terciarias. En relación con el morfotipo LFH13, ambos poseen una vena intramarginal y venas terciarias reticuladas al azar; sin embargo, la vena intramarginal en el morfotipo LFH16 no es semiarqueada. Con el morfotipo LFH20, presenta diferencias en las venas secundarias, las cuales van rectas hacia el margen (una de las características principales de este morfotipo) y que el número de venas secundarias es mayor. La presencia de una vena intramarginal y de la venación de tercer orden reticulada al azar recuerda al género *Aspidosperma*.

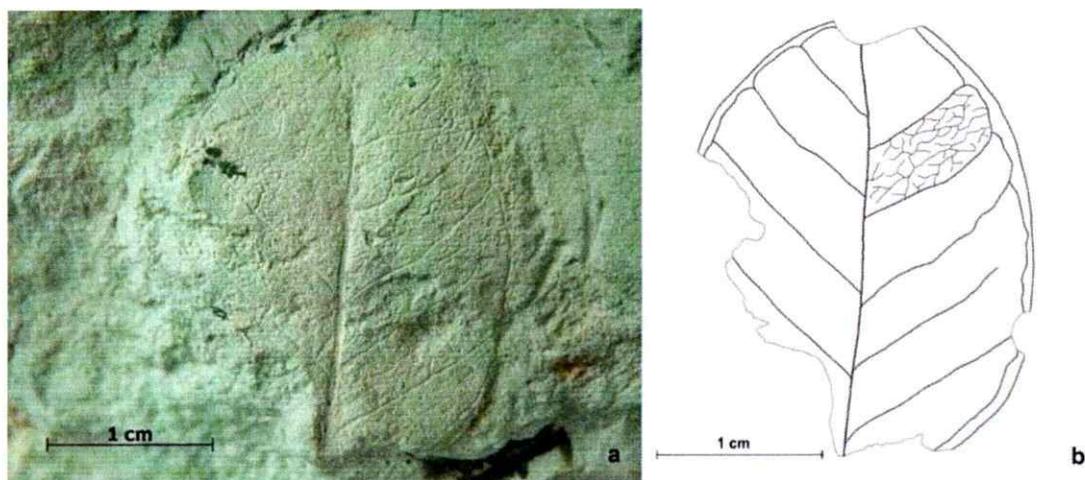


Figura 18. Detalle morfotipo LFH16.

Familia MYRTACEAE Juss.

Género: insertae sedis

Morfotipo: LFH17

Holomorfotipo: CP-LFH-499

Material estudiado: CP-LFH-478, 499

Descripción:

Hoja simétrica y tamaño micrófila I. La forma de la lámina es elíptica. Posee un ápice agudo-convexo y una base aguda y forma redondeada-convexa. Posee un margen entero. La venación de primer orden es pinada con una vena media recta. La venación de segundo orden es una vena intramarginal muy cercana al margen, la cual sigue el margen de este. Las venas secundarias salen de la vena media con aproximadamente un ángulo de 70°, el cual se mantiene constante en toda la lámina. El espacio intersecundario es pequeño y su tamaño se mantiene constante. No se observan venas de mayor orden en las muestras.

Observaciones:

Las características que llaman la atención son: el ángulo de las venas secundarias, junto con la presencia de una vena intramarginal que sigue el recorrido del margen. Dada la presencia de una vena intramarginal, hemos comparado esta morfoespecie con la familia Myrtaceae. Sin embargo, no fue posible establecer comparaciones a nivel de género.



Figura 19. Detalle morfotipo LFH17.

Orden FAGALES Engler.

Familia NOTHOFAGACEAE Kuprian.

Género NOTHOFAGUS Blume.

Morfotipo: LFH18

Holomorfotipo: CP-LFH-414

Material estudiado: CP-LFH-10, 62, 83, 85, 103, 134, 139, 182, 193, 194, 277, 295, 331, 337, 413, 414, 415, 428, 433, 444, 526, 528, 619.

Descripción:

Hojas simétricas y de tamaño micrófilo II – micrófilo III. La forma de las hojas varía de elíptica a ovada. La base es principalmente redondeada a convexas. El ápice es a veces derecho y otras veces convexo. El margen varía de formas dentadas a crenadas. En algunos casos el margen presenta crenas con dientes. Los dientes son pequeños con un ápice y

base rectos. Se observan dientes secundarios adyacentes al diente primario, que se origina de la vena secundaria. La venación de primer orden es pinada, con una vena media que varía de recorridos rectos a ligeramente curvados. La venación de segundo orden es bastante conservada a excepción de algunas muestras siendo esta craspedódroma. El número de pares de venas secundarias varía entre 8-10 pares. El espacio intersecundario es regular, como también el ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena primaria, el cual es de $\sim 45^\circ$. Las venas terciarias son en su mayoría opuestas percurrentes, presentándose en algunos casos alternas percurrentes en determinados sitios de la lámina. Las venas secundarias son obtusas con un recorrido recto, donde no se observa variación del ángulo de estas. Las venas de cuarto orden son en su mayoría alternas percurrentes. Las venas de quinto orden no se observan con claridad; sin embargo, en algunos casos parecen mostrar una disposición regular poligonal reticulada.

Observaciones:

Este morfotipo se caracteriza por presentar un margen crenado-dentado, venas secundarias con ángulos uniformes y espacios intersecundarios muy similares. Estas características se asemejan notablemente al género *Nothofagus* (Nothofagaceae); más específicamente con *Nothofagus obliqua*, actualmente presente en Chile. Cabe destacar que esta especie se diferencia de las morfoespecies descritas por Troncoso (1991) para la flora de Matanzas, principalmente en el tipo de margen, ausencia de dientes secundarios y número de venas secundarias.

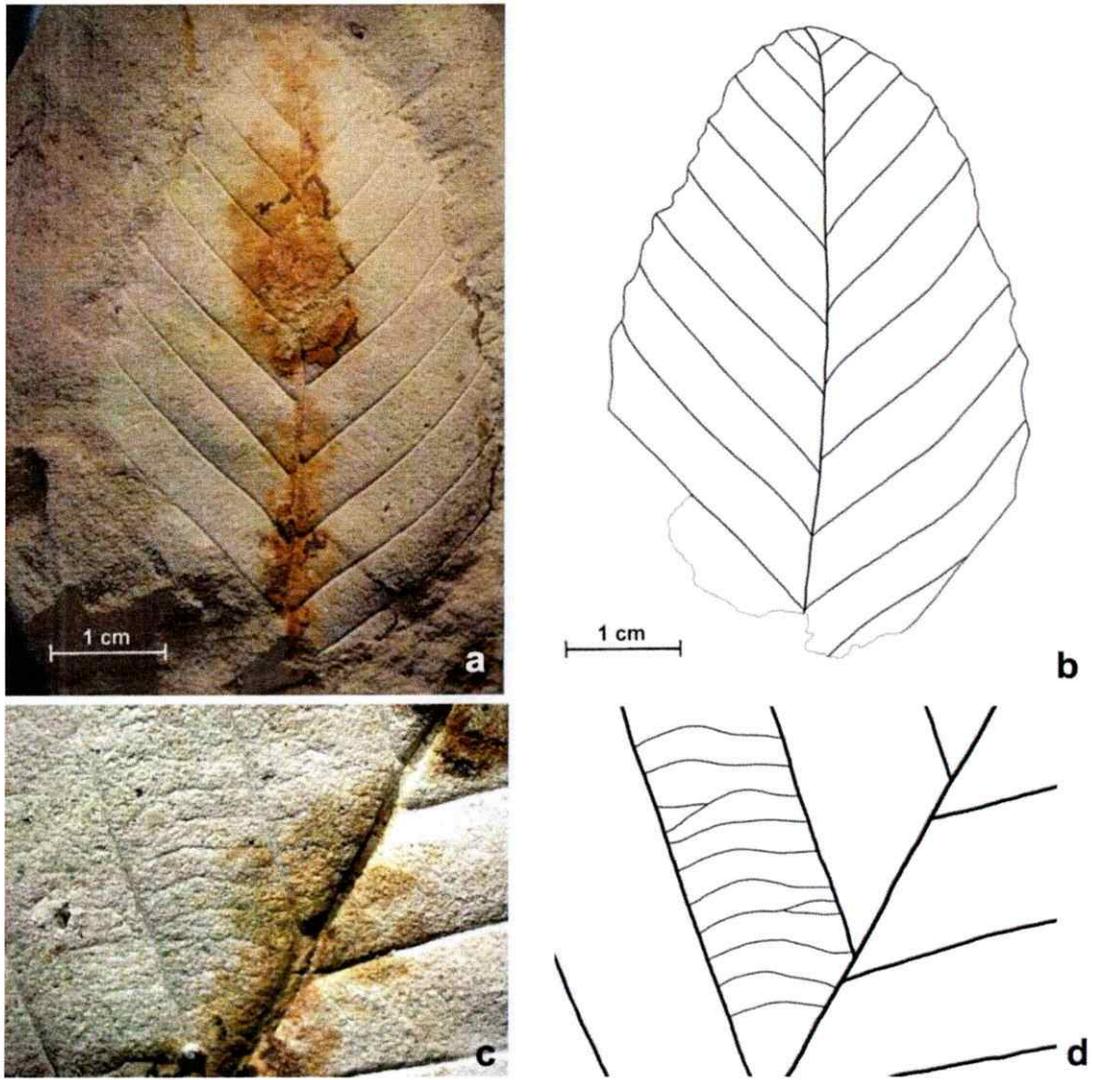


Figura 20. Detalle morfotipo LFH18.

Orden ERICALES Bercht. & J. Presl.

Familia SAPOTACEAE Juss.

Género POUTERIA? Aubl.

Morfotipo: LFH19

Holomorfotipo: CP-LFH-38

Material estudiado: CP-LFH-38, 302

Descripción:

Hojas simétricas y de tamaño micrófilo I. La forma es oblongo-obovada. La base y el ápice no son visibles. El margen es entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es broquidódroma débil, ya que las venas se bifurcan muy cerca del margen, sin embargo forman unos pequeños arcos. Presenta aproximadamente 8 pares de venas secundarias. El espaciamiento es regular a lo largo de la muestra. El ángulo decrece ligeramente hacia la base. Las venas de tercer orden aparecen como una mezcla de opuestas y alternas percurrentes. Las venas terciarias son obtusas y de recorrido recto. El ángulo de estas venas decrece fuertemente exmedialmente. Las venas de cuarto orden de igual manera se observan como una mezcla de venas alternas y opuestas percurrentes.

Observaciones:

La característica de este morfotipo radica en la venación de segundo orden broquidódroma débil (debido a las bifurcaciones) y la venación de tercer-cuarto orden opuestas percurrentes con ángulos que van creciendo hacia el borde, resulta muy similar al género *Pouteria*.

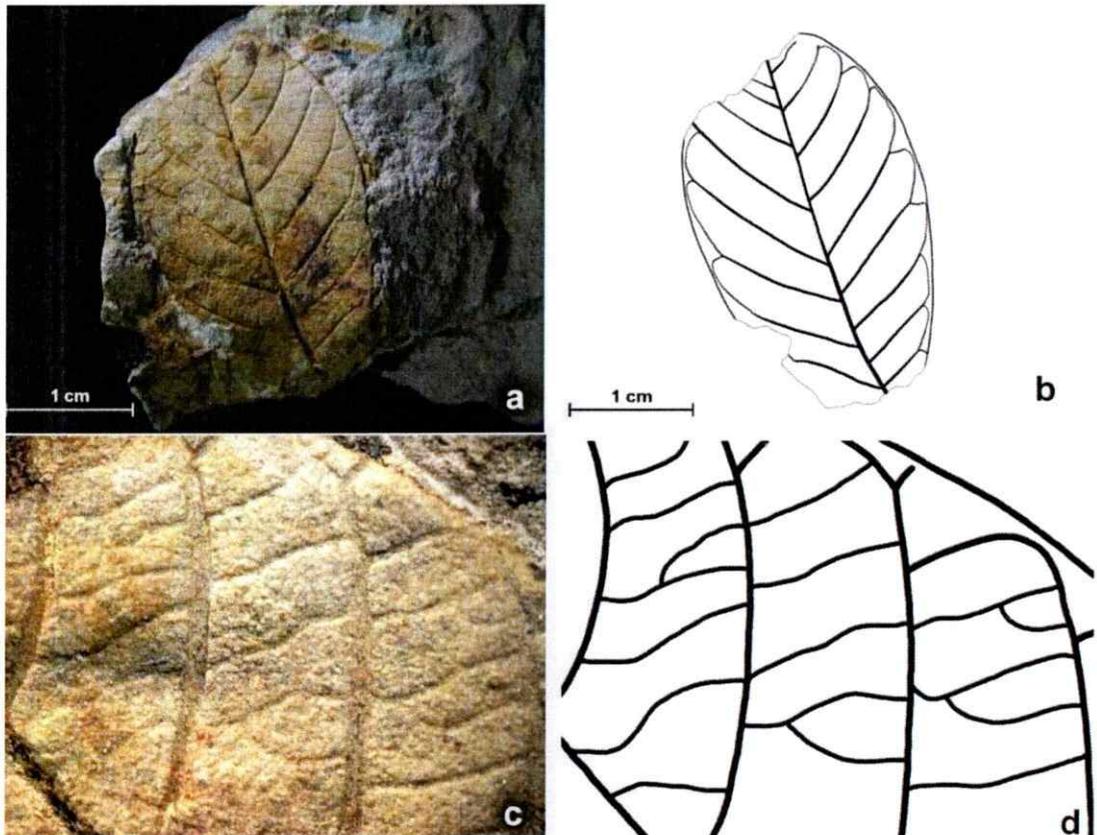


Figura 21. Detalle morfotipo LFH19.

Orden ERICALES Bercht. & J. Presl.

Familia SAPOTACEAE Juss.

Género MANILKARA Adans.

Morfotipo: LFH20

Holomorfotipo: CP-LFH-001

Material estudiado: CP-LFH-1, 117, 141, 159, 236, 261, 470, 490, 507.

Descripción:

Hojas simétricas y tamaño micrófilo III. Las hojas presentan forma elíptico-oblonga, con base y ápice convexo. El peciolo es visible. Presenta margen entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es una vena intramarginal ligeramente

arqueada, dado que forma pequeñas curvaturas cuando las venas secundarias se insertan en ella. El espaciamiento es pequeño y mayormente uniforme a lo largo de la lámina. El ángulo de las venas secundarias es de aproximadamente 80°. Presenta de 18-20 pares de venas secundarias. Presenta venas intersecundarias fuertes en la mayoría de los espacios. Las venas de tercer orden son alternas percurrentes con un ángulo obtuso con respecto a la vena primaria, el cual no varía hacia el margen ya que las venas secundarias no presentan un cambio de curvatura. Las venas de cuarto y quinto orden aparecen con una distribución reticulada poligonal regular. Al parecer la venación última hacia el margen correspondería a una vena engrosada.

Observaciones:

Las características que destacan de este morfotipo, es que presenta una vena intramarginal, gran cantidad de venas secundarias, espacios intersecundarios reducidos y venas intersecundarias fuertes que llegan al arco de la vena intramarginal. Este conjunto recuerda fuertemente a *Manilkara bella*, dentro de lo cual cabe destacar que los tamaños entre las hojas fósiles y esta especie actual son muy similares. El registro de *Manilkara* en Sudamerica es escaso y de dudosa afinidad (Armstrong, 2013) por lo que este espécimen fósil podría constituir el primer registro confiable de macrofósil de este género en Sudamerica.

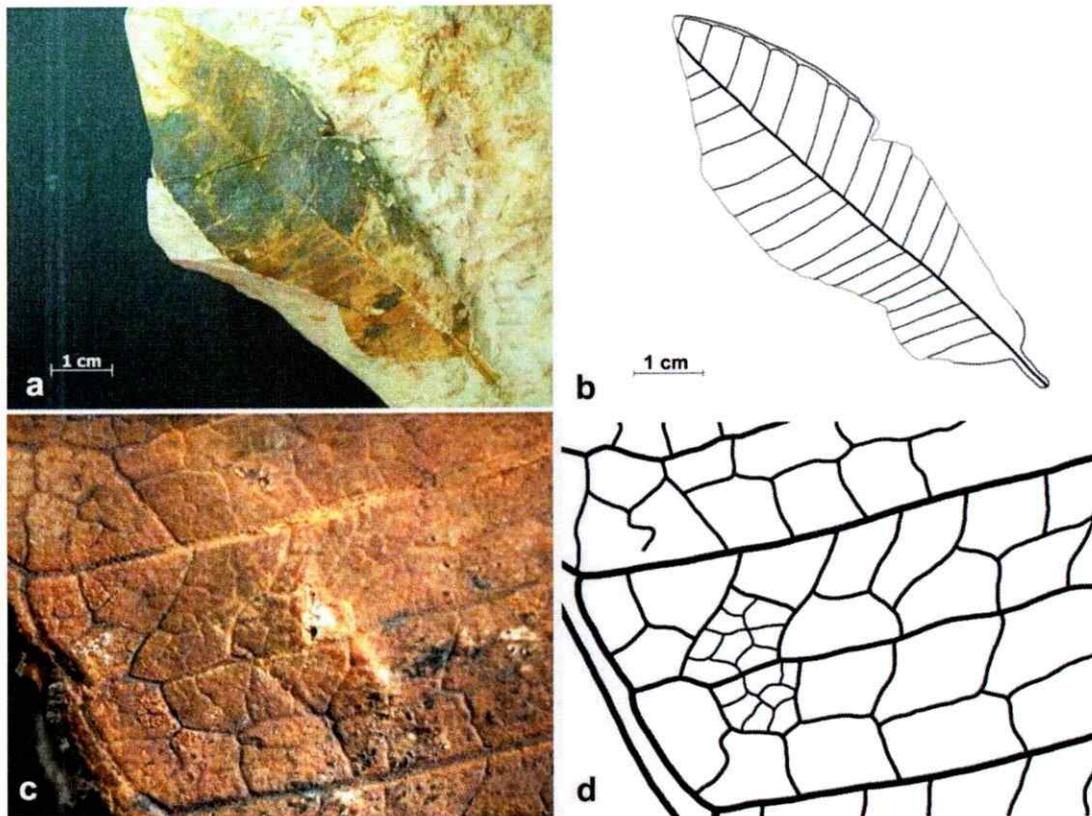


Figura 22. Detalle morfotipo LFH20.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

Indet dicot

Morfotipo: LFH21

Holomorfotipo: CP-LFH-238

Material estudiado: CP-LFH-17, 111, 115, 142, 148, 165, 226, 238, 264, 266, 352, 367,
416, 467, 478, 486, 510.

Descripción:

Hojas simétricas de tamaño micrófilo I y II. Las hojas presentan formas principalmente elípticas con una base aguda y convexa, mientras el ápice es también agudo y convexo.

Presentan margen entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es broquidódroma. Presentan aproximadamente entre 10 y 11 pares de venas secundarias. Se observan pequeños arcos cuadrangulares sobre la conjunción de las venas secundarias. El espaciamiento de las venas secundarias es más amplio en el centro de la lámina que hacia los extremos, donde se mantiene constante. La forma de los espacios es bastante conservada. El ángulo de las venas es constante. Las venas de tercer orden son alternas percurrentes. Se observan venas intersecundarias fuertes, a las que confluyen las venas de tercer orden. Las venas de cuarto orden son regulares poligonales. Al parecer después de formarse los arcos cerca del margen, se forman pequeños loops, los que terminan en el margen.

Observaciones:

Este morfotipo presenta diferencias en cuanto a las venas de tercer orden con el morfotipo LFH39 y LFH43; sin embargo, este morfotipo no ha podido ser asignado a ninguna especie actual.

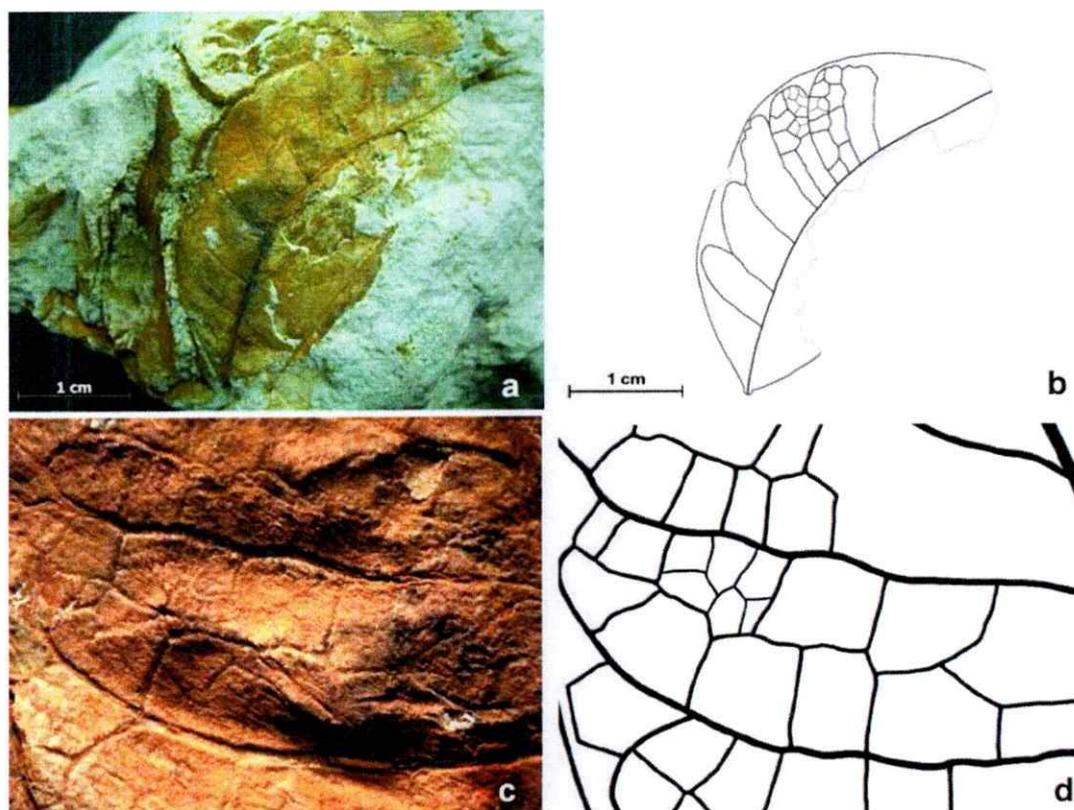


Figura 23. Detalle morfotipo LFH21.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

Indet dicot

Morfotipo: LFH22

Holomorfotipo: CP-LFH-333

Material estudiado: CP-LFH-49, 333

Descripción:

Hojas simétricas y de tamaño indeterminado, dado que los especímenes solo cuentan con el tercio superior de la lámina. El ápice es convexo-redondeado y la base no se observa. Poseen margen entero. Se observa venación de primer orden pinada. La venación de

segundo orden es broquidódroma con arcos semicurvados y ligeramente cuadrangulares. En la conjunción de algunos arcos secundarios se observan arcos secundarios cuadrangulares. El espaciamiento de las venas secundarias es marcadamente irregular, con algunos espacios superando casi en el doble de tamaño a otros. El ángulo de salida de estas venas aumenta ligeramente hacia la base. Se observan venas intersecundarias débiles, en algunos casos se observan 2 en cada espacio. Las venas de tercer orden son regulares poligonales, sin una variación de ángulo clara.

Observaciones:

La característica que distingue a este morfotipo es la venación secundaria broquidódroma ligeramente festonada. Otra característica interesante es como las venas secundarias forman dos loops al llegar al ápice, cerrando así su camino. Este morfotipo comparte varias de las características del morfo LFH22; sin embargo, difieren en la organización de las venas secundarias. Presenta diferencias con el morfo LFH12 debido a que la intensidad de los loops en este morfotipo, es mucho más marcada.

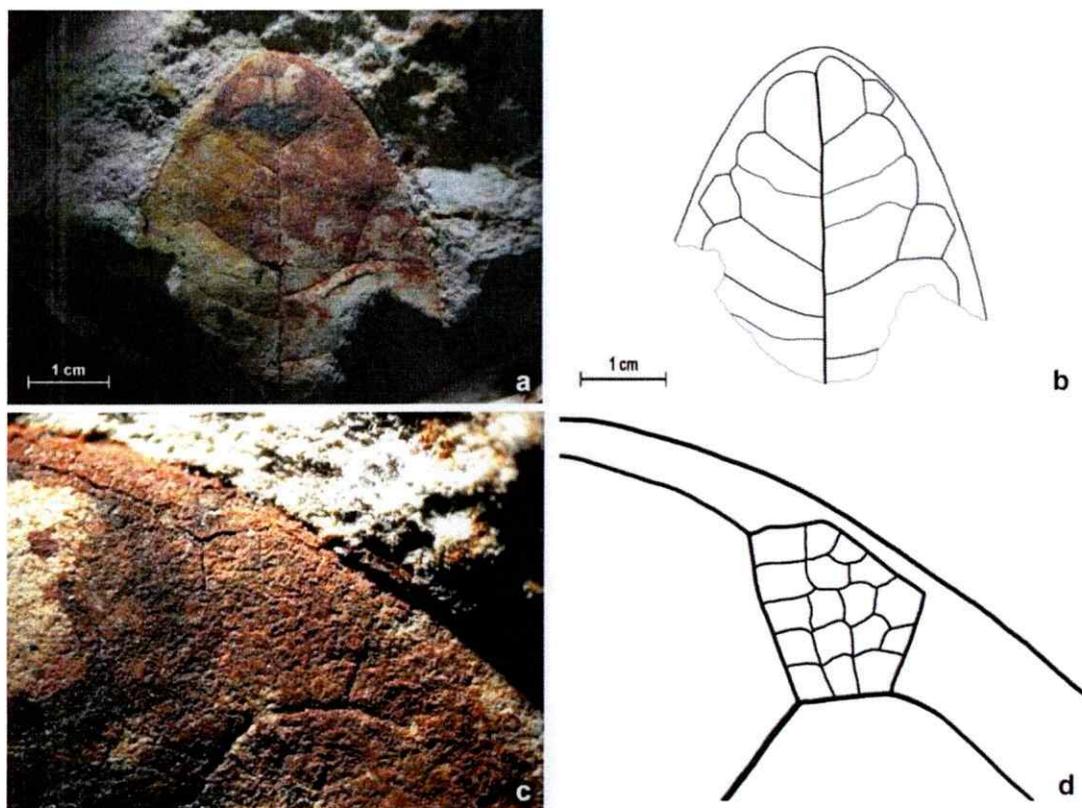


Figura 24. Detalle morfotipo LFH22.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

Indet dicot

Morfotipo: LFH23

Holomorfotipo: CP-LFH-401

Material estudiado: CP-LFH-30, 401, 470, 490, 518.

Descripción:

Hojas simétricas de tamaño leptófila II a micrófila I. Poseen forma aparentemente oblonga. El ápice y la base no se logran observar. Poseen margen entero. La venación primaria es pinada. La venación de segundo orden corresponde a una vena intramarginal

muy engrosada cerca del margen de la hoja. Poseen un gran número de venas secundarias. Se observan aproximadamente 16 a 17 pares de venas solo en la parte visible. El espaciamiento de las venas secundarias es ligeramente irregular, siendo los espacios muy pequeños (2 - 3 milímetros de longitud). El ángulo de las venas secundarias se mantiene constante a lo largo de la lámina. Se observan venas intersecundarias débiles, las cuales disminuyen en ancho y que pasan a formar parte de las venas de tercer orden. Las venas de tercer orden tienen una organización reticulada al azar. Venación de mayor orden no se aprecia en las muestras estudiadas.

Observaciones:

La característica principal de este morfotipo es la vena intramarginal engrosada y derecha (sin curvaturas apreciables) y la gran cantidad de venas secundarias, lo que lleva a los espacios a tener una longitud pequeña. Uno de los morfotipos que más se le asemeja es el LFH25, pero la diferencia principal que existe, es que las venas de segundo orden en este morfotipo presentan curvaturas irregulares al acercarse al margen. También presenta una venación de tercer orden que es reticulada al azar, carácter muy poco usual.

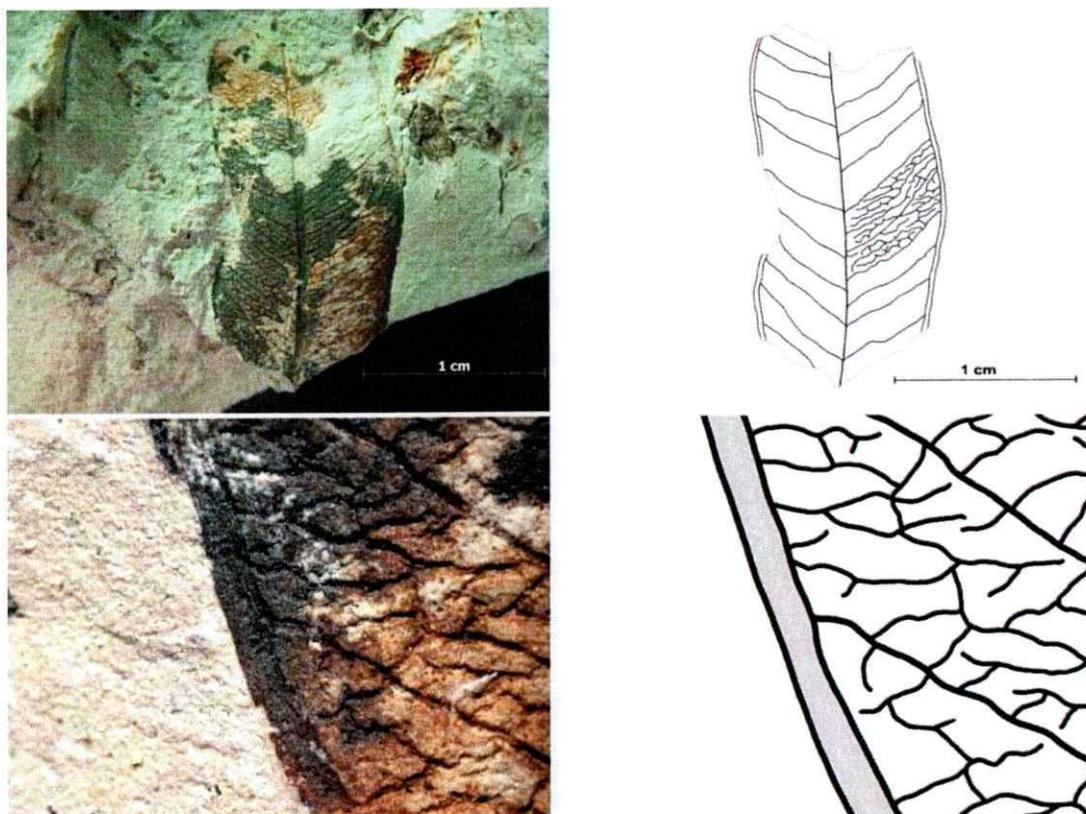


Figura 25. Detalle morfotipo LFH23.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH24

Holomorfotipo: CP-LFH-431

Material estudiado: CP-LFH-64, 182, 278, 296, 339, 431, 436, 461, 474, 506, 609, 618.

Descripción:

Hojas simétricas y tamaño microfólo I. Poseen principalmente formas ovadas con bases obtusas y fuertemente convexo-truncadas. El ápice no es visible. Poseen margen entero.

La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es brochidódroma

fuerte. Se observa la presencia de arcos secundarios más pequeños entre los espacios de los arcos primarios. El ángulo de las venas secundarias aumenta fuertemente hacia la base, desde ángulos de $\sim 70-90^\circ$. Se observan aproximadamente 6 pares de venas secundarias. Se observan además venas intersecundarias fuertes que alcanzan los arcos broquidódromos. Las venas de tercer orden son regulares poligonales, las cuales no presentan un ángulo definido. Las venas de orden mayor no se observan en las muestras analizadas.

Observaciones:

Las principales características de este morfotipo son: la presencia de una base obtusa, convexa-truncada y la variación de los ángulos de las venas secundarias.



Figura 26. Detalle morfotipo LFH24.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH25

Holomorfotipo: CP-LFH-52

Material estudiado: CP-LFH-52, 255, 435, 518, 521.

Descripción:

Hojas simétricas y de tamaño micrófilo I. Poseen forma aparentemente elíptica, de base ligeramente convexa y ápice no visible. Poseen un margen entero. Las hojas poseen una venación de primer orden pinada. La venación secundaria es broquidódroma-eucamptódroma, con venas secundarias que nacen de la vena media con un ángulo de aproximadamente 45°-50°. El ángulo decrece abruptamente conforme las venas avanzan, quedando casi en una disposición paralela a la vena media cuando estas se acercan al margen. En algunas improntas se observan venas intersecundarias débiles. Las venas de tercer orden aparecen como una mezcla de venas opuestas y alternas, con recorrido ligeramente sinuoso. El ángulo de las venas terciarias es obtuso, el cual decrece exmedialmente. No se observan venas de mayor orden.

Observaciones:

La característica principal de este morfotipo, es el ángulo de los arcos que forman las venas secundarias al llegar al margen.

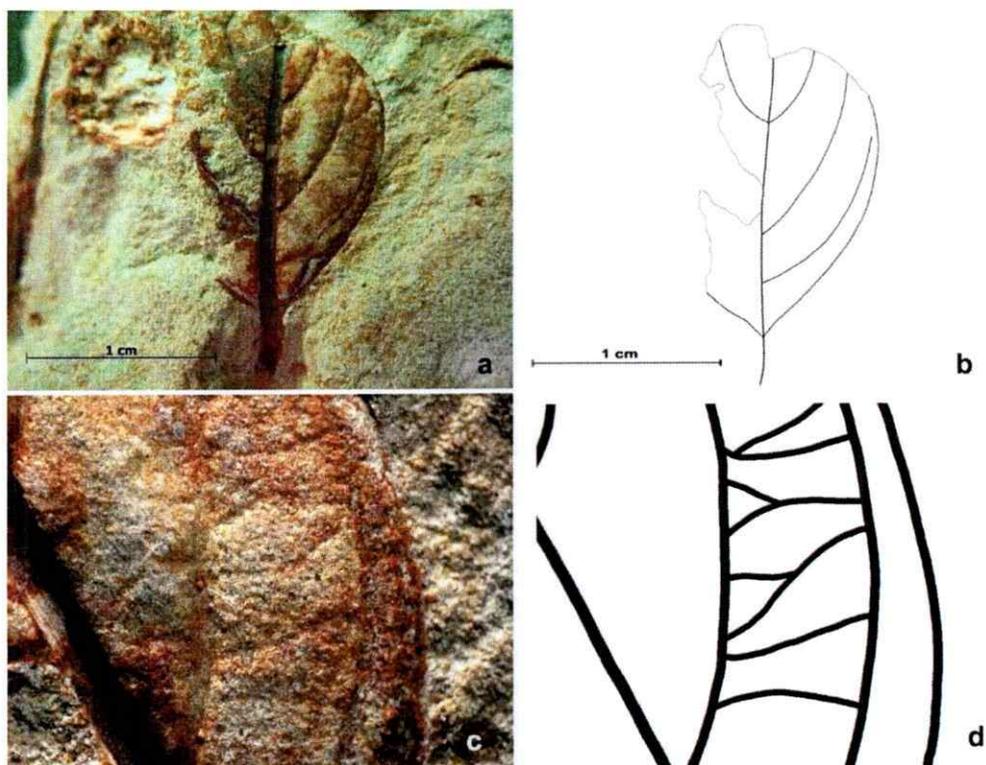


Figura 27. Detalle morfotipo LFH25.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH26

Holomorfotipo: CP-LFH-54

Material estudiado: CP-LFH-54, 87, 375.

Descripción:

Hoja simétrica y tamaño aproximado micrófilo I. La forma es aparentemente elíptica-oblonga. Tanto el ápice como la base de la hoja no son visibles. El margen es entero. La venación de primer orden es pinada, con una vena media ligeramente sinuosa. La venación secundaria es brochidódroma-eucamptódroma, dado que las venas secundarias emergen

de la vena primaria con un ángulo de 45° , el cual cambia bruscamente de curvatura al acercarse al margen, donde toma un ángulo casi paralelo a la vena primaria. Las venas secundarias se juntan con las venas supradycientes mucho más arriba de donde estas se originan, formando arcos débiles. Presenta aproximadamente 4 pares de venas secundarias. El espacio intersecundario es amplio. No se observan venas intersecundarias. Las venas terciarias son mayoritariamente opuestas percurrentes, perpendiculares a la vena media y de recorrido convexo. Las venas de cuarto orden aparecen en su mayoría en disposición alterna percurrente. No se observan venas de mayor orden.

Observaciones:

La principal característica de esta morfoespecie es la venación secundaria brochidódroma-eucamptódroma con venas terciarias perpendiculares, lo cual es compartido con el morfotipo LFH06. Sin embargo, ambos morfotipos se diferencian en las formas de los arcos brochidódromos y la forma y disposición de las venas terciarias.

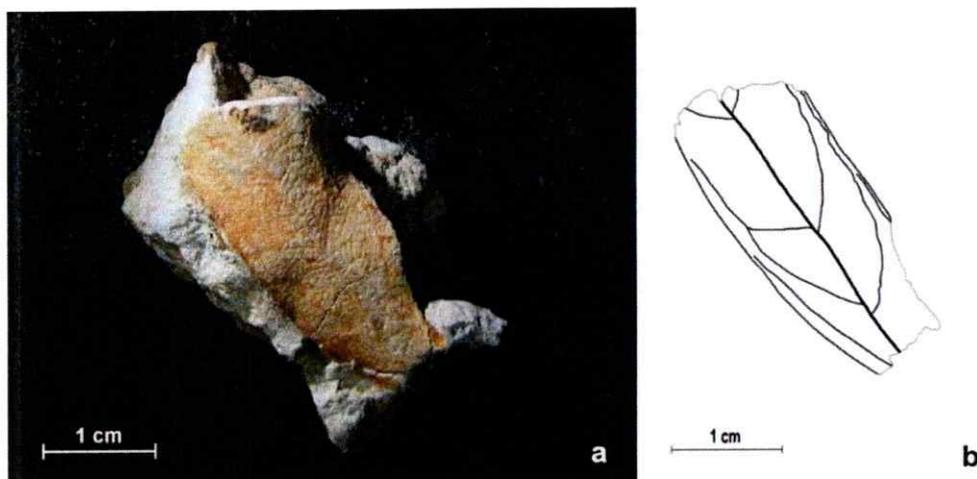


Figura 28. Detalle morfotipo LFH26.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH27

Holomorfotipo: CP-LFH-407

Material estudiado: CP-LFH-407, 465.

Descripción:

Hojas simétricas de tamaño micrófilo I. La forma de la lámina no se logra apreciar en su totalidad, aunque parecería ser elíptica. El ápice y la base no se logran observar, aunque se supone que el ápice y la base serían agudos. El margen, aunque ligeramente mal preservado, parece ser entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es reticulódroma, con venas secundarias saliendo de la vena primaria y que cambian de bruscamente de curvatura, las cuales cerca del ápice se juntan en una serie de arcos. El espaciamiento de las venas secundarias, debido a la curvatura de estas es irregular; ángulo sin embargo, parece mantenerse constante. Venación de orden mayor no se logra apreciar en ninguna de las muestras estudiadas.

Observaciones:

La característica principal de este morfotipo es la venación de segundo orden reticulódroma. Esto lo separa inmediatamente de todos los otros morfotipos, ya que no hay otro con el mismo tipo de venación secundaria.

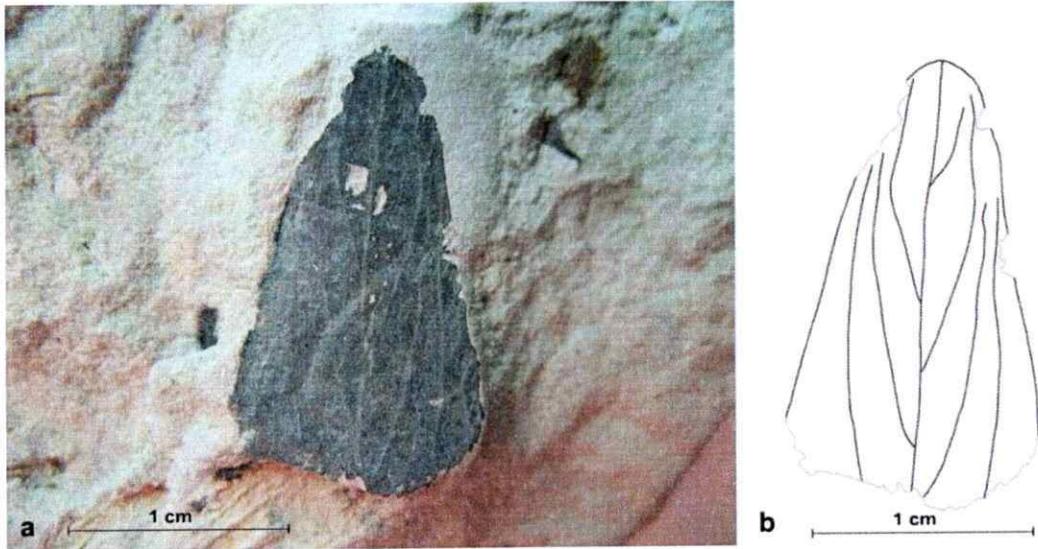


Figura 29. Detalle morfotipo LFH27.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH28

Holomorfotipo: CP-LFH-243

Material estudiado: CP-LFH-10, 39, 142, 264, 243.

Descripción:

Hojas simétricas y asimétricas de tamaño micrófilo I. Las hojas presentan formas redondeadas y elíptico-ovadas. La base y el ápice parecer ser convexo-redondeados. Presentan margen entero. La venación de primer orden es pinada. La venación secundaria es broquidódroma, con arcos cuadrangulares en algunos casos y más redondeados en otros. El espaciamiento de las venas secundarias disminuye hacia el ápice y el ángulo de estas aumenta ligeramente hacia la base. Algunas muestras presentan venas intersecundarias muy fuertes y otras débiles. Las venas de tercer orden son principalmente

opuestas percurrentes con un curso marcadamente sinuoso. Las venas de cuarto orden parecen tener una disposición regular poligonal reticulada.

Observaciones:

La característica principal de este morfotipo es presentar una disminución del espaciamiento de las venas secundarias hacia el ápice de la hoja y que las muestras presentan en su mayoría venas intersecundarias fuertes. La diferencia principal con otros morfotipos está en la disminución abrupta del espacio intersecundario hacia el ápice y en que presenta venas intersecundarias fuertes.

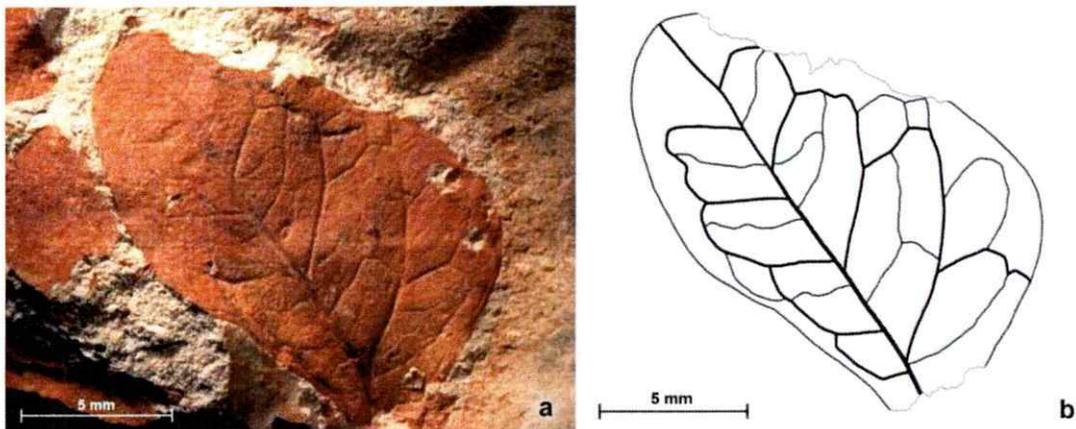


Figura 30. Detalle morfotipo LFH28.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH29

Holomorfotipo: CP-LFH-07

Material estudiado: CP-158, 171, 192, 206, 245, 253, 279, 285, 376, 420.

Descripción:

Hojas simétricas y de tamaño leptófila II – micrófilo I. Presentan formas alargadas y elíptico-ovadas. Presentan bases rectas muy agudas. Los ápices también presentan formas rectas. Presenta margen dentado con dientes de tamaño pequeño. Posee aproximadamente 6 dientes por centímetro de margen, cuyo espaciamiento es regular. El ápice de los dientes es recto al igual que la base. Las hojas presentan una venación de primer orden pinada. La venación de segundo orden es aparentemente cladódroma, con venas secundarias bifurcándose antes de llegar al margen en forma de "Y". Las venas secundarias presentan un ángulo de salida de la vena media de aproximadamente 50°, el cual se mantiene casi invariable hasta llegar al margen. El espacio intercostal muestra un patrón irregular. No se aprecian venas de orden mayor en ninguna de las muestras analizadas.

Observaciones:

El carácter distintivo de este morfotipo recae en la forma alargada de la hoja y el margen dentado con dientes de pequeño tamaño con disposición uniforme. Es interesante notar que en algunas muestras pertenecientes a este morfotipo se aprecia una bifurcación de la vena secundaria antes de llegar al margen, aunque también podría tratarse de venaciones tipo cladódroma en algunos casos. Esta venación de cladódroma, junto con margen aserrado recuerda a las especies de la familia Cunoniaceae, sin embargo, los géneros de

esta familia presentes en Chile, como *Weinmannia* y *Caldcluvia*, difieren morfológicamente de este espécimen fósil.

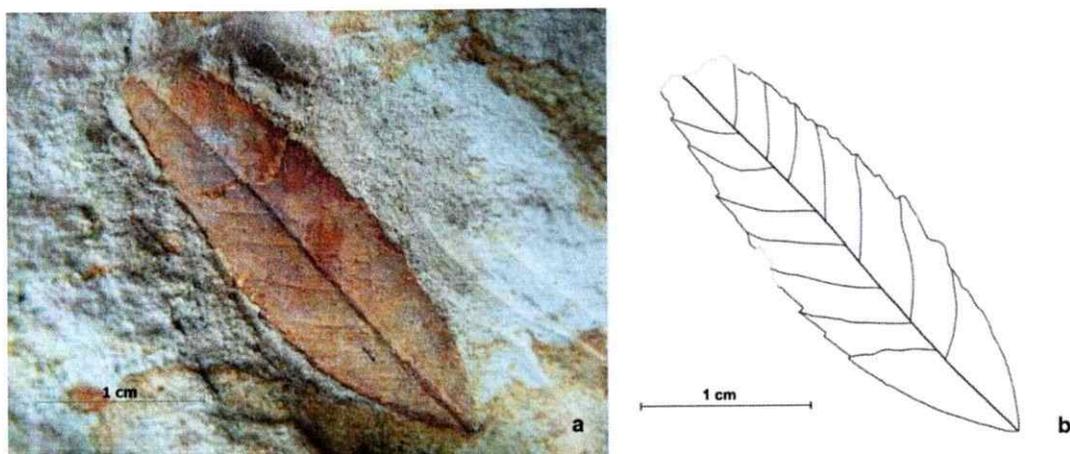


Figura 31. Detalle morfotipo LFH29.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH30

Holomorfotipo: CP-LFH-209

Material estudiado: CP-LFH-209

Descripción:

Hoja simétrica y tamaño que se supone micrófilo II. La forma de la hoja no se aprecia en su totalidad. Posee un ápice redondeado-convexo y base no visible. Posee un margen dentado. Posee aproximadamente 3 dientes por centímetro de margen, con un espaciamiento irregular. En algunos casos se observan dientes secundarios más pequeños, adyacentes a los dientes primarios. Los dientes presentan un ápice recto (en algunos casos ligeramente cóncavo, lo cual se atribuye a efectos de preservación) y base recto-cóncava. La venación de primer orden es pinada. La venación secundaria es craspedódroma-

eucamptódroma, ya que el ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena media disminuye abruptamente conforme avanzan hacia el margen, las cuales terminan en el margen en promedio 2 cm más arriba de donde surgen. Se logran apreciar las venas de tercer orden con una disposición alternas percurrentes. Las venas de cuarto orden se presentan en una disposición regular poligonales reticuladas.

Observaciones:

Las características que distinguen este morfotipo son principalmente: el tipo de venación secundaria eucamptódroma-semicraspedódroma, los dientes claramente redondeados en su base y rectos en el ápice; y que el ángulo de las venas de tercer orden crece al acercarse al margen de la hoja.

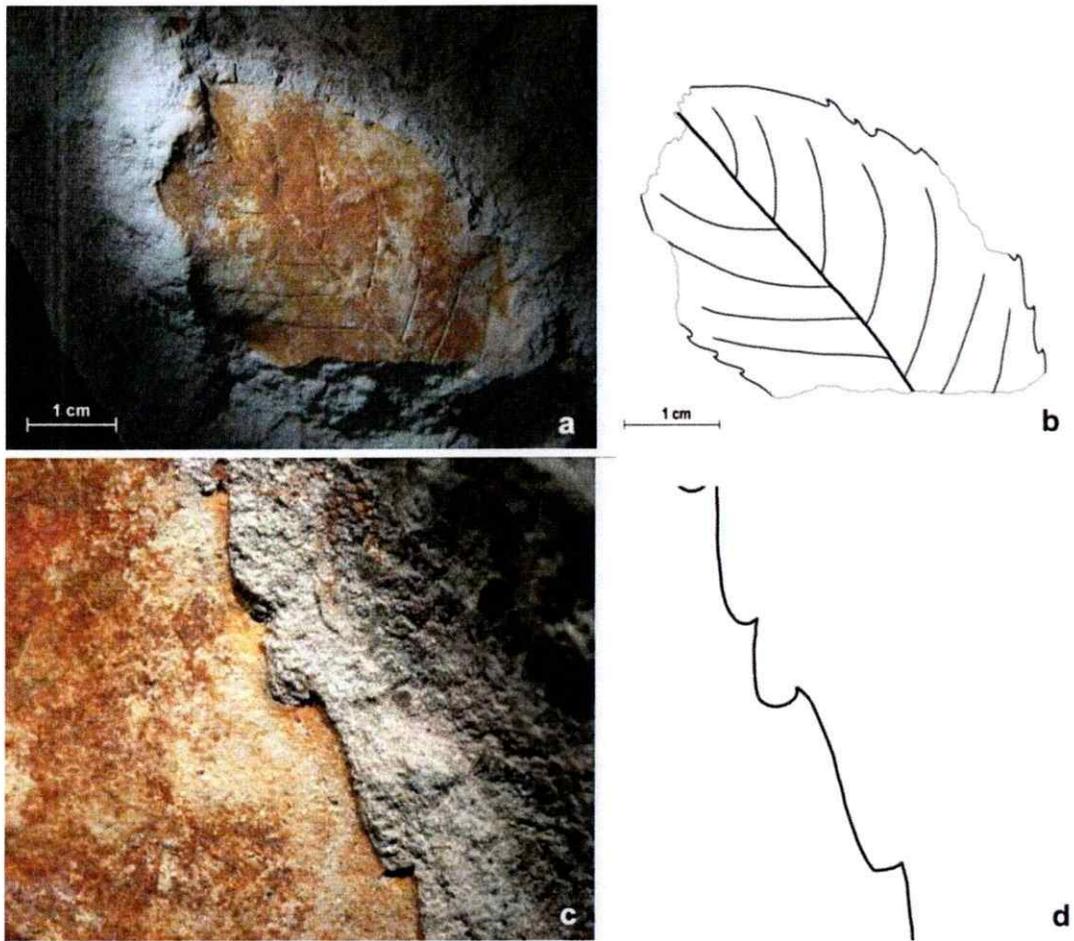


Figura 32. Detalle morfotipo LFH30.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: FNCP31

Holomorfotipo: CP-244

Material estudiado: CP-26, 31, 91, 135, 144, 171, 205, 218, 244, 248, 274, 482, 485,
494, 510, 512, 527.

Descripción:

Hojas simétricas de tamaño leptofilo II – micrófilo I. Se observan hojas con formas oblongo-obovadas, con ápice y base rectos. Las hojas poseen un margen entero en el que se observan ondulaciones perpendiculares al plano de preservación de las muestras. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es semicraspedódroma. El ángulo de las venas secundarias se mantiene constante. El espaciamiento es ligeramente irregular y no tiene un patrón fijo. Se aprecian venas intersecundarias muy débiles en solo algunos de los espacios. Se aprecian venas de tercer orden que muestran un comportamiento opuesto percurrente. Las de cuarto orden serian alternas percurrentes, mientras que las de quinto orden serian regulares poligonales.

Observaciones:

La característica principal de este morfo es su borde crenado que muestras unas ondulaciones del margen entre cada diente y el ángulo con que las venas secundarias salen de la vena primaria (aproximadamente 45°-50°).

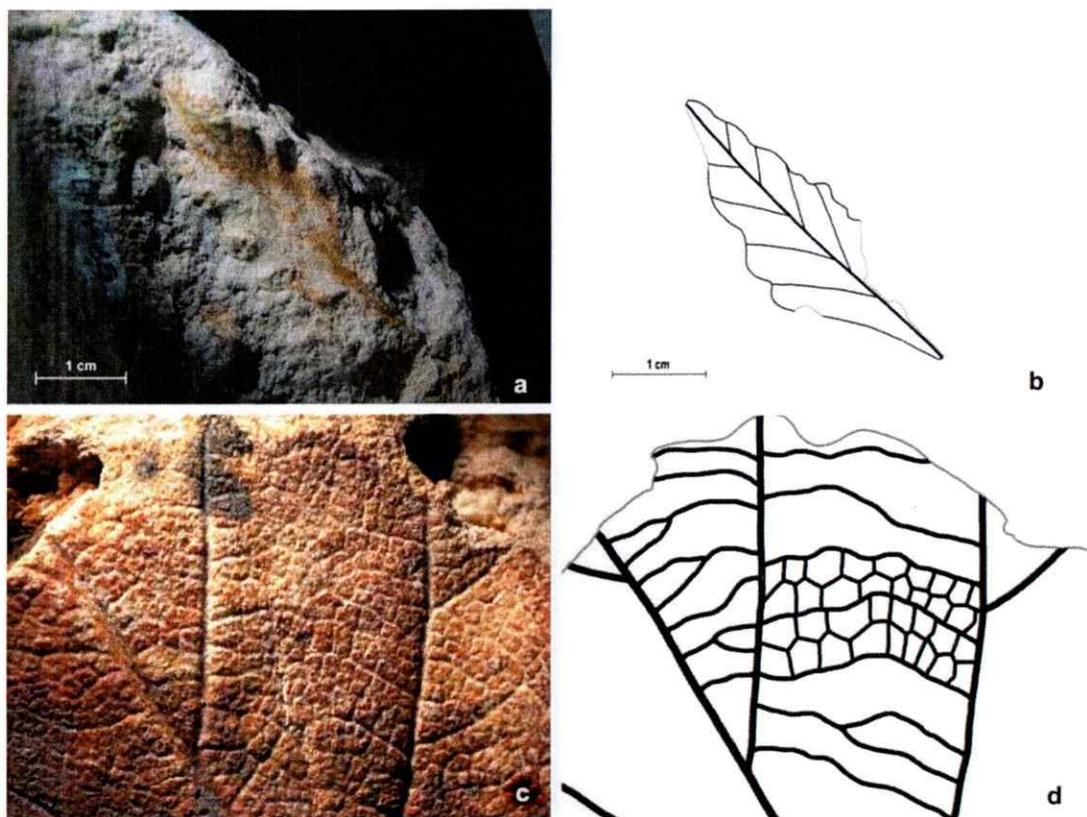


Figura 33. Detalle morfotipo LFH31.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(Indet dicot)

Morfotipo: LFH32

Holomorfotipo: CP-LFH-351

Material estudiado: CP-LFH-351, 462, 510, 519.

Descripción:

Hojas simétricas de tamaño micrófilo I. La forma de las hojas es ovada, en algunos casos casi elíptica. La base es convexo-redondeada y un ápice agudo y ligeramente acuminado en algunos casos. Posee margen dentado-aserrado. Se observan dientes muy pequeños, con ápice y base rectos. Se observan aproximadamente 3 dientes por centímetro de

margen, con un espaciamiento amplio y regular. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es craspedódroma. El ángulo de las venas secundarias decrece ligeramente hacia la base y el espacio entre ellas es irregular, a veces muy pequeño y a veces de mayor tamaño. Estas tienen un ligero cambio de curvatura llegando al margen, lo que provoca variabilidad en el ángulo de las venas de tercer orden. Posee venas intersecundarias fuertes, en algunos espacios. Se observan venas de tercer orden son opuestas percurrentes con recorridos rectos y ángulos obtusos. El curso de las venas terciarias no presenta variación significativa, Las venas de cuarto orden son alternas percurrentes.

Observaciones:

Se caracteriza principalmente por las características de las venas secundarias: variabilidad en el ángulo, variabilidad en los espacios, cambio de curvatura y más de 15 pares de venas secundarias.

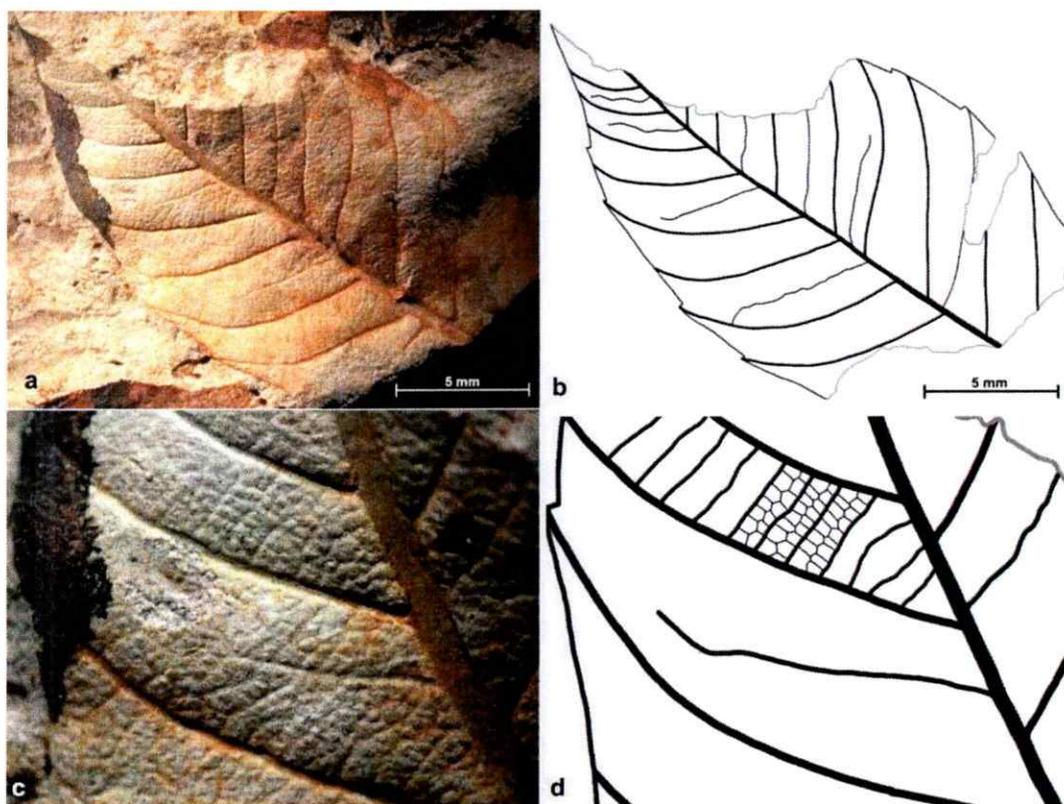


Figura 34. Detalle morfotipo LFH32.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(Indet dicot)

Morfotipo: LFH33

Holomorfotipo: CP-LFH-147

Material estudiado: CP-LFH-147

Descripción:

Hoja simétrica y de tamaño micrófila I. Presenta una forma ovada con una base obtusa-redondeada y un ápice agudo y recto. Presenta un margen dentado con dientes de pequeño tamaño. Se observan aproximadamente 12 dientes por centímetro de margen, con un

espaciamiento pequeño y regular. Los dientes presentan un ápice y una base cóncava. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden craspedódroma es con las venas secundarias que se bifurcan de dos a tres veces antes de llegar al margen, cada una de las cuales llega a un diente. El espaciamiento de estas venas es irregular, aunque parece ser mayor de la parte media de la lámina. El ángulo de las venas se mantiene prácticamente uniforme. Presenta venas agróficas simples y rectas que se originan de las venas secundarias basales. No se observan venas intersecundarias. Las venas de tercer orden son alternas percurrentes, cuyo ángulo se incrementa ligeramente al avanzar hacia el margen. En la venación de cuarto orden se observa una mezcla de una organización poligonal regular reticuladas y venas alternas percurrentes.

Observaciones:

La característica distintiva es la venación doblemente bifurcada cladódroma, característica exclusiva de este morfotipo. Además cabe destacar el número, tamaño y forma de los dientes presentes, los cuales solo se encuentran en este morfotipo.

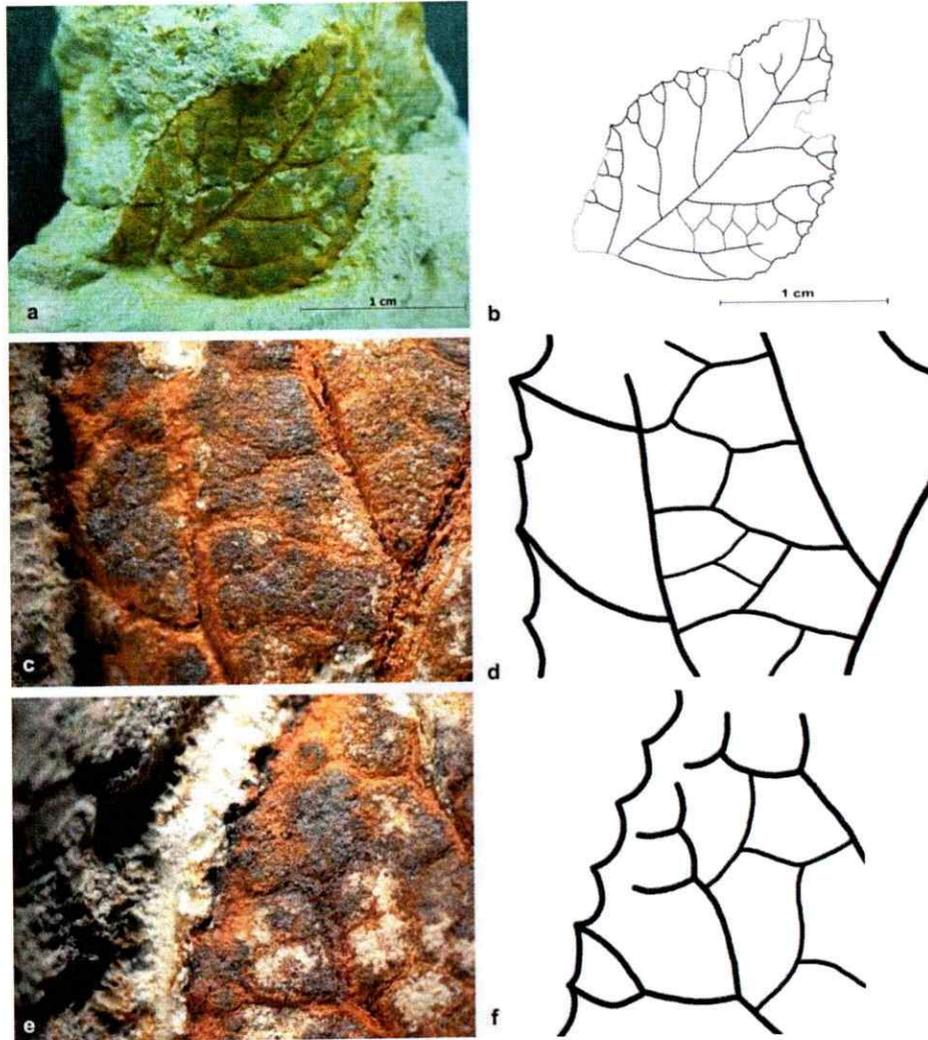


Figura 35. Detalle morfotipo LFH33.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH34

Holomorfotipo: CP-LFH-410

Material estudiado: CP-LFH-410

Descripción:

Hoja simétrica y tamaño supuestamente micrófilo II. La forma de la hoja se supone elíptica. La base es aguda y convexa, mientras que el ápice no es visible; sin embargo, se supone agudo. Presenta un margen aserrado. Posee dientes pequeños con ápices y bases rectas. Se observan aproximadamente 5 dientes por centímetro de margen con un espaciado irregular. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es craspedódroma. Las venas secundarias recorren un corto tramo y se bifurcan de inmediato aproximadamente a la mitad de la distancia entre la vena principal y el margen. Después de la primera bifurcación, las venas secundarias se bifurcan al menos 3 a 4 veces antes de llegar al margen, disminuyendo su grosor después de cada bifurcación. El espaciado de las venas secundarias es irregular y el ángulo se mantiene constante a lo largo de la lámina. No se observan venas intersecundarias. Las venas de tercer orden son reticuladas al azar cerca de la vena media, mientras que cerca del margen estas venas se presentan con una disposición poligonal regular reticulada. Las venas de cuarto orden son regulares poligonales reticuladas. Al llegar al margen las venas parecen terminar en loops. A lo largo de la lámina se observa la presencia de glándulas circulares.

Observaciones:

La característica principal de este morfotipo recae en la venación semicraspedódroma festonada (siendo el único morfotipo con esa característica) y por la presencia de glándulas en la lámina.

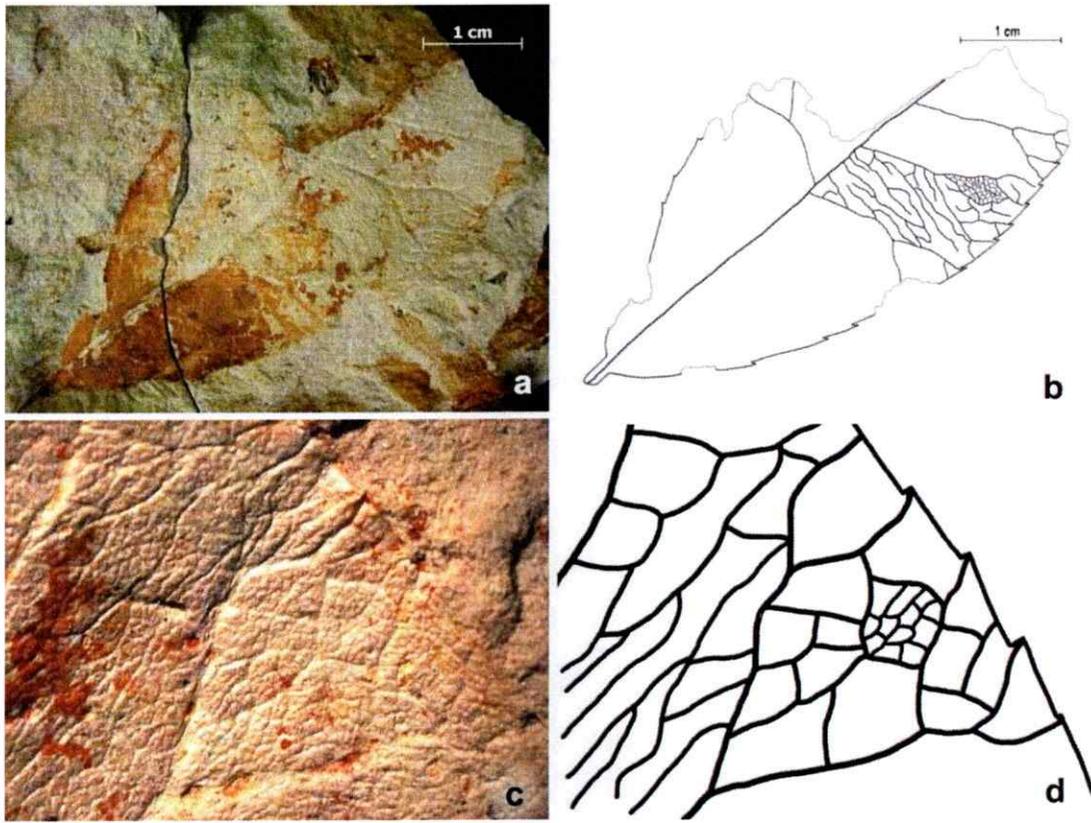


Figura 36. Detalle morfotipo LFH34.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH35

Holomorfotipo: CP-LFH-437

Material estudiado: CP-LFH-437

Descripción:

Hoja simétrica y tamaño micrófilo I. Presenta una forma obovada con un ápice aparentemente convexo-redondeado y una base recto-cóncava. El margen es aserrado con aproximadamente 2 dientes por centímetro con 5 milímetros de espaciamiento regular entre dientes. La forma de los dientes es derecha en la parte apical y convexa en la parte basal. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es craspedódroma. Una característica interesante de este morfotipo es que al igual que en otros morfotipos, las venas secundarias presentan un punto de inflexión que las hace cambiar de curvatura, pero en esta muestra en particular, el cambio de dirección que se produce se hace más pronunciado más cerca del ápice. El espaciamiento de las venas secundarias decrece ligeramente hacia la base de la hoja. El ángulo de las venas secundarias se mantiene prácticamente constante a lo largo de la hoja. Se observan venas intersecundarias débiles. Las venas de tercer orden se presentan como alternas percurrentes y su ángulo disminuye hacia la mitad de la hoja debido al punto de inflexión que presentan las venas secundarias.

Observaciones:

El morfotipo comparte muchas de las características que posee el morfotipo LFH30 como dientes y el espaciamiento y la forma de estos. Sin embargo, en este morfotipo no se da

la característica de los puntos de inflexión de las venas secundarias tan marcada. También la forma de las hojas en ambos morfotipos parece ser distinta.



Figura 37. Detalle morfotipo LFH35.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH36

Holomorfotipo: CP-LFH-95

Material estudiado: CP-LFH-95, 216, 516.

Descripción:

Hojas simétricas y tamaño micrófilo I. Las hojas presentan forma elíptico-oblonga, con base y ápice agudos y convexos. Presenta margen entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es una vena intramarginal ligeramente arqueada. El espaciamiento es pequeño y uniforme a lo largo de la lámina. El ángulo de las venas

secundarias es de aproximadamente 45° . Presenta 14 pares de venas secundarias. Presenta venas intersecundarias débiles en algunos espacios. Las venas de tercer orden son alternas percurrentes con un ángulo obtuso con respecto a la vena primaria, el cual no varía hacia el margen ya que las venas secundarias no presentan un cambio de curvatura. Las venas de cuarto y quinto orden no se observan con mayor detalle.

Observaciones:

Las características que destacan de este morfotipo, es que presenta una vena intramarginal, una gran numero de venas secundarias y espacios intersecundarios. Presenta diferencias marcadas con el morfotipo LFH20 con respecto al ángulo con que las venas secundarias emergen de la vena media.



Figura 38. Detalle morfotipo LFH36.

División MAGNOLIOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

(indet dicot)

Morfotipo: LFH37

Holomorfotipo: CP-LFH-485

Material estudiado: CP-LFH-485

Descripción:

Hojas simétricas y tamaño micrófilo I. Las hojas presentan forma elíptico-oblonga. La base y el ápice están ausentes. Presenta margen entero. La venación de primer orden es pinada. La venación de segundo orden es brochidódroma cuadrangular. Se observan arcos secundarios que se forman en los espacios entre arcos primarios, los cuales también son rectos. El espaciamiento se mantiene uniforme a lo largo de la lámina. El ángulo de las venas secundarias aumenta considerablemente hacia la base. Se observan 9 pares de venas secundarias. Se observan venas intersecundarias fuertes, de recorrido sinuoso, las cuales se insertan en los arcos brochidodromos. No se observan venas de mayor orden en las muestras.

Observaciones:

Se destaca la venación brochidódroma recta como característica principal, junto con el aumento de los ángulos de las venas secundarios al avanzar desde el ápice hacia la base.



Figura 39. Detalle morfotipo LFH37.

División PINOPHYTA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

Orden PINALES Gorozh

Familia ARAUCARIACEAE Henkel & W.Hochst

Género ARAUCARIA Juss.

Morfotipo: LFH38

Holomorfotipo: CP-LFH-176

Material estudiado: CP-LFH-68, 175, 176

Descripción:

Hoja simétrica, simple y tamaño en promedio microfólo I. El tamaño de las hojas presenta variación considerable, aunque la relación largo/ancho se mantiene prácticamente constante (~2:1). La forma de las hojas es ovada. El ápice es agudo y recto; puntiagudo en algunas muestras. Presentan una base marcadamente cóncava. Poseen margen entero. En algunas muestras se observa una vena media. También se notan algunas venas paralelas más delgadas que recorren las láminas longitudinalmente.

Observaciones:

El ejemplar tiene gran afinidad con la familia Araucariaceae. Los especímenes analizados en este estudio presentan grandes similitudes con la sección Araucaria (actualmente presente en Sudamérica)



Figura 40. Detalle morfotipo LFH38.

Orden PINALES Gorozh

Familia PODOCARPACEAE Endl.
Género PODOCARPUS L'Hér. ex Pers
Morfotipo: LFH39
Holomorfotipo: CP-LFH-132
Material estudiado: CP-LFH-132, 135, 381.

Descripción:

Hojas simétricas y tamaño micrófilo II. Las hojas varían aproximadamente de 3 a 5 centímetros de largo y 3 a 5 milímetros de ancho, con una razón largo/ancho de aproximadamente de 9:1. Las hojas presentan formas lanceolado-lineares y ligeramente falcadas. La base aguda y ligeramente decurrente y ápice recto. Presentan margen entero y una vena media que atraviesa longitudinalmente la lámina.

Observaciones:

La principal característica de este morfo es la forma alargada de la hoja, siendo bastante larga en comparación con su ancho. Este morfotipo resulta muy similar al género *Podocarpus*, específicamente *Podocarpus salignus*.

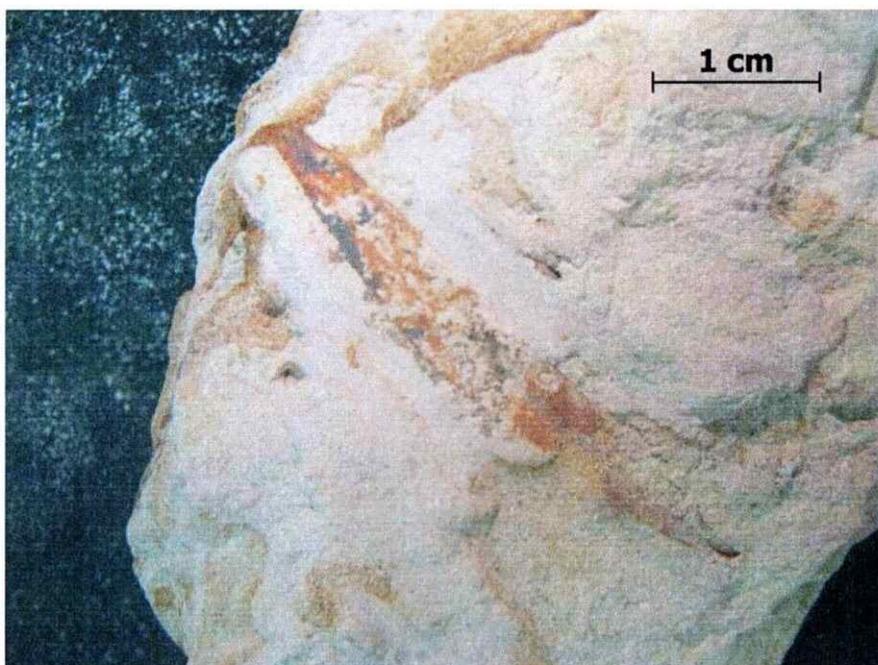


Figura 41. Detalle morfotipo LFH39.

División MONILOPHYTA A. R. Smith.

Orden EQUISETALES D. C. ex Bercht. & J.Presl

Familia EQUISETACEAE A. Michaux ex Alph. de Candolle.

Género EQUISETUM L.

Morfotipo: LFH40

Holomorfitipo: CP-LFH-424

Material estudiado: CP-LFH-113, 135, 182, 254, 294, 307, 424, 514, 519, 522, 523

Descripción:

Pequeña porción de tallo (en vista transversal y longitudinal), donde se notan claramente valles y crestas a lo largo de este. Hay una pequeña sección del tallo, en donde este se hunde, donde se supone nace el verticilo de hojas.

Observaciones: Este morfotipo se asemeja mucho al género *Equisetum*.

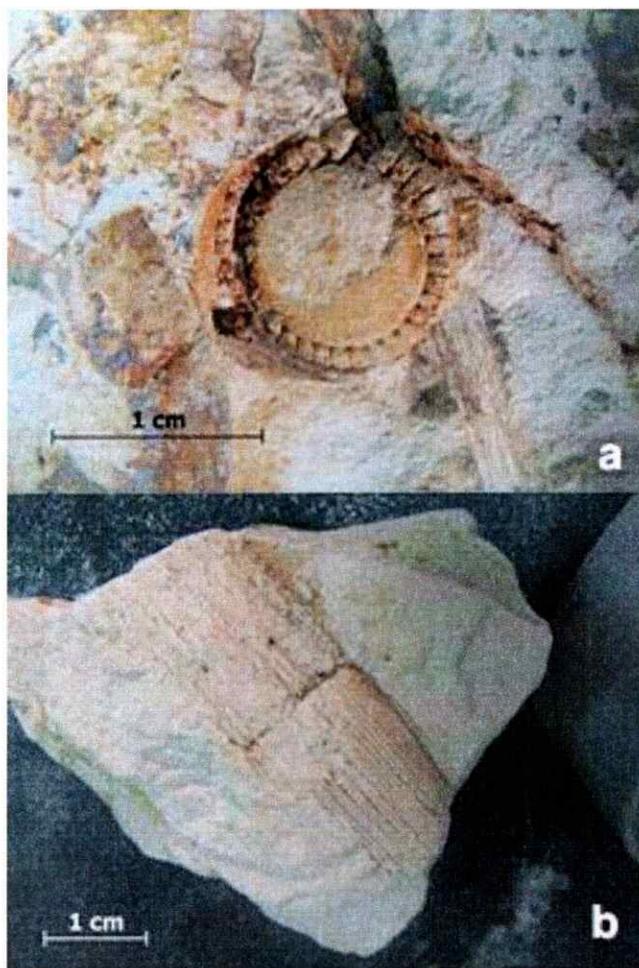


Figura 42. Detalle morfotipo LFH40

Orden ATHYRIALES Schmakov.

Familia BLECHNACEAE C. Presl.

Género BLECHNUM L.

Morfotipo: LFH41

Holomorfotipo: CP-LFH-404

Material estudiado: CP-LFH-289, 336, 404, 525.

Descripción:

Fragmentos de pinas de helecho que varían entre los 3 – 6 cm de largo y 1.5 – 2 cm de ancho. La forma de las pinas parece ser agudo-ovada en algunas muestras y elíptica en otras. La base parece ser fuertemente cordada, no observándose peciolulo; sin embargo, este carácter es observable solo en una de las muestras. El ápice de las pinas varía de formas convexo-redondeadas a rectas. Presentan un margen irregular ligeramente eroso y a veces aserrado. Se observa una vena media gruesa, cuyo ancho va disminuyendo marcadamente hacia el ápice. Presentan venas secundarias más delgadas que emergen de la vena media con un ángulo aproximado de 70-75 °. Las venas secundarias, en su mayoría, se bifurcan poco espacio después de su salida de la vena media. En algunos casos las venas secundarias se bifurcan más de una vez antes de llegar al margen.

Observaciones:

El ejemplar tiene afinidad con el género *Blechnum*, específicamente con *Blechnum chilense* presente actualmente en Chile.

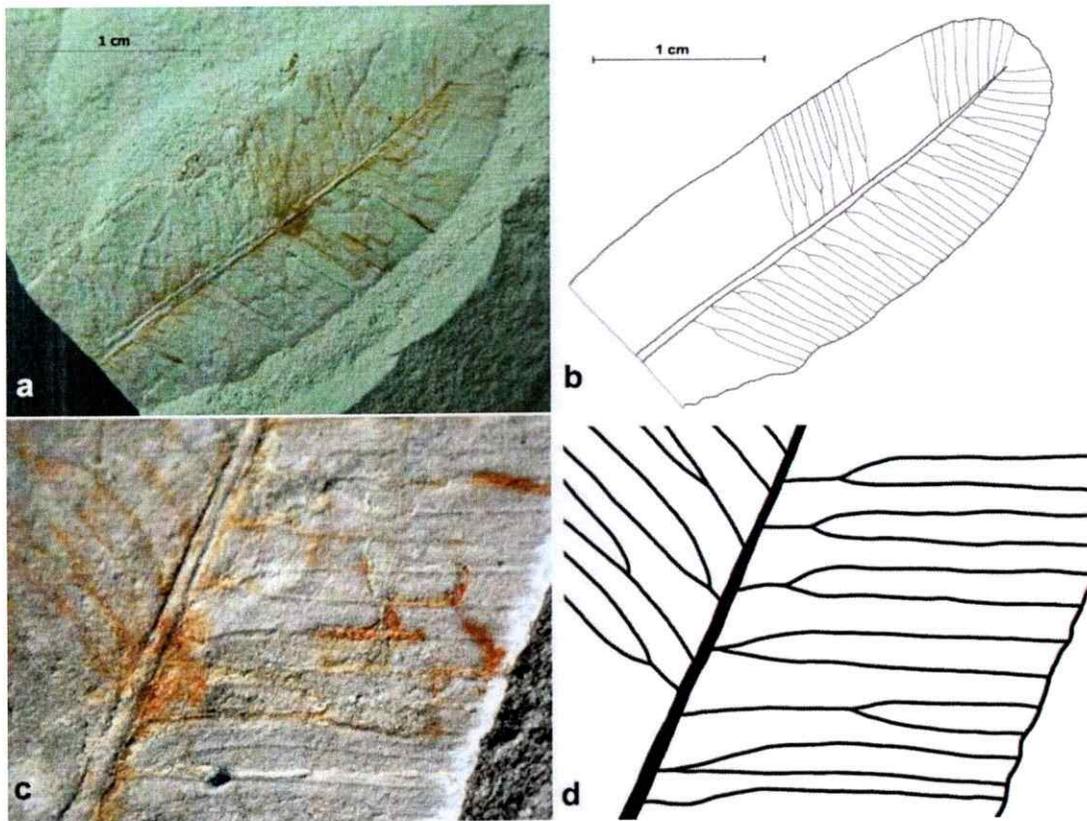


Figura 43. Detalle morfotipo LFH41.

Orden POLYPODIALES Link.

Familia WOODSIACEAE Herter.

Género CYSTOPTERIS Bernh.

Morfotipo: LFH42

Holomorfotipo: CP-LFH-40

Material estudiado: CP-LFH-40, 82, 242, 288, 379, 417, 619

Descripción:

Fragmento de hoja de helecho. Lamina probablemente bipinada con pinas con forma ovado-lanceolada y ápice recto. Poseen pínulas de aproximadamente 1 cm de ancho cerca

de la base y 2 cm de largo. Se observan pínulas con una disposición alterna, cuyas bases se insertan completas en el eje de la pina principal. En la mayoría de los casos las pínulas parecen estar unidas entre sí por su base. El tamaño disminuye hacia el ápice de la pina, el cual varía entre los 5 – 1 mm. Poseen una forma ovado-lanceolada y margen ligeramente aserrado. Se caracterizan por poseer una vena media de recorrido curvo, de la cual salen aproximadamente 10-12 venas secundarias más delgadas, con un espaciamiento intercostal pequeño e uniforme. Posee soros redondeados hacia la base de la lámina, agrupando 12-15 esporangios.

Observaciones:

La forma de las pinas en este morfotipo recuerda al Género *Cystopteris*, presente en Chile.

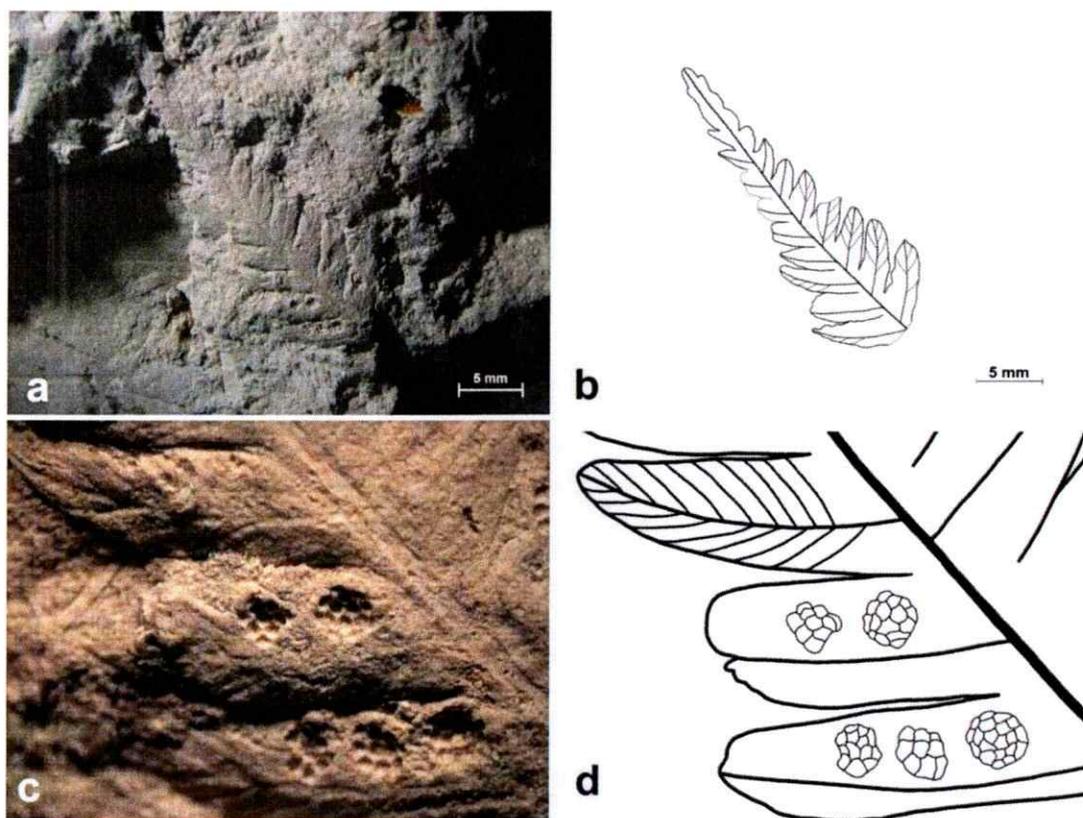


Figura 44. Detalle morfotipo LFH42.

Orden GLEICHENIALES Link.

Familia GLEICHENIACEAE R. Brown & C. Presl.

Género GLEICHENIA J. E. Smith.

Morfotipo: LFH43

Holomorfotipo; CP-LFH-410

Material estudiado: CP-LFH-410

Descripción:

Fragmento de hoja de helecho. Lamina probablemente pinada de 2-3 mm de ancho y 2.3 cm de largo. Se observan 6 pinas (algunas fragmentadas) con una disposición alterna, cuyas bases se insertan completas en el eje central de la lámina. Se observa una separación

irregular de 1-2 mm entre las pinas. Poseen formas ovado-lanceoladas y alargadas, con ápice recto, cuyos tamaños son de aproximadamente 1.5–1.8 cm. El margen es débilmente aserrado. Poseen una vena media gruesa de la cual salen ~ 20 pares de venas secundarias más delgadas, con ángulo y espacio pequeño y constante. Las venas secundarias se bifurcan 1-2 veces antes de llegar al margen.

Observaciones:

Se distingue principalmente de los otros morfotipos de helechos, debido a la longitud de sus hojas. Por la disposición de las pinas, este morfotipo recuerda al género de helechos *Gleichenia*.

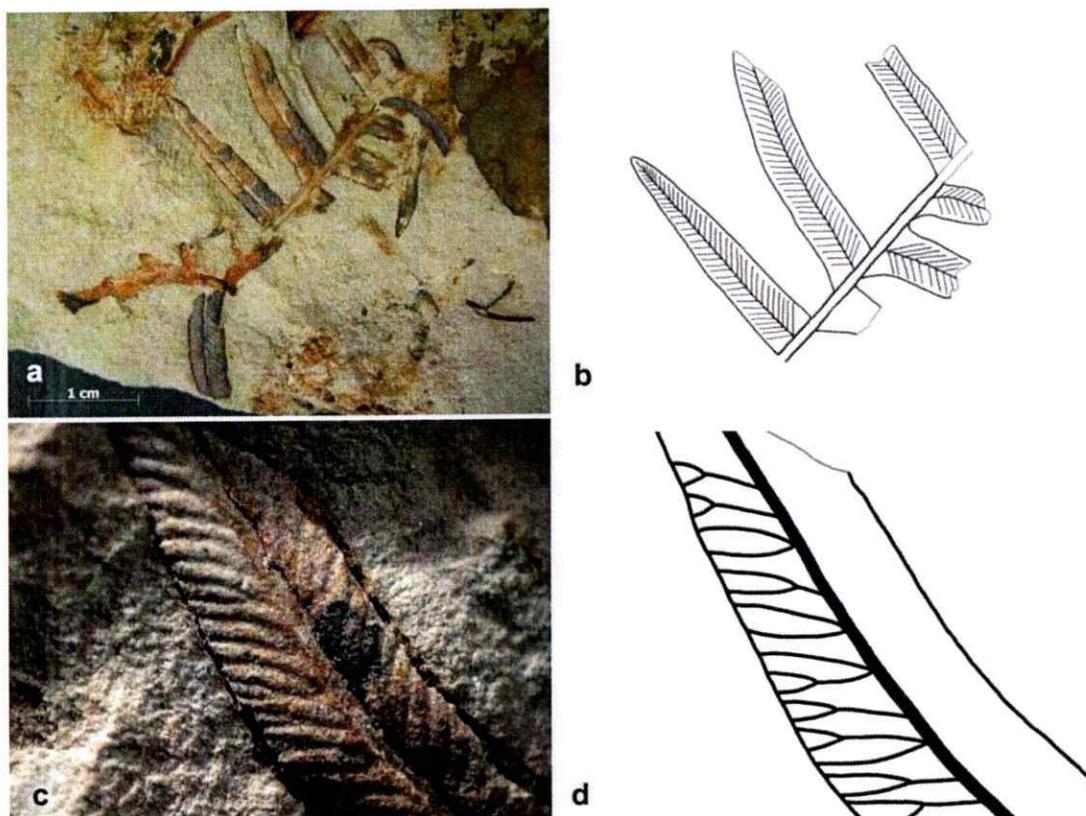


Figura 45. Detalle morfotipo LFH43.

División MONILOPHYTA A. R. Smith

(Helecho indet.)

Morfotipo: LFH44

Holomorfotipo: CP-LFH-24

Material estudiado: CP-LFH-24

Descripción:

Fragmento de hoja de helecho, posiblemente pinada de 1.3 cm de largo. Se observan 6 pinas, con una disposición alterna, con una base insertada completamente en el eje de la lámina. Las pinas se están unidas entre sí por la base, siendo el espacio entre ellas prácticamente inexistente. El tamaño de las pinas disminuye ligeramente hacia el ápice de la lámina. Poseen formas elíptico-ovadas y tamaños de 9-10 mm aproximadamente. Posee un margen dentado con 5 dientes por centímetro, con base y ápice rectos. Se observa una vena media y venas secundarias que salen de esta. Posee aproximadamente 7-8 pares de venas secundarias con espaciamiento aparentemente irregular.

Observaciones:

Este morfotipo presenta similitudes con el morfo LFH43; sin embargo este morfotipo el margen es crenado, con lóbulos.

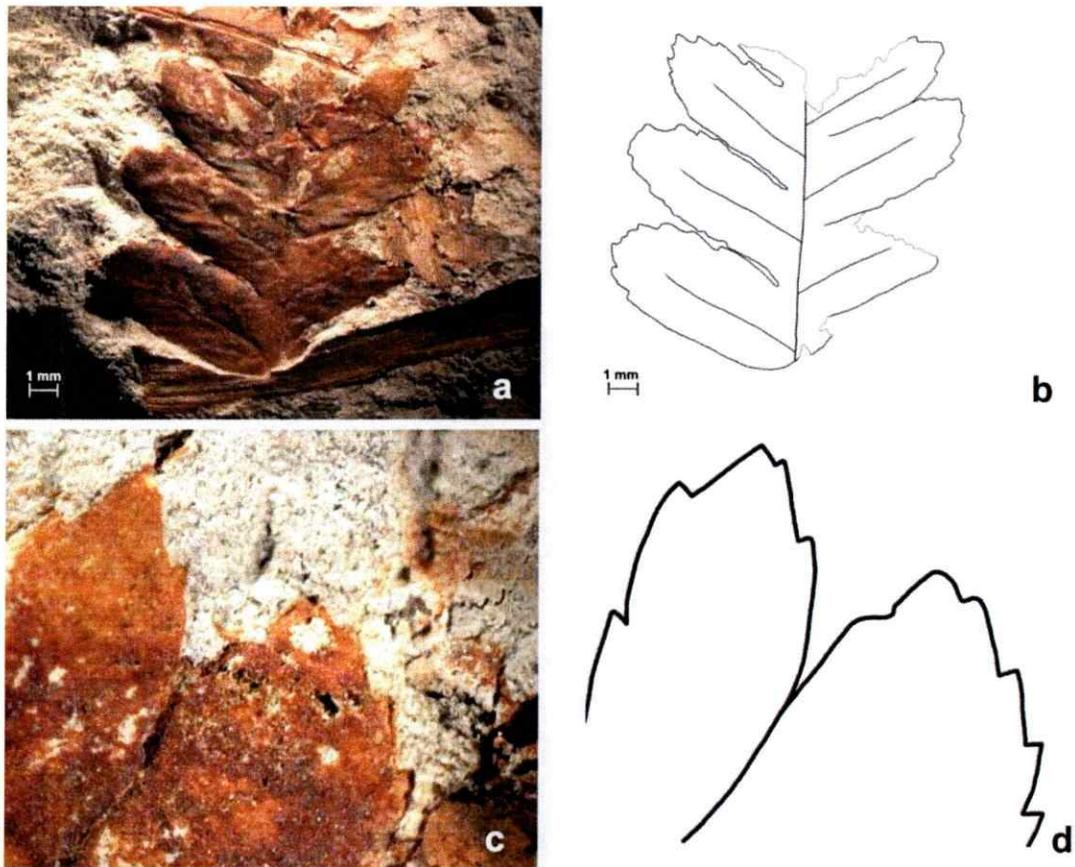


Figura 46. Detalle morfotipo LFH44.

División MONILOPHYTA A. R. Smith

(Helecho indet)

Morfotipo: FNCP45

Holomorfitipo: CP-LFH-255

Material estudiado: CP-LFH-255

Descripción:

Fragmento de hoja de helecho, posiblemente bi-o tripinada de ~1 cm de largo. Se observan 6 pinas (algunas fragmentadas) dispuestas alternamente, sin separación y de 6 – 7 mm de

largo y 2 mm de ancho. El ancho no parece disminuir al avanzar hacia el ápice de las pinas. Cada pina presenta ~6 pínulas en disposición opuesta, fuertemente unidas por la base. Presentan una forma triangular a redondeada. El margen es entero, aunque ligeramente eroso en algunas partes de la lámina. El tamaño es de 1-1.5 mm de largo. Las pínulas presentan una vena media, de la cual salen venas secundarias más delgadas. En las pinas basales del fragmento se observan posibles soros circulares.

Observaciones: Este morfotipo no ha podido ser asignado semejante a ninguna especie actual.

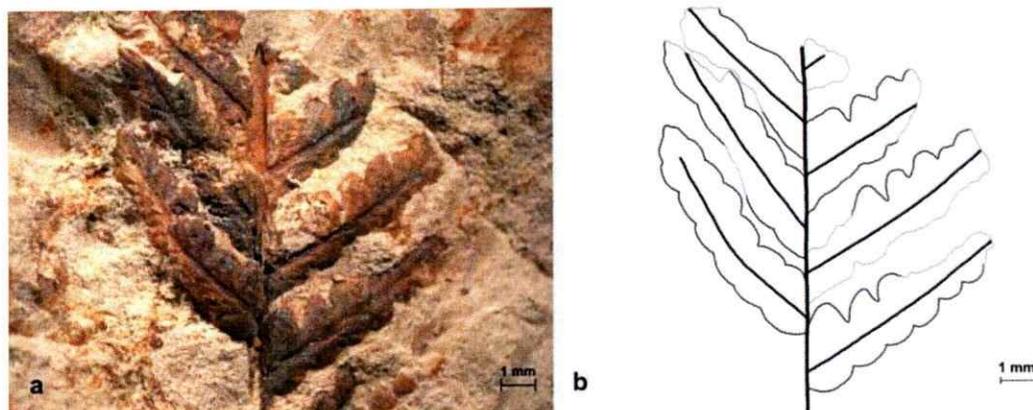


Figura 47. Detalle morfotipo LFH45.

4.3 Carácter fitogeográfico

A continuación se detallan las distribuciones geográficas de los géneros afines a las morfoespecies descritas, con el fin de caracterizar fitogeográficamente el ensamble fósil de la flora de Cerro Los Pololos:

- 1) *Blechnum*: Género que agrupa alrededor de 200-210 especies de helechos de distribución cosmopolita, con 138 representantes en el hemisferio sur (Rolleri & Prada, 2006). En Chile está representado por 10 especies (Rodríguez y col. 2009). Los fósiles fueron comparados con la especie *Blechnum chilense* L., nativa de los bosques de Chile y Argentina. En Chile esta especie se distribuye desde la Región de Coquimbo hasta la Región de Magallanes y de la Antártida Chilena (Rodríguez y col. 2009). Crece en áreas con abundante humedad y asociado en algunos casos a cursos de agua, interior de los bosques y quebradas (Rodríguez y col. 2009).
- 2) *Cystopteris*: Género de distribución cosmopolita con alrededor de 28 especies de helechos descritas, las cuales crecen principalmente en zonas montañosas templadas (Rothfels y col. 2012b, 2013). El material fósil fue comparado con la especie *Cystopteris fragilis* Bernh., el cual se distribuye principalmente en Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Uruguay y Nueva Zelanda (Rodríguez y col. 2009). Se distribuye en casi toda la extensión de Chile continental y también en el archipiélago de Juan Fernández, en lugares preferentemente húmedos, protegidos y con poca luz (Rodríguez y col. 2009).
- 3) *Gleichenia*: Género de helechos con 10 especies aceptadas.

- 4) *Araucaria*: Género de coníferas siempre verdes con 19 especies aceptadas de distribución disyunta a lo largo del hemisferio sur (Kershaw y Wagstaff, 2001). Se distribuye en Oceanía, en Australia oriental, Isla Norfolk, Nueva Caledonia, Nueva Guinea y Sudamérica, en Argentina, Chile y Sur de Brasil. Los especímenes fósiles fueron comparados con *Araucaria araucana* Juss., la cual en Chile, se distribuye desde la VIII Región del Biobío a la X Región de los Lagos, en las áreas de la Cordillera de Nahuelbuta, entre los 1000 y 1400 msnm y la Cordillera de los Andes, entre los 900 y 1800 msnm (Donoso, 1993).
- 5) *Podocarpus*: Género de coníferas ampliamente distribuido en los trópicos de África, Asia, Australia, Oceanía y Sur-centro América, con aproximadamente 105 especies (Farjon, 2010). Las hojas fósiles fueron comparadas con *Podocarpus salignus* D. Don., especie endémica de Argentina y Chile. En Chile se distribuye en los bosques del centro-sur del territorio, desde la VII a la X Región, donde crece preferentemente en lugares húmedos (Donoso, 2005).
- 6) *Lithraea*: Género de dicotiledóneas, que incluye tres especies distribuidas en el Neotrópico de Sudamérica, específicamente Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay (García & Ormazábal, 2008). Nuestra morfoespecie fósil muestra marcadas similitudes morfológicas con *Lithraea caustica* Molina ex Hook. & Arn. Esta especie es endémica de Chile y se distribuye entre las Regiones IV y VIII, donde es un elemento importante de los Bosques Esclerófilos de Chile central (Luebert & Pliscoff, 2006).
- 7) *Berberis*: Género de arbustos perennes con una amplia distribución global.

- 8) *Gaultheria*: Género de arbustos con aproximadamente 130 especies distribuidas principalmente en las regiones de Asia Este, Australasia y regiones templado-tropicales de América centro y sur (Middleton, 1991). Hojas fósiles han sido comparadas con la especie *Gaultheria mucronata* (L.f.) Hook. & Arn., nativa del sur de Argentina y Chile. En Chile se distribuye entre la VIII y X región, donde crece como matorral secundario, asociada a bosques siempreverdes de *Nothofagus* y también en matorrales costeros (Teillier & Escobar, 2013).
- 9) *Mitraria*: Género de arbustos y epifitas con 3 especies nativas de Argentina y Sudamérica (Hoffman, 1982). Similitudes morfológicas han llevado a comparar hojas fósiles con *Mitraria coccinea* Cav., la cual se distribuye en la región de Coquimbo (IV) y desde la región del Maule hasta Magallanes (VII – XII), donde crece en ambas vertientes cordilleranas en lugares con abundante sombra y humedad (Hoffman, 1982), principalmente asociada a bosques de *Nothofagus betuloides* (Luebert y Pliscoff, 2006).
- 10) *Ocotea*: Género de plantas dicotiledóneas, el que incluye ~324 especies de árboles y arbustos siempreverdes. Se distribuye ampliamente en las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Henk van der Werff, 2002). Nuestro material fósil se comparó con dos especies de este género: *Ocotea densiflora* (Meisn.) Mez. presente en el sur-este brasileño y *Ocotea subterminalis* H. van der Werff. presente en los estados del nor-este brasileño y sur de Guyana francesa (Grandtner & Chevrette, 2013).
- 11) *Aniba*: Género de plantas dicotiledóneas, que incluye 41 especies de árboles y arbustos, cuya distribución incluye las Antillas, Guyana, centro-sur de Brasil y

regiones de los Andes tropicales (Leon & Espinoza de Pernia, 2000). El material fósil fue comparado con la especie *Aniba firmula* (Nees & C. Martius) Mez., árbol siempreverde, presente la región amazónica del centro-este de Brasil, Perú, Colombia y Venezuela.

- 12) *Persea*: Género de alrededor de 150 especies, cuya distribución incluye principalmente las Américas: Neotrópico de Sudamérica, Caribe y sur de Norteamérica; y este-sudeste asiático (Henk van der Werff, 2002).
- 13) *Peumus*: Este género pertenece a la familia Monimiaceae, que abarca unas 440 especies ampliamente distribuidas en los trópicos a nivel global (García & Ormazábal, 2008). Este género está representado por una sola especie, *Peumus boldus* Mol., con la cual se compararon nuestros especímenes fósiles, la cual es endémica de Chile y distribuye ampliamente en la región central y sur del país, entre las regiones de Coquimbo (IV) y los Lagos (X) (Doll y col, 2005). Es un componente característico del Bosque Esclerófilo de Chile central, junto con especies como *Lithraea caustica* y *Quillaja saponaria* (Luebert & Pliscoff, 2006). En general la especie puede crecer en condiciones de poca humedad y es resistente a largos periodos de sequías (Schneeberger, 2001).
- 14) *Eugenia*: Es el género más numeroso de la familia Myrtaceae, con ~500-2000 especies, de distribución ampliamente distribuida en los trópicos a nivel global (Mazine & Souza, 2008). Gran parte de las especies se distribuye en el Neotrópico de Sudamérica, especialmente en los Andes tropicales y los bosques Atlánticos brasileños (Mazine & Souza, 2008). Se establecieron afinidades morfológicas con

la especie *Eugenia multiramosa* McVaugh., la cual se distribuye actualmente en el norte de Perú, sur de Venezuela y oeste de Brasil.

- 15) *Luma*: Género que incluye 2 especies de árboles y arbustos siempreverdes, nativos de Argentina y Chile. El material fósil ha sido comparado con *Luma apiculata* (DC.) Burret., endémica de Chile, donde se distribuye entre la VI a X región hasta los 700 m sobre el nivel del mar, en ambientes preferentemente muy húmedos, en riberas de ríos y lagos (Hoffman, 1982).
- 16) *Myrcia*: Género con aproximadamente 374 especies de árboles y arbustos, cuya distribución abarca principalmente el Neotrópico de Sudamérica, Centroamérica y el sur de Norteamérica. Nuestro material fósil muestra similitudes con la especie *Myrcia fenziiana* O.Berg., la cual se distribuye en las sabanas del sector centro-oriental de Brasil, en la provincia fitogeográfica del Cerrado y en las formaciones vegetacionales de la mata atlántica brasileña (Forzza, 2010).
- 17) *Myrceugenia*: Género de árboles y arbustos perennes, con alrededor de 40 especies, las cuales presentan una distribución disyunta, con 26 especies distribuidas en la región sud-este de Brasil y regiones adyacentes, 12 especies distribuidas principalmente en la región de Chile central y 2 especies endémicas del Archipiélago de Juan Fernández (Murillo y col. 2012). Nuestra morfoespecie asignada a este género fue comparada con la especie *Myrceugenia lanceolata* (A.L. Juss. Ex Jaume) Kausel., endémica de Chile, la cual se distribuye entre las regiones de Coquimbo (IV) y del Bío-Bío (VII), donde crece en esteros y quebradas de lenta escorrentía, con alta humedad (Riedemann y col. 2014).

- 18) *Aspidosperma*: Es un género con aproximadamente 64 especies aceptadas, mayormente distribuido en Sudamérica, aunque también se distribuye en América central y sur de Norteamérica. El material fósil fue comparado con la especie *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg., especie nativa del noroccidente de Sudamérica, en Colombia, Venezuela y Perú; y del sureste Sudamericano, en los bosques atlánticos del noreste argentino en la provincia de Misiones, Paraguay y sudeste brasileño (Marcondes-Ferreira 1988).
- 19) *Nothofagus*: El género posee 36 especies de árboles siempreverdes y caducifolios distribuidas en territorios del Pacífico sur, en Sudamérica y Oceanía: Australia, Nueva Caledonia, Nueva Guinea, Nueva Zelanda y Tasmania (Hill, 2001). El género posee 10 especies endémicas del sur de Sudamérica (Rodríguez y col. 2003). La morfoespecie asignada a este género exhibe marcadas similitudes con *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst., árbol caducifolio nativo de Argentina y Chile (Hoffman, 2005). En Chile se distribuye desde la Región de Valparaíso (V) a la Región de los Lagos (X). En la zona norte de su distribución puede alcanzar los 1800 m de altitud, mientras que hacia el sur prefiere zonas bajas, hasta los 600 m (Hoffman, 2005). Es un elemento dominante en bosques caducifolios mediterráneos y templados, en el interior y en la pre cordillera de la zona centro-sur de Chile (Luebert & Pliscoff, 2006).
- 20) *Pouteria*: Género de 325 especies de árboles con amplia distribución en los trópicos del mundo (Triono et al., 2007).
- 21) *Manilkara*: Género de ~79 de árboles distribuidos en regiones tropicales y subtropicales del mundo: 35 en África, 14 en el sudeste asiático y 30 en América

centro y sur (Armstrong, 2013). La morfoespecie fósil fue comparada con la especie *Manilkara bella* Monach., endémica de Brasil, donde se distribuye principalmente en los bosques de la costa atlántica (O'Brien, 1998).

En la Tabla 3 se listan los géneros actuales con los que se compararon las morfoespecies analizadas y el elemento fitogeográfico al que pertenecen, según las definiciones de Villagrán & Hinojosa (1997):

ELEMENTO	GÉNERO
Amplio	<i>Berberis</i>
Austral-Antártico	<i>Araucaria</i> <i>Nothofagus</i>
Austral-Asiático	<i>Phoebe/Persea?</i> <i>Gaultheria</i>
Endémico	<i>Mitraria</i> <i>Luma</i> <i>Peumus</i>
Neotropical	<i>Lithraea</i> <i>Pouteria?</i> <i>Myrceugenia</i> <i>Myrcia</i> <i>Aspidosperma?</i> <i>Aniba?</i>
Pantropical	<i>Ocotea</i> <i>Eugenia</i> <i>Manilkara</i> <i>Podocarpus</i>

Tabla 3. Géneros afines a las morfoespecies de la flora fósil de Cerro Los Pololos y la afinidad fitogeográfica de cada uno

En la Figura 48 se muestran el porcentaje de cada elemento fitogeográfico presente en la flora fósil de C° Los Pololos. Se observa que esta flora fósil está dominada por los elementos fitogeográficos Neotropical (26,3%), Pantropical (21%) y Endémico (15,8%),

mientras que los que presentan menos abundancias relativas son el elemento Amplio, Austral Antártico y Austral Asiático.

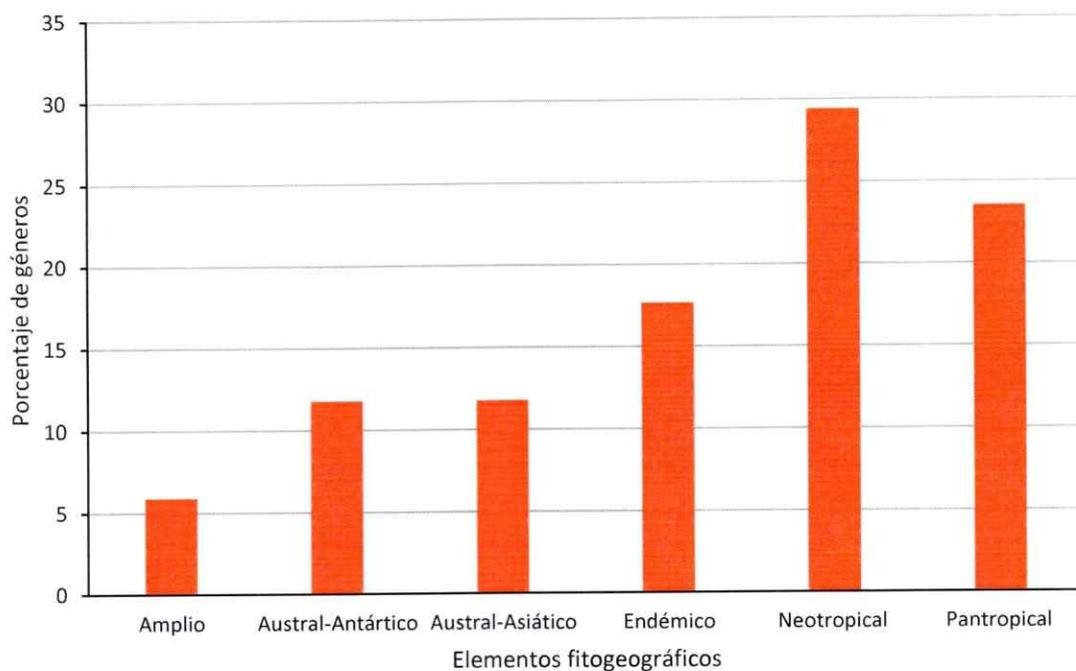


Figura 48. Porcentaje de elementos fitogeográficos asignados a los géneros afines a morfoespecies de la flora fósil de Cerro Los Pololos

En la Figura 49 se muestra la comparación de los porcentajes de elementos fitogeográficos de Cerro Los Pololos y de la flora fósil de Matanzas. La flora de Cerro Los Pololos en general presenta una marcada disminución del elemento Austral-Antártico, un aumento en la abundancia del elemento Pantropical y también un marcado aumento en la presencia del elemento actualmente Endémico.

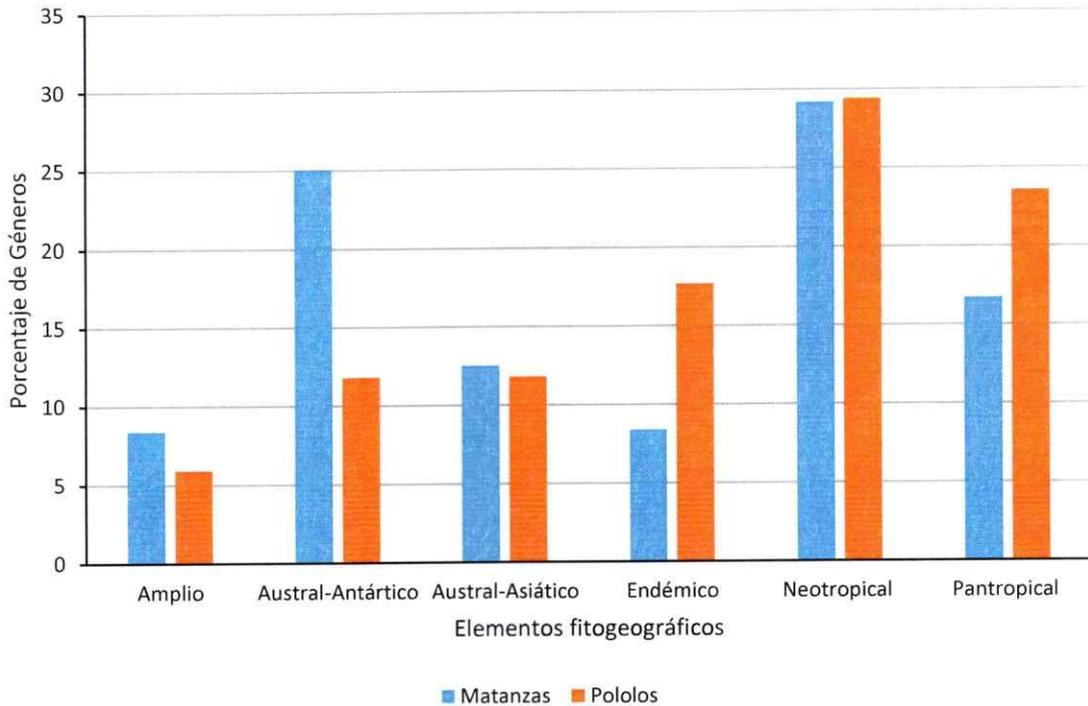


Figura 49. Porcentajes de elementos fitogeográficos de la flora de Matanzas y la flora de C° Los Pololos

4.4 Comparación de la diversidad en dos tafofloras de la formación Navidad

Se realizaron curvas de rarefacción de morfoespecies las cuales se basan en el número de hojas contadas de ambas floras fósiles consideradas en este estudio.

Las curvas de rarefacción (Figuras 50 y 51) muestran la distribución de diversidad alfa, donde los extremos de la curva muestran el número total de hojas fósiles en el muestreo y el número total de morfotipos presentes en cada flora fósil. Al comparar la diversidad en ambas floras fósiles tomando en cuenta el número de hojas totales, se aprecia que la curva de la tafoflora de C° Los Pololos (45 morfotipos) se diferencia de la curva de la tafoflora

de Matanzas (83 morfotipos). Las líneas punteadas que representan los intervalos de confianza de $\pm 95\%$ indican que existe una diferencia significativa entre la diversidad de ambas floras (Figura 50).

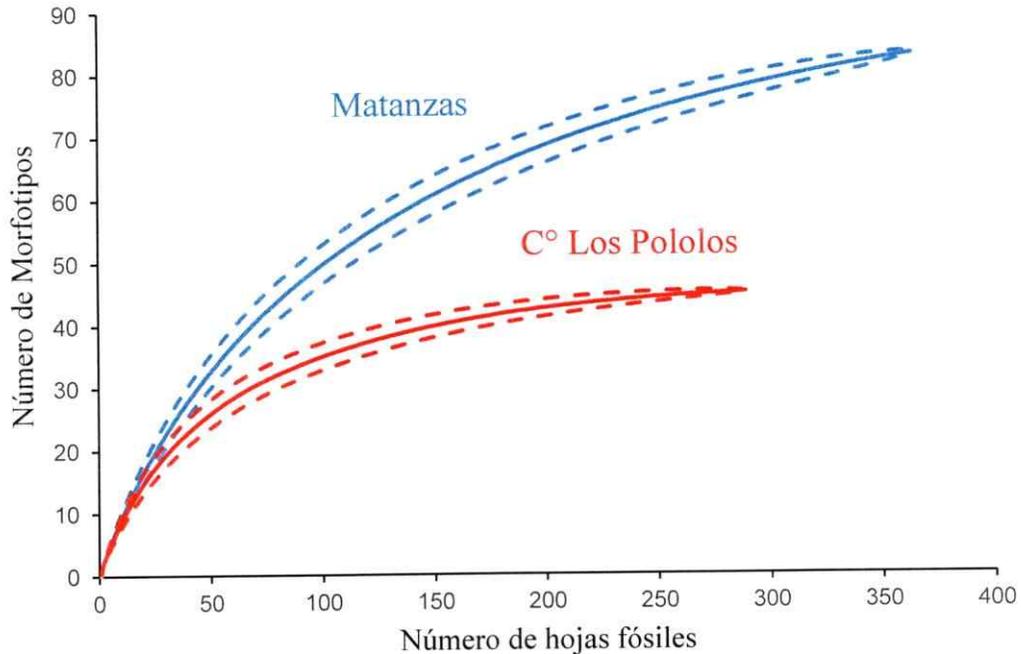


Figura 50. Curva de rarefacción de especies para número de hojas totales.

Cuando se comparan las curvas de rarefacción tomando en cuenta sólo el conteo de hojas de dicotiledóneas, se observa que la curva de la tafoflora de C° Los Pololos (37 morfotipos) se diferencia también de la tafoflora de Matanzas (68 morfotipos). Los intervalos de confianza de ambas floras en este caso tampoco se superponen, por lo que las diversidades serían significativamente distintas (Figura 51).

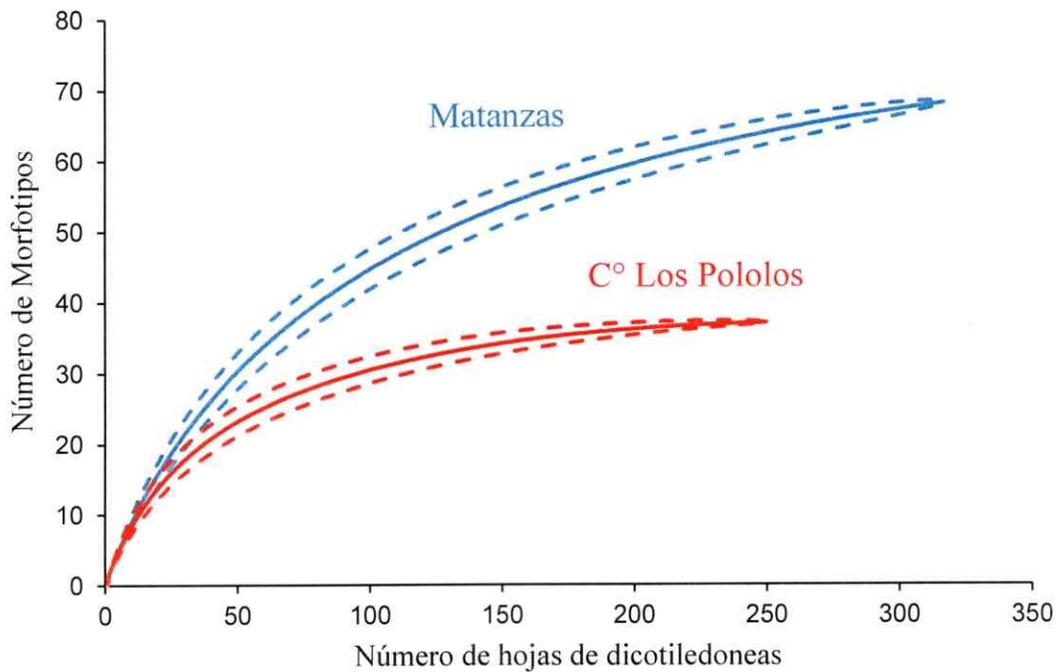


Figura 51. Curva de rarefacción de especies para número de hojas de dicotiledoneas..

4.5 Paleoclima

4.5.1 Fisionomía

En la Tabla 4 se informan los tipos de márgenes y tamaños de cada morfotipo según Wolfe (1987). De los 37 morfotipos totales se observa que 25 morfotipos presentan borde entero y 12 presentan borde dentado. La proporción entre morfotipos con borde entero y borde dentado es 0,68 y 0,32 respectivamente:

MORFOTIPO	TIPO DE MARGEN	RANGO DE TAMAÑO
LFH29	Dentado	Leptófila II - Micrófila I
LFH18	Dentado	Micrófila II - Micrófila III
LFH04	Dentado	Leptofila II
LFH30	Dentado	Micrófila II
LFH02	Dentado	Micrófila I
LFH35	Dentado	Micrófila II
LFH05	Dentado	Leptofila II
LFH32	Dentado	Micrófila I
LFH33	Dentado	Micrófila I
LFH34	Dentado	Micrófila II
LFH31	Entero	Micrófila I
LFH14	Entero	Micrófila II
LFH13	Entero	Micrófila I
LFH10	Entero	Micrófila II - Micrófila III
LFH06	Entero	Micrófila I
LFH25	Entero	Micrófila I
LFH01	Entero	Micrófila I
LFH28	Entero	Micrófila I
LFH07	Entero	Micrófila I
LFH26	Entero	Micrófila I
LFH12	Entero	Micrófila II - Micrófila III
LFH27	Entero	Micrófila I
LFH23	Entero	Leptofila II - Micrófila I
LFH19	Entero	Micrófila I
LFH21	Entero	Micrófila II
LFH15	Entero	Micrófila I
LFH22	Entero	Micrófila II
LFH16	Entero	Micrófila I
LFH08	Entero	Micrófila III
LFH09	Entero	Micrófila II
LFH20	Entero	Micrófila III
LFH11	Entero	Micrófila I
LFH24	Entero	Micrófila I
LFH17	Entero	Micrófila I
LFH36	Entero	Micrófila I
LFH37	Entero	Micrófila I
LFH03	Entero	Micrófila I

Tabla 4: Tamaños y tipo de margen de las morfoespecies analizadas.

La Figura 52 muestra el rango de tamaño de Wolfe (1987) en que se distribuyen los morfotipos de dicotiledóneas descritos. Se observa que los mayores porcentajes de tamaños se encuentran en los rangos medios a bajos de la distribución de tamaños, siendo

los tamaños de las Micrófilas los más representados con aproximadamente el 83%, siendo Micrófila I el que muestra mayor abundancia (56%). Los tamaños más pequeños que incluyen los rangos de Leptófila, solo están representados por Leptófila II con un 17%. El rango más pequeño de Nanófila no está representado en los morfotipos analizados. A su vez los rangos de Mesófilas (rangos de tamaños más grandes) tampoco están representados dentro de los morfotipos estudiados.

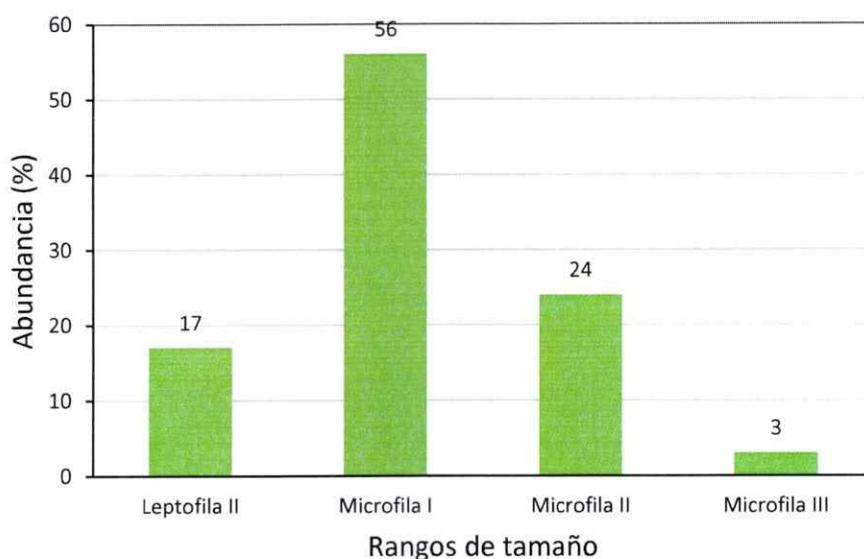


Figura 52. Abundancia relativa de rangos de tamaño de hojas fósiles según Wolfe (1987).

4.5.2 Métodos univariados: LMA y LAA

En base a las proporciones de tipo de márgenes observados en la flora fósil, los resultados del Leaf Margin Analysis para los dos modelos utilizados se resumen en la Tabla 5:

Modelo	MAT (°C)
Sudamérica	20,3 ± 2.8
Global	19,5 ± 4.8

Tabla 5. Temperaturas medias anuales calculadas con el porcentaje de morfotipos con borde entero para los dos datasets utilizados en este estudio.

Utilizando el dataset de Sudamérica, para la flora fósil de C° Los Pololos se obtiene un valor de 20,3 ($\pm 2,8$) °C, mientras que el valor para la temperatura media anual utilizando el dataset Global, da un valor de aproximadamente 19,5 ($\pm 4,8$) °C.

Para la flora fósil de Matanzas la temperatura media anual utilizando el dataset de Sudamérica da un valor de 15,9 ($\pm 2,8$) °C y el valor estimado con el dataset Global da un valor de 16 ($\pm 4,8$) °C.

La precipitación media anual estimada a partir de la ecuación de Hinojosa (2005) arroja una estimación de 88,8 ($\pm 34,9/57,6$) cm para C° Los Pololos, mientras que para la flora fósil de Matanzas el valor es de 76,3 (+30;-49,5) cm.

4.5.3 Método multivariados: Análisis CLAMP

La Figura 53 muestra el análisis de correspondencia canónica de 163 sitios de vegetación modernos incluidos en este dataset, junto con el sitio fósil de Cerro Los Pololos. Los resultados del análisis climático muestran que aproximadamente un 90% de la varianza es explicada por los dos primeros ejes canónicos del análisis (CCA1 y CCA2): CCA1 explica un 69,8% de la varianza total, mientras que CCA2 explica un 20,4%.

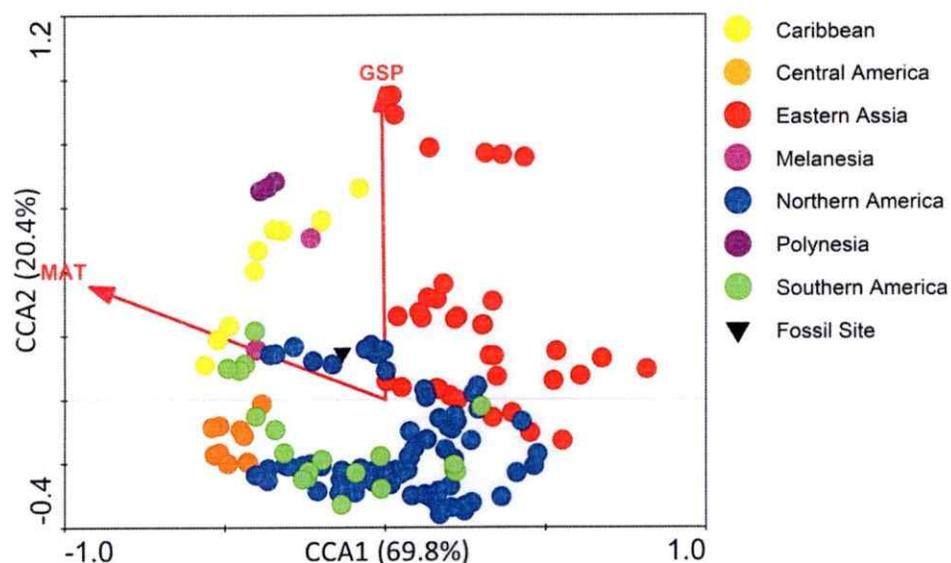


Figura 53. Análisis de correspondencia canónica mostrando 163 sitios de vegetación modernos. En círculos de colores se grafican los sitios modernos de acuerdo a su región de origen y en triángulo se grafica la flora fósil de Cerro Los Pololos.

En la Tabla 6 se resumen los valores para las variables de temperatura y precipitación el dataset de calibración utilizado en este estudio. Además se informan los coeficientes de determinación (r^2) y el error estándar asociado a cada variable (ES):

VARIABLE	ESTIMACIÓN	r ²	ES
MAT (°C)	17,4	0,85	2,3
WMMT (°C)	18,1	0,62	2,9
CMMT (°C)	13,7	0,81	3,7
GSP (cm)	100,8	0,76	42,3
MPW (cm)	68,5	0,55	25,3
MPD (cm)	14,3	0,70	7,4

Tabla 6. Valores de variables climáticas de temperatura y precipitación para cada dataset de calibración utilizado utilizando el método CLAMP.

4.5.4 Temperatura media anual de la flora de Cerro Los Pololos y variación de las temperaturas durante el Mioceno medio

La Figura 54 muestra la variación de temperatura media anual entre las dos tafofloras. Utilizando la ecuación entre el porcentaje de especies con borde entero y la temperatura media anual (MAT) para Sudamérica (Hinojosa y col. 2011) (método univariado), el valor de MAT obtenido para la flora de C° Los Pololos fue de $20,3 \pm 2,8$ °C, mientras que el valor de la MAT calculado para la flora de Matanzas es de $15,9 \pm 2,8$ °C. Se observa un marcado incremento en los valores de MAT al pasar de la tafoflora de Matanzas (23 Ma) a la tafoflora de C° los Pololos (12 Ma); el incremento es de aproximadamente 4° C.

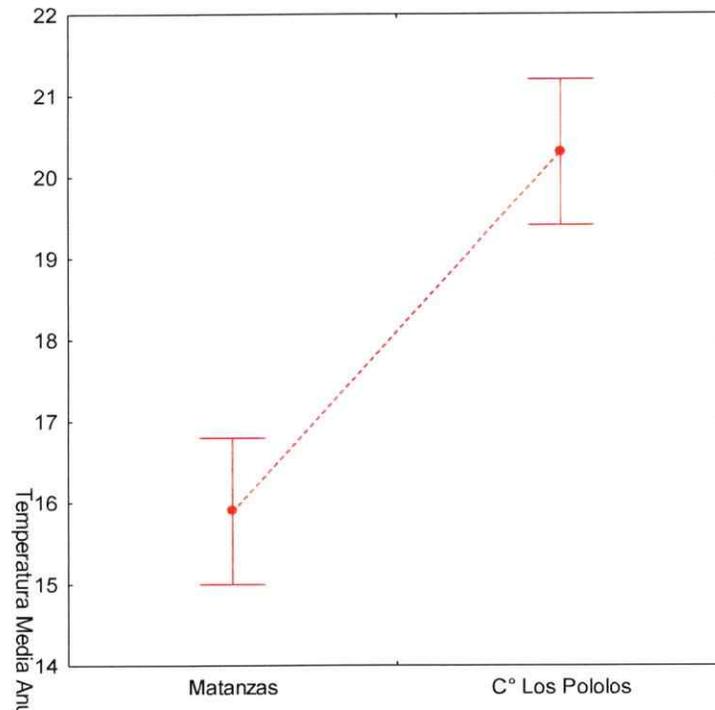


Figura 54 Variación de la temperatura media anual (MAT) en dos tafófitas de la formación Navidad de acuerdo a un modelo univariado, utilizando la ecuación de Sudamérica, según Hinojosa y col. (2011). Las barras indican el intervalo de confianza del 95%.

Utilizando la ecuación entre el porcentaje de especies con borde entero y la temperatura media anual (MAT) para el set Global (Peppe y col. 2011) (método univariado), el valor de MAT obtenido para la flora de C° Los Pololos fue de $19,5 \pm 4,8$, mientras que el valor de la MAT calculado para la flora de Matanzas es de $16 \pm 4,8$ °C.

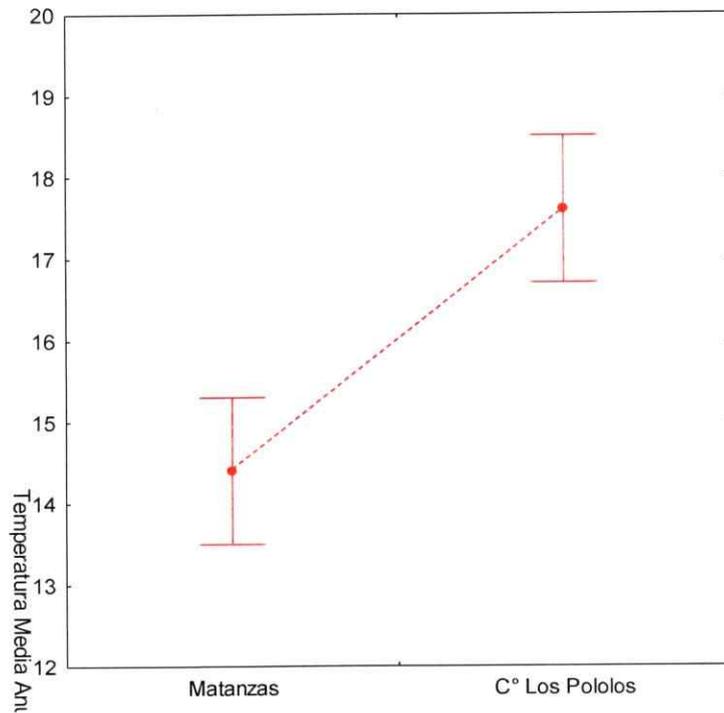


Figura 55. Variación de la temperatura media anual (MAT) en dos tafofloras de la formación Navidad de acuerdo a un modelo univariado, utilizando el modelo global (Peppe y col. 2011). Las barras indican el intervalo de confianza del 95%

Utilizando la ecuación MAT Global, se observa un incremento en los valores de MAT al pasar de la tafoflora de Matanzas (23 Ma) a la tafoflora de C° los Pololos (12 Ma); el incremento es de aproximadamente 3,5° C (Figura 55).

La Figura 56 muestra la variación en las temperaturas medias anuales utilizando el análisis CLAMP. Se observa un aumento en los valores de las temperaturas, cuyo incremento es de aproximadamente 2 °C.

La temperatura media anual obtenida para la tafoflora de C° Los Pololos fue de $17,7 \pm 2,2$ °C. De la misma manera la temperatura que se registra para la tafoflora de

Matanzas de acuerdo al método multivariado es de $15,5 \pm 2,1$ °C, la cual se obtuvo del estudio de Hinojosa (2005).

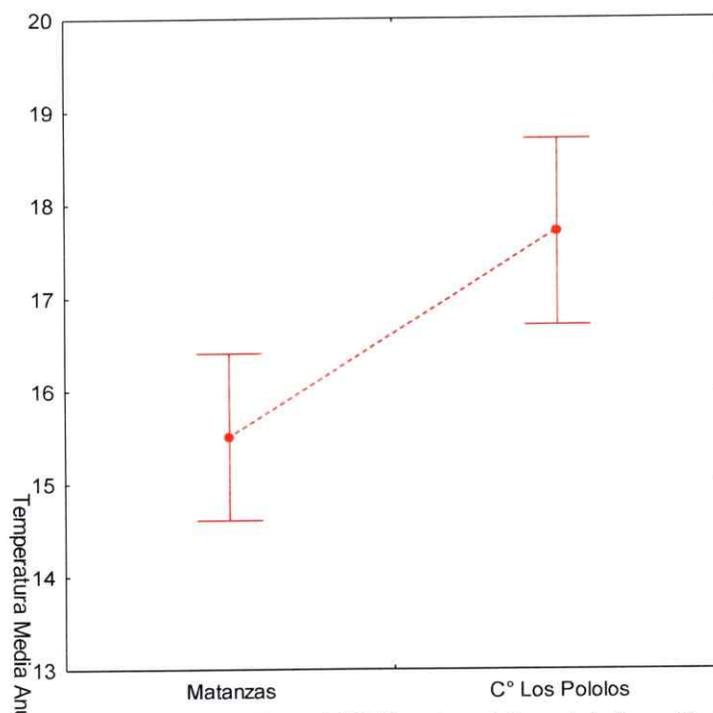


Figura 56. Variación de la temperatura media anual (MAT) en dos taflores de la formación Navidad de acuerdo a un modelo multivariado CLAMP. Las barras indican el intervalo de confianza del 95%.

4.5.5 Precipitación media anual de Cerro Los Pololos y variación de las precipitaciones durante el Mioceno

La precipitación media anual (MAP) para la localidad de Cerro Los Pololos a través del método univariado (Hinojosa, 2005; Wilf, 1998) muestra un valor de 88.8 (+34,9;-56,7) cm, mientras que la taflores de Matanzas muestra un valor muy similar de 76.3 (+30;-49,5) cm, valor obtenido de Hinojosa (2005).

La Figura 57 muestra la variación en las precipitaciones utilizando el método univariado. Se observa un ligero aumento de aproximadamente 10 cm de las precipitaciones al comparar las localidades de Matanzas y C° Los Pololos, aunque esta diferencia no es significativa y prácticamente ambas taofloras exhiben valores de la precipitación similares.

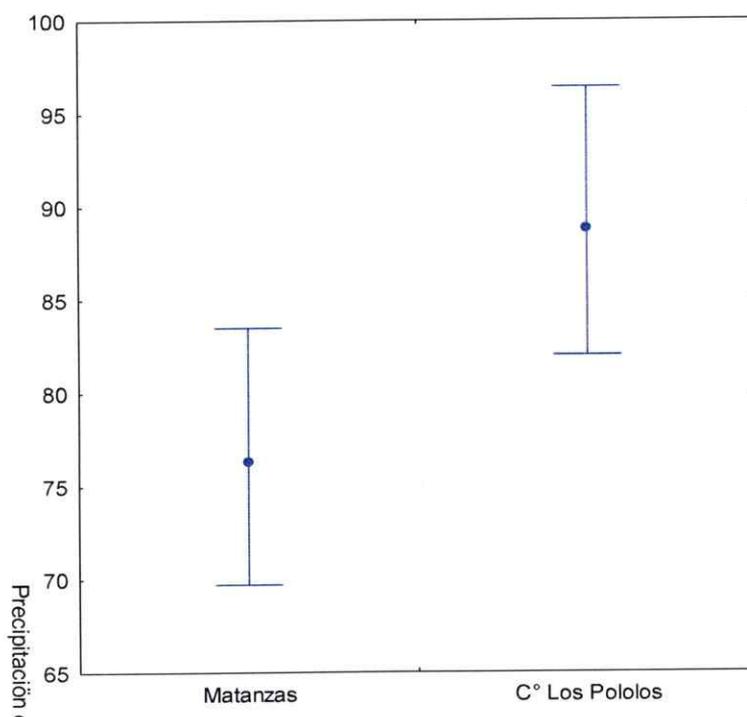


Figura 57. Variación de la precipitación media anual (MAP) en dos taofloras de la formación Navidad de acuerdo a un modelo univariado. Las barras indican los intervalos de confianza de 95%.

El análisis CLAMP, arrojó un valor de precipitación en la estación de crecimiento (GSP) para la localidad de C° Los Pololos de $82,0 \pm 33,42$ cm. El valor de la GSP mediante el mismo método arroja un valor aproximado de $114 \pm 47,89$ cm, para la taoflora de Matanzas, obtenido del estudio de Hinojosa (2005).

La Figura 58 muestra la variación de temperatura en ambas tafofloras utilizando el método multivariado. A diferencia de lo que ocurre con el método univariado, se observa una disminución en los valores de precipitación de aproximadamente 35 cm.

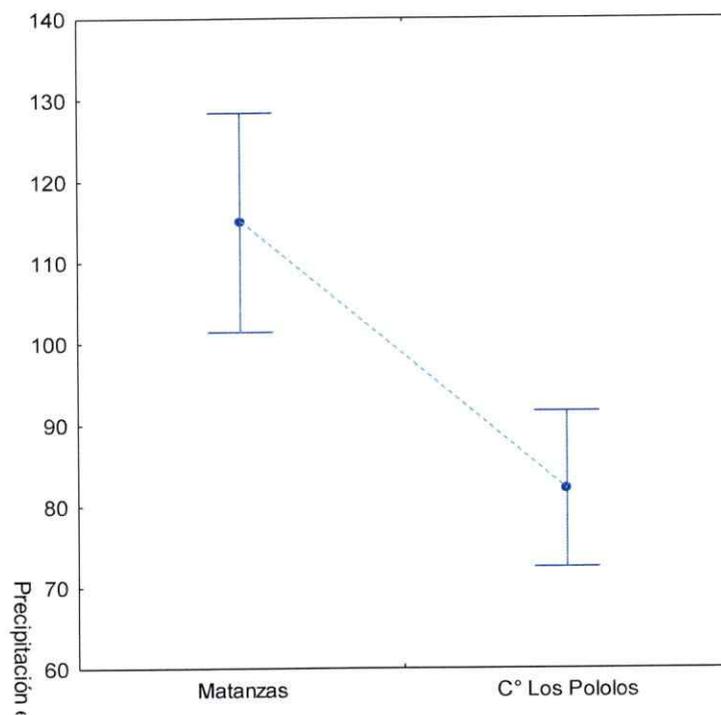


Figura 58. Variación de la precipitación durante la estación de crecimiento (GSP) en dos tafofloras de la formación Navidad de acuerdo a un modelo multivariado. Las barras indican los intervalos de confianza de 95%.

5. Discusión

5.1 Composición y fitogeografía de la tafloflora de Cerro Los Pololos

La flora fósil de Cerro Los Pololos presenta una predominancia de las familias de dicotiledóneas: Myrtaceae (6 sp), Lauraceae (5 sp), Sapotaceae (2 sp) y Berberidaceae (2 sp), mientras que las familias de coníferas están representadas por Araucariaceae y Podocarpaceae, ambas representadas por una especie respectivamente.

Las distribuciones de los géneros afines a las morfoespecies descritas en C° Los Pololos se pueden separar en dos grupos principales: géneros afines actualmente presentes en Chile y géneros que actualmente se encuentran en otras unidades de bosque en Sudamérica.

Dentro de los géneros actualmente presentes en Chile se encuentran *Araucaria*, *Berberis*, *Nothofagus*, *Persea*, *Gaultheria*, *Mitraria*, *Luma*, *Peumus*, *Lithraea*, *Pouteria*, *Myrceugenia* y *Podocarpus*. De las especies de helechos afines, encontramos 3 géneros con una distribución actual en Chile: *Blechnum*, *Cystopteris* y *Gleichenia*. Además observamos una morfoespecie afín a *Equisetum*.

Con 10 especies endémicas de Chile y Argentina, el género *Nothofagus* está ampliamente distribuido en Chile, desde la región de Valparaíso (V) hasta la región de Magallanes y la Antártida Chilena (Rodríguez & Quezada, 2003), con una dominancia en la mayoría de los bosques nativos del país (Oberdorfer, 1960). En la zona centro-sur y sur de Chile, *Nothofagus* es un elemento dominante en los bosques caducifolios mediterráneos costeros, interiores y andinos, así como de bosques caducifolios templados (Luebert &

Plissock, 2006). En estas asociaciones boscosas, *Nothofagus* aparece asociado a los géneros *Blechnum*, *Podocarpus*, *Lithraea*, *Berberis*, *Peumus*, *Luma*, *Myrceugenia* y *Gaultheria*, donde la asociación que más géneros en común comparte (dentro de los hallados en nuestra flora fósil) se encuentra en el bosque caducifolio mediterráneo andino de *Nothofagus glauca* y *N. obliqua*, en las laderas bajas de los andes, entre la región del Maule y Biobío (Luebert & Plissock, 2006).

El género *Lithrea*, también de amplia distribución en Chile, se distribuye desde la IV a la V región, el cual muestra dominancia en los bosques espinosos y bosques esclerófilos mediterráneos costeros, interiores y andinos (Luebert & Plissock, 2006), donde se le encuentra asociado a *Berberis*, *Blechnum*, *Luma*, *Myrceugenia* y *Peumus*. Cabe destacar que en algunas de estas asociaciones el género *Peumus* también es dominante, como es el bosque esclerófilo mediterráneo interior de *Lithraea caustica* y *Peumus boldus* (Luebert & Plissock). Las unidades de bosques donde los géneros *Lithraea* y *Peumus* son dominantes presentan relativamente menos asociaciones con otros géneros afines encontrados en nuestra flora fósil y su distribución es ligeramente más al norte que los bosques dominados por *Nothofagus* antes mencionados. El conjunto paleo florístico de la tafoflora de C° Los Pololos exhibe la presencia de los géneros *Nothofagus*, *Peumus* y *Lithrea* los cuales son elementos dominantes de los actuales Bosques Esclerófilos y Caducifolios de la Regiones de Chile Central (Luebert & Plissock 2006). Lo anterior se ve corroborado al observar las abundancias relativas de morfotipos de dicotiledóneas, en la cual se observa que estos tres géneros se encuentran dentro del 50% mayor de la abundancia total, con una dominancia de *Nothofagus* (10%), seguido de *Peumus* (6.4%) y por ultimo de *Lithrea* (5.2%) (Anexo 2).

Más al sur, a partir de la región del Biobío comienza la distribución del género *Araucaria*, elemento dominante de algunos bosques caducifolios templados andinos y bosques resinosos templados andinos en laderas de la cordillera de los andes y de la costa (Luebert & Pliscoff, 2006), asociada solo a los géneros *Blechnum* y *Berberis*.

Material fósil afín a *Araucaria* de las formaciones Goterones-Matanzas (23 Ma) y Boca Pupuya (16 Ma) en Navidad han sido asignados a las secciones Eutacta, nativas de Nueva Caledonia y a la sección *Araucaria*, nativa de Sudamérica. Se ha propuesto que la presencia de ambas secciones en Chile central se debería a condiciones de mayor pluviosidad durante el Mioceno inferior a medio, y que la extinción local de la sección Eutacta y la retracción de la distribución de *Araucaria* en Chile, sería consecuencia de una disminución progresiva de las precipitaciones después del Mioceno medio (Troncoso & Romero, 1993), lo cual sería avalado con las estimaciones de precipitación obtenidas en este estudio.

Otros géneros asociados a morfotipos con una menor dominancia, los cuales se distribuyen principalmente en los Bosques Templados del sur de Chile son *Gaultheria* asociado en su mayoría a los Bosque Templados Andinos de *Nothofagus dombeyi* en el sur de Chile, el género *Mitraria* por su parte se encuentra principalmente asociada a los bosques laurifolios templados de *Nothofagus dombeyi*, en la región de Los Lagos y a los bosques siempreverdes templados de *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus betuloides* (Luebert & Pliscoff, 2006).

Las morfoespecies afines a helechos han sido asignadas en su mayoría a géneros presentes actualmente en la zona centro-sur de Chile, como *Cystopteris* y *Blechnum* (Luebert & Pliscoff, 2006), mientras que el género *Gleichenia* está presente casi

exclusivamente en la zona sur de Chile. La presencia de 3 morfotipos de helechos identificados, junto con las altas abundancias relativas de los morfotipos *Cystopteris* y LFH45 (helecho indet), hacen pensar que el ambiente de esta flora fósil posee una humedad relativa alta o la cercanía a un curso de agua que permitió el crecimiento de estas especies.

Con respecto a los géneros afines ausentes en Chile y presentes en otras regiones de Sudamérica podemos nombrar a: *Ocotea*, *Eugenia*, *Manilkara*, *Myrcia*, *Aspidosperma* y *Aniba*, los cuales se distribuyen ampliamente en las provincias Yungas, Amazónica, Paranense, del Cerrado y por último con una mayor predominancia en la provincia Atlántica (Marcondes-Ferreira 1988; O'Brien, 1998; León & Espinoza de Pernia, 2000; Henk van der Werff, 2002; Forzza, 2010). Cabe destacar la gran abundancia de improntas fósiles asignadas a *Equisetum sp.*, lo cual se ha relacionado también con la cercanía de cursos de agua o cuencas (Troncoso, 1991).

De acuerdo a su composición, la flora fósil de C° Los Pololos se relaciona con la flora fósil de Cerro Los Litres, Mioceno temprano de la pre cordillera de Chile Central (Hinojosa, 1996). La flora de Cerro Los Litres ha sido identificada como una flora Subtropical Neógena de carácter méxico que incluye en su elenco florístico los géneros *Peumus*, *Persea*, *Cryptocarya*, *Beilschmiedia*, *Myrceugenia*, elementos todos del bosque esclerófilo de Chile central, careciendo de *Nothofagus* (Hinojosa, 1996, 2005; Hinojosa & Villagrán, 1997). La disminución del número de morfoespecies de *Nothofagus* en la costa de Chile central y su ausencia en el área precordillerana daría cuenta de la restricción areal que habrían sufrido estas comunidades durante el Mioceno, restringiendo su

distribución hacia áreas más métricas, cercanas al océano, a medida que las condiciones de aridez iban en aumento (Hinojosa et al. 2015).

Varios de los géneros afines a los morfotipos hallados en nuestra flora fósil no se encuentran actualmente en Chile, sino tienen afinidades con provincias fitogeográficas del Yungas, del Cerrado, Amazónica, Paranense y Atlántica (Hinojosa & Villagrán, 1997; Troncoso, 1991), especialmente llama la atención los géneros *Ocotea*, *Eugenia*, *Myrcia*, *Myrceugenia*, *Aspidosperma* y *Manilkara*, los cuales se distribuyen en los bosques del Este y sud-este brasileños, lo que corresponde a la Provincia fitogeográfica Atlántica. Se ha propuesto que la flora de Boca Pupuya tendría similitudes con bosques actuales de fuerte influencia oceánica como lo son los bosques del Planalto de Brasil (Villagrán & Hinojosa, 1997). Algunos de los taxones compartidos entre la flora de Boca Pupuya y estos bosques son: *Blepharocalyx*, *Myrceugenia*, *Myrcia*, *Myrciantes*, *Ocotea* y *Phoebe*, (Troncoso, 1991; Villagrán & Hinojosa, 1997). Las relaciones florísticas de las floras del Mioceno de Chile central con provincias fitogeográficas, actualmente desconectadas de Chile, han sido explicadas por la presencia de bosques subtropicales ampliamente distribuidos a lo largo de la vertiente Este-Oeste de Sudamérica (Landrum, 1981; Hinojosa & Villagrán; Villagrán & Hinojosa, 1997). Sin embargo; cambios geológicos y climáticos importantes que se produjeron al final del Mioceno habrían producido el desmembramiento de estos bosques, en donde algunos elementos como *Araucaria* habrían retraído su rango de distribución hacia el sur de Chile, mientras que algunos taxones como el género *Ocotea*, *Manilkara* y *Eugenia*, habrían acotado sus rangos de distribución a los actuales Bosques Subtropicales del norte de Argentina y sur de Brasil (Cabrera & Willink, 1973). Los géneros como *Nothofagus*, *Peumus* y *Lithraea*, habrían podido sobrevivir en

las regiones de Chile central, los cuales habrían pasado a formar parte dominante del Bosque Esclerófilo (Hinojosa 1996; Hinojosa & Villagrán 1997; Villagrán & Hinojosa 1997).

La afinidad fitogeográfica de los géneros afines de la tafoflora de Cerro Los Pololos muestra una dominancia de los elementos calidos Neotropical, Pantropical y Endémico (Figura 48). Siguiendo la proposición de recambio de elementos fitogeográficos propuesta para el Cenozoico (Hinojosa, 2005) se observa que al comparar con la Paleoflora Mixta, la cual habría dominado la región de Chile central desde finales del Eoceno hasta comienzos del Mioceno, la flora fósil de Cerro Los Pololos puede ser clasificada como una Paleoflora Subtropical Neógena (*sensu* Hinojosa, 2005), la cual exhibe una mayor cercanía a la actual composición florística de los bosques del sur de Sudamerica (Hinojosa, 2005).

5.2 Cambios en diversidad en las tafofloras de la Formación Navidad

Contrario a lo esperado, los análisis de rarefacción muestran una importante disminución en el número de morfoespecies al comparar la flora de Matanzas (83 morfoespecies totales y 68 de dicotiledóneas) con la flora de Cerro Los Pololos (45 morfoespecies totales y 37 de dicotiledóneas). Esta disminución en la diversidad de morfoespecies, según los análisis fisionómico-climáticos de este estudio, estaría asociada a un aumento de las temperaturas (3,5 – 4° C, método univariado y 2° C, método multivariado); sin embargo, lo anterior no habría estado acompañado por un aumento en las precipitaciones, las cuales, según nuestras estimaciones muestran una mantención

(método univariado) o una disminución de estos valores (método multivariado). Los efectos de este desacople entre temperatura y precipitación sobre la diversidad pueden ser explicados por el hecho de que para que existiera un aumento en la diversidad de especies en una localidad, no solo se requiere un aumento en los valores de temperatura, sino que este aumento debe ir acompañado con un aumento también en la cantidad de agua disponible (Clark & Gaston, 2006). En nuestro caso, los resultados de las estimaciones paleoclimáticas de aumento de temperaturas y menores precipitaciones sugieren que las comunidades de plantas habrían estado sometidas a condiciones de mayor transpiración y pérdida de agua durante el intercambio gaseoso (Graham y Vance, 2003), lo cual no se vería compensado por una mayor cantidad de agua disponible en el ambiente, lo cual constituirían barrera ambiental importante a superar para las especies vegetales que habitan una comunidad.

La mantención o disminución de las precipitaciones durante este periodo estaría relacionada con el efecto de sombra de lluvias que ya habría estado ejerciendo la cordillera de los Andes en la región de Chile central durante este periodo, bloqueando las masas de aire húmedo provenientes del Este de Sudamérica (Villagrán & Hinojosa, 1997). Garreaud y col. (2013) basado en numerosas evidencias, muestran que durante el Mioceno inferior a Mioceno medio se produce un importante aumento en la orogénesis andina, variando de una altura de aproximadamente 1000 metros hasta los 2500 metros hacia finales del periodo, lo cual estaría dando cuenta de que los Andes habría estado siendo una barrera efectiva, la cual ya habría estado ejerciendo una influencia tanto a nivel climático como también en procesos de separación de linajes.

Actualmente existen numerosos géneros que exhiben una distribución disyunta entre los bosques de Chile con unidades de bosque del Noroeste de Argentina, Bolivia, Perú y Sudeste brasileño (Villagrán & Hinojosa 1997) dentro de los cuales se destacan *Azara*, *Araucaria*, *Drimys*, *Escallonia*, *Myrceugenia*. El estudio de Marquinez y col (2009), mediante la reconstrucción filogenética de la familia Winteraceae, muestra que específicamente para el género *Drimys*, la edad aproximada de la divergencia entre ambos subclados distribuidos principalmente en Chile y el sudeste brasileño estaría entre los 16,1 – 13,4 Ma, lo cual concuerda con el periodo de intenso levantamiento andino antes propuesto. A su vez Murillo y col (2016), reconstruyen la filogenia del género *Myrceugenia*, donde la edad aproximada de divergencia de los subclados distribuidos en forma disyunta al Este y Oeste de Sudamérica estaría entre los 21 y 18 Ma.

Los tiempos de divergencia de taxa con distribución disyunta en el Neotrópico (como *Drimys* y *Myrceugenia*) concuerdan con el levantamiento de los Andes y el progresivo aumento de la aridez entre las vertientes Este y Oeste del sur del continente, asociada a la formación de la Diagonal Árida de Sudamérica, provocando la fragmentación de floras subtropicales ampliamente distribuidas en esta vertiente durante el Mioceno y configurando la actual distribución disyunta del elemento fitogeográfico Neotropical (Villagrán & Hinojosa 1997; Hinojosa & Villagrán 1997)

Finalmente, nuestras estimaciones paleoclimáticas muestran una clara estacionalidad de las precipitaciones en la flora de Cerro Los Pololos, las cuales se concentran mayoritariamente en invierno (~70%). Lo anterior puede ser explicado en parte también al efecto orográfico de la Cordillera de los Andes a los vientos húmedos del Este en el área de Navidad. Sin embargo, es posible postular que para el tiempo de

deposición de la flora fósil de Cerro Los Pololos, el régimen de precipitaciones ya estaría siendo influenciado por el ciclo anual (invierno/verano) del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur, el cual actualmente representa el principal moderador de la distribución de las precipitaciones en la región de Chile central durante el año, bloqueando las masas de aire húmedo provenientes del Pacífico durante el verano, determinando el clima Mediterráneo en Chile central (Aceituno, 1988).

5.3 Paleoclima de la taoflora de C° Los Pololos y los cambios climáticos del Mioceno inferior a medio

Utilizando ambos métodos uni- y multivariados las tendencias en los cambios de las condiciones climáticas son similares. Se observa una tendencia al aumento de la temperatura entre la taoflora de Matanzas y la taoflora de C° Los Pololos (Figura 54 y Figura 55) con una diferencia de 2-4 °C entre ambas floras y una mantención/disminución en las precipitaciones utilizando ambos métodos (Figura 57 y Figura 58).

Las estimaciones de temperaturas medias anuales utilizando los modelos de Sudamérica (Hinojosa y col. 2011) y el modelo global (Peppe y col. 2011) muestran resultados muy similares: 20,3 (\pm 4,8) y 19,5 (\pm 2,8) °C respectivamente (Tabla 5). Estos valores concuerdan con los altos valores de temperaturas que caracterizaron al Mioceno Medio-Tardío (Hinojosa, 2005). La precipitación media anual (MAP) y precipitación durante la estación de crecimiento (GSP) son muy similares y van entre rangos de 88,8 cm (\pm 34,9/57,6) cm y 100.0 (\pm 42,3) cm. Los valores predichos concuerdan con montos

menores de precipitación del Mioceno de Chile Central en relación con los estimados para el Paleógeno (Hinojosa, 2005).

Las temperatura promedio del mes más frío o temperaturas de invierno (CMMT) es de $13,7 (\pm 3,7)$ °C, lo cual indica que las temperaturas se mantenían cálidas durante el año. La temperatura promedio del mes más cálido o temperaturas de verano (WMMT) es de $18,1 (\pm 2,9)$ °C.

Con respecto a las precipitaciones en la estación húmeda o precipitación de invierno (MPW) los valores obtenidos son de $68,5 (\pm 25,3)$ cm, lo cual indica que aproximadamente el 70% de las precipitaciones se concentran en invierno. Por otro lado, las precipitaciones en la estación seca o precipitación de verano (MPD) son de $14,3 (\pm 7,4)$ cm, lo cual representa aproximadamente un 14% de la precipitación anual, lo que concuerda con un aumento de la sequía estival hacia finales de Mioceno, en comparación a las floras miocenas de Matanzas ($17,2 \pm 15,3$ cm) y Boca Pupuya ($20 \pm 15,3$ cm) (Hinojosa, 2005; Hinojosa & Villagrán, 2005a).

VARIABLE	NAVIDAD	SANTIAGO
MAT (°C)	12,4	14,2
WMMT (°C)	15,9	20,7
CMMT (°C)	8,9	7,9
MAP (cm)	47,1	33,5

Tabla 7. Variables climáticas de dos sitios modernos de la región de Chile Central. Estación Meteorológica de Santo Domingo y Santiago (Luebert & Pliscoff, 2006)

La tafoflora de C° Los Pololos muestra una temperatura media anual (MAT) aproximadamente 5° mayor a la actual existente en la comuna de Navidad (Chile central)

y 3° que en la comuna de Santiago. La temperatura del mes más cálido (WMMT) para Cerro Los Pololos es de ~18,1 °C, mientras que los valores para Navidad son de 15,9 °C y para Santiago son de 20,7 °C. La temperatura del mes más frío (CMMT) para nuestra flora fósil son de 13,7 °C, mientras que el valor para Navidad es de 8,9 °C y de 7,9 °C para Santiago. Los valores de la estacionalidad de las temperaturas (WMMT-CMMT) en Cerro Los Pololos muestra ser menores que los actuales, con alrededor de 5° de diferencia con los sitios actuales. Por otro lado, las precipitaciones medias para Chile central (promedio ~40,3 cm), resultan aproximadamente menos de la mitad del promedio de precipitaciones calculado para C° Los pololos (promedio ~94,4 cm), lo que implica un fuerte decaimiento en los montos de precipitación anual en la actualidad con respecto al Mioceno medio. De la misma manera la distribución de las precipitaciones de C° Los Pololos se concentra principalmente en invierno, con un 70% de las precipitaciones, mientras que en verano solo se presenta el 14% de las precipitaciones anuales. Lo anterior comparado a las condiciones actuales (Navidad y Santiago), evidencian una mantención de las precipitaciones en invierno (MPW es igual al 65% de MAP actual) y una marcada disminución de las precipitaciones en verano (MPD es igual a ~2% de MAP actual), con un aumento de la estacionalidad de las precipitaciones. Los cambios antes citados habrían tenido gran influencia en la extinción de los elementos tropicales y subtropicales que encontramos en nuestra flora fósil. El mismo mecanismo es propuesto para elementos que aún sobreviven en Chile, ya que estos habrían retraído su rango de distribución a regiones más australes, las que en general presentan montos de precipitación mayores que en la zona central.

Dentro de la composición de la flora fósil de este estudio se han identificado morfoespecies afines a géneros que presentan marcadas afinidades florísticas con las provincias fitogeográficas del Yungas, del Cerrado, Amazónica, Paranense y Atlántica, pertenecientes al Dominio Fitogeográfico Amazónico de Sudamérica (Cabrera & Willink, 1973). Las temperaturas en la Provincia Paranense varían entre los 16–22 °C y las precipitaciones de 120-200 cm anuales. En los Yungas, se presentan temperaturas medias anuales de 22 °C y precipitaciones medias anuales entre 100-300 cm. La provincia Atlántica presenta temperaturas medias anuales que varían entre los 19-25 °C y precipitaciones medias anuales mayores a los 200 cm. Estos climas según Wolfe (1987), representarían un clima mesotermal elevado a megatermal e hiperhúmedo. Climáticamente, la flora fósil de C° Los Pololos, sería más similar a las provincias fitogeográficas de los Yungas, Paranense y Atlántica. (Troncoso, 1991; Villagrán & Hinojosa, 1997). Concordando con lo anterior, la composición de nuestra flora fósil muestra fuertes relaciones con bosques del Este y Sudeste brasileños, en las provincias Atlántica y Paranense.

El comienzo del efecto de sombra de lluvias de los Andes habría provocado una disminución de la humedad en el sur de Sudamérica marcando el desarrollo de la Diagonal Árida, lo que habría provocado el desmembramiento de la Paleoflora Subtropical Neógena, durante el Mioceno (Hinojosa, 2005), a la cual pertenecería la flora fósil de C° Los Pololos. Efectivamente, nuestro estudio reporta un aumento significativo de Lauraceae (con respecto a la Paleoflora Mixta en la flora de Matanzas), la presencia de Myrtaceae y Anacardiaceae, y una disminución de *Nothofagus* y una dominancia en los elementos fitogeográficos Neotropical, Pantropical y Endémico. El desmembramiento de

los bosques subtropicales que se encontraban distribuidos ampliamente en latitudes de Chile central, centro y noroeste de Argentina (Landrum 1981, 1985, 1988, Hinojosa & Villagrán 1997, Hinojosa 2005) habría imposibilitado cualquier intercambio florístico entre los bosques del sur de Sudamérica y el resto del continente (Hinojosa y Villagrán 1997). Lo anterior concuerda perfectamente con el hecho de que muchos de los géneros afines a la taoflora de Cerro Los Pololos (*Ocotea*, *Eugenia*, *Manilkara*, *Phoebe*, *Myrcia*, *Aniba*) no se encuentran en la actualidad en Chile, pero si en otras unidades de bosques dentro de Sudamérica.

El aumento en las temperaturas obtenido en ambos análisis es consistente con el aumento de temperatura global del Mioceno Medio. La mantención o disminución en las precipitaciones al pasar desde la taoflora de Matanzas a la taoflora de C° Los Pololos, puede ser explicado debido a las condiciones de aridez que comenzaron a predominar en esta zona en este periodo, en gran medida debido a procesos como: la formación del desierto de atacama, la intensificación de la corriente de Humboldt, el efecto de sombra de lluvia provocado por el levantamiento final de la cordillera de los andes y la formación de la diagonal árida de Sudamérica, los cuales fueron más intensos en el intervalo Mioceno Superior-Plioceno, por lo que es posible que desde el tiempo en que se depositó la taoflora de Cerro Los Pololos en adelante, se iniciara una disminución progresiva de las precipitaciones (Hinojosa, 2005).

6. Conclusiones

El presente estudio representa el primer análisis de la diversidad, composición y paleoclima en un ensamble fósil durante la etapa final del Mioceno medio (12 Ma) en la región de Chile central.

En este trabajo se abordó la pregunta de ¿Cuál fue la respuesta, en términos de composición y diversidad, de la vegetación de Chile central a los cambios climáticos y geológicos ocurridos durante el Mioceno? Para contestar esta pregunta y bajo el antecedente de un marcado aumento en las temperaturas durante el Óptimo Climático del Mioceno Medio (17- 15 Ma) y comparando con la flora fósil de Matanzas (23 Ma), se propusieron 3 predicciones que fueron evaluadas en esta tesis:

1.- *Mayor diversidad en Cerro Los pololos que en la flora de mixta de Matanzas.*

La diversidad asociada a la flora fósil de Cerro Los Pololos presentó una diversidad de especies significativamente menor que la flora fósil de Matanzas, debido a un desacople en las estimaciones de temperaturas y precipitaciones, lo cual se habría traducido en la fragmentación de floras subtropicales ampliamente distribuidas en Sudamerica y por lo tanto en una disminución en el área disponible para el desarrollo de los bosques más húmedos.

2.- *Composición florística asociada a una Paleoflora Subtropical.* La flora fósil de Cerro Los Pololos corresponde a una Paleoflora Subtropical Neógena, con una dominancia de los elementos fitogeográficos Neotropical, Pantropical y Endémico, composición más cercana a los actuales bosques del Sur de Sudamérica.

3.- *Su morfología foliar debiese evidenciar condiciones de mayores temperaturas y precipitaciones.* Los rasgos asociados a temperatura como porcentaje de hojas con borde entero, entre otros, sugiriendo efectivamente condiciones de mayores temperaturas para la flora fósil de Cerro Los Pololos. Sin embargo los rasgos asociados a precipitaciones, como tamaño foliar, no presentan mayores variaciones o sus valores disminuyen, con la consecuente disminución en los valores climáticos estimados a partir de estos rasgos.

7. Bibliografía

Aceituno P. 1988. Anomalías climáticas en la región Sudamericana durante los extremos de la oscilación austral. *Rev Geofis*, 32:65-78.

Armesto, J. J. y Pickett, S. T. A. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology*, 66: 230-240.

Armstrong, K. 2013. A revision of the Asian-Pacific species of *Manilkara* (Sapotaceae) *Edinburgh Journal of Botany* 70:7-56.

Arroyo, T.K., Caviaras, L., Peñaloza, A., Riveros, M. & Faggi A.M. 1996. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. Pp. 71-99, en: Armesto JJ, C Villagrán & MTK Arroyo (Eds.). *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.

Bailey, I.W. y Sinnott, E.W. 1915. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, 41: 831-834.

Bailey, I.W. y Sinnott, E.W. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany*, 3: 24-39.

Böhme, M. 2003. The Miocene climatic optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 195: 389-401.

Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la república Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot*, 14: 1-42.

Cabrera, A. L. y Willink, A. 1973. Biogeografía de América latina. OEA (eds). 122 p.

Cabrera, A. L. y Willink, A. (1980). Regiones biogeográficas en América Latina. Biogeografía de América Latina. 122 p.

Cecioni, G. 1980. Darwin's Navidad Embayment, Santiago Region, Chile, as a model of the southeastern Pacific shelf. *Journal of Petroleum Geology*. 2: 309-321.

Clarke, A. y Gaston, K.J. 2006. Climate, energy and diversity. *Proc Biol Sci*. 2006 Sep 22; 273:2257-66.

Crisci, J. V., Cigliano, M. M., Morrone, J. J. y Roig-Junent, S. 1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Biology*, 40: 152-171.

Dilcher, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The botanical review*, 40: 1-157.

Doll, U., Aedo, D. y López, P. 2005. Caracterización morfológica de tres procedencias de boldo (*Peumus boldus*) en una plantación joven de 6 años. *Bosque (Valdivia)*, 26: 45-54.

Donoso, C. 1993. Bosques Templados de Chile y Argentina, Variación, Estructura, y Dinámica. Editorial Universitaria. Santiago. 483 p.

Donoso, C. 2005. Árboles nativos de Chile. Guía de reconocimiento. Edición, 4. 136 p.

Ellis, B., Ash, A., Hickey, L. J., Johnson, K., Wilf, P. y Wing, S. 1999. Manual of leaf architecture. Smithsonian Institution: Washington.

Encinas, A., 2006. Estratigrafía y sedimentología de los depósitos marinos mio-pliocenos del área de navidad (33°00'-34°30'S), Chile central. Implicaciones con respecto a la tectónica del antearco., Departamento de Geología, Vol. Tesis de Doctorado (inédito). Universidad de Chile, Santiago, Chile, p. 177.

Encinas, A., Finger, K. L., Nielsen, S. N., Lavenu, A., Buatois, L. A., Peterson, D. E. y Le Roux, J. P. 2008. Rapid and major coastal subsidence during the late Miocene in south-central Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, 25: 157-175.

Farjon, A. 2010. *A Handbook of the World's Conifers* (2 vols.). Brill (eds). 1112 p.

Finger, K. L., Nielsen, S. N., DeVries, T. J., Encinas, A., Peterson, D. E. 2007. Paleontologic evidence for sedimentary displacement in Neogene forearc basins of central Chile. *Palaios* 22: 3-16.

Flower, B. P., y Kennett, J. P. 1994. The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 108: 537-555.

García, N., y Ormazabal, C. 2008. *Árboles nativos de Chile*. Enersis SA (eds), Santiago, Chile. 196 p.

Garreaud, R. D., Molina, A., & Farias, M. 2010. Andean uplift, ocean cooling and Atacama hyperaridity: a climate modeling perspective. *Earth and Planetary Science Letters*, 292(1), 39-50.

Graham, P.H. y Vance, C.P. 2003. Legumes: Importance and Constraints to Greater Use. *Plant Physiology* 131: 872-877.

Grandtner, M. M., y Chevrette, J. 2013. *Dictionary of Trees, Volume 2: South America: Nomenclature, Taxonomy and Ecology*. Academic Press. 1172 p.

Grazione, C.N., Hoke, G.D., Larbarkin, J.C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Ghosh, P., Mulch, A., 2008. Rise of the Andes. *Science* 320: 1304–1307.

Gregory-Wozicki, K.M. 2000. Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating palaeoclimate from fossil floras. *Paleobiology*, 26: 668-688.

Greenwood, D.R., Wilf, P., Wing, S.L. y Christophel, D.C. 2004. Paleotemperature estimation using leaf-margin analysis: is Australia different? *Palaios*, 19: 129-142.

Gutierrez, N. M. 2008. Diversidad y cambios florísticos durante el mioceno en Chile central. Ms. Tesis Facultad de Ciencias. Universidad de Chile, p 87.

Gutiérrez, N. M., Hinojosa, L. F., Le Roux, J. P., y Pedroza, V. 2013. Evidence for an Early-Middle Miocene age of the Navidad Formation (central Chile): paleontological, paleoclimatic and tectonic implications. *Andean Geology*, 40: 66-78.

Hickey, L. J. 1973 Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60: 17-33.

Hickey, L. J. 1974. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. Pp. 25-39 in C.R. Metcalfe and L. Chalk, eds. *Anatomy of the Dicotyledons, Volume I, Second Edition*. Clarendon Press, Oxford.

Hickey, L. J., y Doyle, J. A. 1977. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *The Botanical Review*, 43: 3-104.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.

Hill, R. S. 2001. Biogeography, evolution and palaeoecology of *Nothofagus* (*Nothofagaceae*): the contribution of the fossil record. *Australian Journal of Botany*, 49: 321-332.

Hinojosa, L.F., 1996. Estudio Paleobotánico de dos taofloras terciarias en la precordillera de Santiago de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica. Ms. Tesis Facultad de Ciencias. Universidad de Chile, p 156.

Hinojosa, L. F., 2005. Climatic and vegetational changes inferred from Cenozoic Southern South America paleoflora. *Revista Geológica De Chile*. 32: 95-115.

Hinojosa, L. F., Pérez, F., Gaxiola, A., y Sandoval, I. 2011. Historical and phylogenetic constraints on the incidence of entire leaf margins: insights from a new South American model. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 380-390.

Hinojosa, L. F., Villagrán, C., 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., Villagrán, C., 2005. Did South American Mixed Paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 217: 1-23.

Hinojosa, L.F., Perez, M.F., Rougier, D., Villagran, C. y Armesto, J.J. 2015. Legados Históricos de la Vegetación de Bosque en Chile, en: *Ciencias Ecológicas 1983-2013. Treinta años de investigaciones chilenas*. Vivian Montecinos & Julieta Orlando (Eds). Editorial Universitaria, 2015. 345 páginas. Santiago, Chile. Páginas: 123-138.

Hoffmann, A. E. 1982. *Flora silvestre de Chile: Zona austral*. Primera edición. Ediciones Fundacion Claudio Gay. Santiago de Chile. 258 p.

Hoffmann, A. E. 2005. Flora silvestre de Chile: Zona austral. Quinta edición. Ediciones Fundacion Claudio Gay. Santiago de Chile. 258 p.

Ibaraki, M., 1992. Geologic age of biosiliceous sediments in Peru and Chile based upon planktonic foraminifera. *Revista-Geologica-de-Chile*. 19: 61-66.

Jacques, F. M., Su, T., Spicer, R. A., Xing, Y., Huang, Y., Wang, W. y Zhou, Z. (2011). Leaf physiognomy and climate: Are monsoon systems different? *Global and Planetary Change*, 76: 56-62.

Jacobs, B.F. y Deino, A.L. 1996. Test of climate-leaf physiognomy regression models, their application to two Miocene floras from Kenya and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Late Miocene Kapturo site. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 123: 259–271.

Jaramillo, C. 2002. Response of tropical vegetation to Paleogene warming. *Paleobiology*, 28: 222-243.

Jaramillo, C., Hoorn, C., Silva, S., Leite, F., Herrera, F., Quiroz, L., Dino, R., and Antonioli, L. 2010. The origin of the modern Amazon rainforest: implications from the palynological and paleobotanical record. In: Hoorn, M.C. and Wesselingh, F.P. (Eds.) *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Blackwell, Oxford: 317-334.

Jaramillo, C., Ochoa, D., Contreras, L., Pagani, M., Carvajal-Ortiz, H., Pratt, L.M., Krishnan, S., Cardona, A., Romero, M., Quiroz, L., Rodriguez, G., Rueda, M., De la Parra, F., Moron, S., Green, W., Bayona, G., Montes, C., Quintero, O., Ramirez, R., Mora, A., Schouten, S., Bermudez, H., Navarrete, R.E., Parra, F., Alvaran, M., Osorno, J., Crowley, J.L., Valencia, V., and Vervoort, J., 2010, Effects of Rapid Global Warming at the Paleocene-Eocene Boundary on Neotropical Vegetation. *Science*, 330: 957-961.

Jaramillo, C., 2012. Historia Geológica del Bosque Húmedo Neotropical. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 36: 59-80.

Killeen, T. J., García, E., y Beck, S. G. (1993). Guía de árboles de Bolivia. Editorial del Instituto de Ecología; Missouri Botanical Garden.

Kennedy, E.M., Arens, N.C., Reichgelt, T., Spicer, R.A., Spicer, T.E.V., Stranks, L. y Yang, J. 2014. Deriving temperature estimates from Southern Hemisphere leaves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 412: 80-90.

Kershaw, P. y Wagstaff, B. 2001. The southern conifer family Araucariaceae: history, status, and value for paleoenvironmental reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 397-414.

Köppen, W. 1936. Das geographische System der Klimate. *Handbuch der Klimatologie* (ed. by W. Köppen and R. Geiger), Vol 1 Part C pp. 1-44. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin.

Kovach, W.L. y Spicer, R.A., 1995 Canonical Correspondence Analysis of Leaf Physiognomy: a Contribution to the Development of a New palaeoclimatological Tool. *Palaeoclimates*, 1: 125-138.

Kowalski, E. 2002 Mean annual temperature estimation based on leaf morphology: a test from tropical South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 188: 141-165.

Landrum, L. 1981. The phylogeny and geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Brittonia* 33: 105-129.

Landrum, L. 1985. A monograph of the genus *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Flora neotropica monograph* 29: 1-126

Landrum, L. 1988. The Myrtle family (Myrtaceae) in Chile. *Proceedings California Academy of Science* 45: 277-317.

Le Roux, J. P. 2012. A review of Tertiary climate changes in southern South America and the Antarctic Peninsula. Part 2: continental conditions. *Sedimentary Geology*, 247: 21-38.

Leaf Architecture Working Group (Ash, A., B. Ellis, L.J. Hickey, K.R. Johnson, P. Wilf, and S.L. Wing). 1999. *Manual of Leaf Architecture: Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms*. Smithsonian Institution, Washington, DC. 65 p.

León, W. J. y Espinoza de Pernfa, N. 2000. Estudio anatómico del leño de ocho especies del género *Aniba* Aublet (Lauraceae). *Revista Forestal Venezolana*, 44: 37-46.

Leopold, E. B. y Denton, M. F. 1987. Comparative age of grassland and steppe east and west of the northern rocky mountain. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 841-867.

Luebert, F., y Pliscoff, P. 2006. *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Editorial Universitaria. 316 p.

Marcondes-Ferreira, W. 1988. *Aspidosperma* Mart., nom. cons. (Apocynaceae): estudos taxonômicos. Tesis de Doctorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

Martínez-Pardo, R., 1990. Major Neogene events of Southeastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 77: 263-278.

Marquínez, X., Lohmann, L. G., Salatino, M. L. F., Salatino, A., & González, F. 2009. Generic relationships and dating of lineages in Winteraceae based on nuclear (ITS) and plastid (rpS16 and psbA-trnH) sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(2), 435-449.

Mazine, F. F. y Souza, V. C. 2008. A new species of *Eugenia* (Myrtaceae) from north-eastern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 158: 775-777.

Mercer, J. H. 1983. Cenozoic glaciation in the Southern Hemisphere. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 11, 99.

Méon, H., Torres, T. y Martínez-Pardo, R. 1994. Sporopollinic analysis in the Navidad Formation near Navidad (Chile). 7° Congreso Geológico Chileno, 1994, pp. 488-490.

Middleton, D. J. 1991. Infrageneric classification of the genus *Gaultheria* L. (Ericaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 106: 229-258.

Murillo, A. J., Ruiz, P. E., Landrum, L. R., Stuessy, T. F. y Barfuss, M. H. 2012. Phylogenetic relationships in *Myrceugenia* (Myrtaceae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 62: 764-776.

Murillo, A. J., Stuessy, T. F., & Ruiz, E. 2016. Explaining disjunct distributions in the flora of southern South America: evolutionary history and biogeography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Journal of Biogeography*. 43(5):979-990.

O'Brien E.M. 1993. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *J. Biogeogr.* 20:181-198.

Osborne, C. P. y Beerling, D. J. 2006. Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C4 plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361: 173-194.

Osorio, R. 1978. Ostracoda from the Navidad Formation (Miocene), Chile. *Journal of the Faculty of Sciences, Hokkaido University*, IV (18), Nos. 1-2: 57-84

Peppe, D.J., Royer, D.L., Cariglino, B., Oliver, S.Y., Newman, S., Leight, E. Enikolopov, G., Fernandez-Burgos, M., Herrera, F., Adams, J.M., Correa, E., Currano, E.D., Erickson, J.M., Hinojosa, L.F., Hoganson, J.W., Iglesias, A., Jaramillo, C.A., Johnson, K.R., Jordan, G.J., Kraft, N.J.B., Lovelock, E.C., Lusk C.H., Niinemets, U., Penuelas, J., Rapson, G., Wing, S.L. y Wright, I.J. 2011. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190: 724-739.

Potter, P. E. y Szatmari, P. 2009. Global Miocene tectonics and the modern world. *Earth-Science Reviews*, 96: 279-295.

Pound, M. J., Haywood, A. M., Salzmann, U., Riding, J. B., Lunt, D. J. y Hunter, S. J. 2011. A Tortonian (late Miocene, 11.61–7.25 Ma) global vegetation reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 300: 29-45.

Ramstein, G., Fluteau, F., Besse, J. y Joussaume, S. 1997. Effect of orogeny, plate motion and land-sea distribution on Eurasian climate change over the past 30 million years. *Nature*, 386: 788-795.

Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.

Retallack, G. J. 2001. Cenozoic expansion of grasslands and climatic cooling. *The Journal of Geology*, 109: 407-426.

Riedemann, P., Aldunate, G. y Teillier, S. 2014. Arbustos nativos de la zona centro-sur de Chile. *Guía de Campo*. Ed. Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile, 308 p.

Rolleri, C. H., y Prada, C. 2006. Catálogo comentado de las especies mesoamericanas y sudamericanas de *Blechnum* L. (Blechnaceae-Pteridophyta) de Mesoamérica y Sudamérica. In *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 63.

Rodríguez, R. y Quezada, M. (2003). Fagáceas en Marticorena, C. y Rodríguez, R. [eds.] *Flora de Chile*. 2: 64-76. Universidad de Concepción, Concepción.

Rodríguez, R., Alarcón, D. y Espejo, J. 2009. Helechos nativos del centro y sur de Chile. *Corporación Chilena de la Madera*. 213 p.

Romero, E. J. 1986a. Fossil evidence regarding the evolution of *Nothofagus* Blume. *Annals of the Missouri Botanical Gardens*. 73: 276-283.

Romero, E. J. 1986b. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 73: 449-461.

Rothfels, C. J., Sundue M. A., Kuo, L-Y., Larsson, A., Kato, M., Schuettpelz, E. y Pryer, K. M. 2012b. A revised family-level classification for eupolypod II ferns (Polypodiidae: Polypodiales). *Taxon* 61: 515-533

Rothfels, C. J., Windham, M. D. y Pryer, K. M. 2013. A Plastid Phylogeny of the Cosmopolitan Fern Family Cystopteridaceae (Polypodiopsida). *Systematic Botany* 38: 295-306

Schneeberger, R. 2001. Efecto de poda invernal e intensidad de luz sobre el crecimiento y concentración de principios activos en boldo (*Peumus boldus* Mol.) bajo cultivo. Memoria de título. Universidad de Talca.

Spicer, R. A. 2000. Leaf Physiognomy and Climate Change. In: S.J. Culver and P. Rawson (eds), Biotic Response to Global change: the Last 145 Million Years. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 244-264.

Spicer, R. A. 2007. Recent and Future Developments of CLAMP: Building on the Legacy of Jack A. Wolfe. *Cour. Forsch. -Inst. Senckenberg*, 258: 109-118.

Spicer, R. A. 2008. CLAMP. In: V. Gornitz (Editor), *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Springer, Dordrecht, pp. 156-158.

Spicer, R. A., Herman, A.B. y Kennedy, E.M. 2004. The Foliar Physiognomic Record of Climatic Conditions During Dormancy: CLAMP and the Cold Month Mean Temperature. *Journal of Geology*, 112: 685-702.

Stear, D. C., Spicer, R.A. y Bamford, M.K. 2010. Is southern Africa different? An investigation of the relationship between leaf physiognomy and climate in southern African mesic vegetation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162: 607-620.

Tavera, J. 1979. Estratigrafía y paleontología de la Formación Navidad, Provincia de Colchagua, Chile. *Boletín Museo Historia Natural*. 36, 176.

Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.

Thiede, J., Winkler, A., Wolf-Welling, T., Eldholm, O., Myhre, A. M., Baumann, K. H., Henrich, R. y Stein, R. 1998. Late Cenozoic history of the polar North Atlantic: results from ocean drilling. *Quaternary Science Reviews*, 17: 185-208.

Teillier, S. y Escobar, F. 2013. Revisión del género *Gaultheria* L.(Ericaceae) en Chile. *Gayana. Botánica*, 70: 136-153.

Traiser, C., Klotz, S., Uhl, D. y Mosbrugger, V. 2005 Environmental signals from leaves – a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166: 465–484.

Triono, T., Brown, A. H., West, J. G. y Crisp, M. D. 2007. A phylogeny of *Pouteria* (Sapotaceae) from Malesia and Australasia. *Australian Systematic Botany*, 20: 107-118.

Troncoso, A. 1991. Paleomegafloora de la Formación Navidad, miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile*. 42: 131-168.

Troncoso, A., y Encinas, A. 2006. La tafoflora de cerro Centinela (Chile, VI Región): vegetación y clima de Chile central a fines del Mioceno-comienzos del Plioceno. *Ameghiniana*. 43: 171-180.

Troncoso, A. y Romero, E. J. 1993. Consideraciones acerca de las coníferas del Mioceno de Chile Central Occidental. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 44: 47-71.

Troncoso, A. y Romero, E. J. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. In: R. Fortunato, N. Bacigalupo, Eds.), *Proceedings of the Congreso Latinoamericano de Botánica*, N° 6. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, pp. 149-172.

Van der Werff, H. 2002. A synopsis of *Ocotea* (Lauraceae) in Central America and southern Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 429-451.

Villagrán, C., Hinojosa, L. F., 1997. Historia de los Bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis Fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*. 70: 241-267.

Wiemann, M. C., Manchester, S. R., Dilcher, D. L., Hinojosa, L. F. y Wheeler, E. A. 1998. Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, 85: 1796-1802.

Wilf, P., Wing, S. L., Greenwood, D. R. y Greenwood, C. L. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology*, 26: 203-206.

Wolfe, J. 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 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. *US Geological Survey Professional Paper*, 1106: 1-37.

Wolfe, J.A. 1987. Late Cretaceous-Cenozoic history of deciduousness and the terminal Cretaceous event. *Paleobiology* 13: 215-226.

Wolfe, J.A. 1990. Palaeobotanical evidence for a marked temperature increase following the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature*, 343: 153-156.

Wolfe, J.A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *U.S. Geol. Surv. Bull.*, 2040, 73 p.

Wolfe, J.A. 1995. Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages. *Ann. Rev. Earth Planet Sci.*, 23:119-142.

Wolfe, J. A. y Hopkins D. M. 1967. Climatic changes recorded by Tertiary land floras in north-western North America, p. 67-76

Wolfe, J.A. y Spicer, R.A. 1999. Fossil Leaf Character States: Multivariate Analysis. In Jones, T.P., and Rowe, N.P. (eds.) Fossil Plants and Spores: Modern Techniques. Geological Society, London, 233-239.

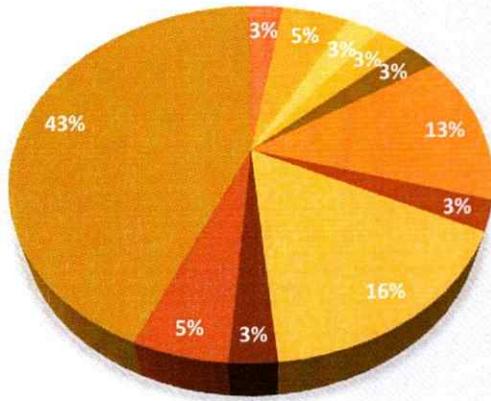
Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., y Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686-693.

ANEXOS

ANEXO 1.

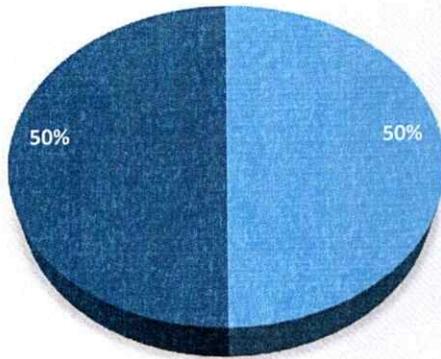
Abundancias relativas de familias afines a morfotipos de la flora fósil de Cerro Los Pololos. a) Familias afines a la División Magnoliphyta; b) Familias afines a la División Pinophyta; c) Familias afines a la División Monilophyta

Division Magnoliophyta



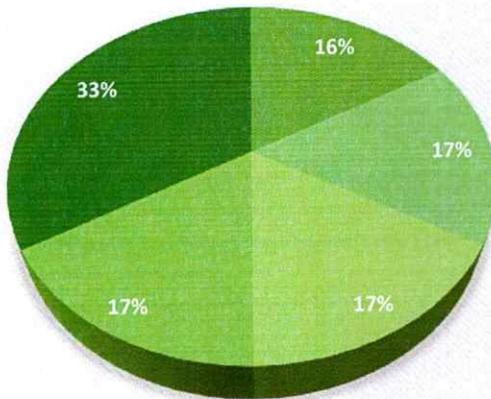
- Anacardiaceae
- Berberidaceae
- Cunoniaceae
- Ericaceae
- Gesneriaceae
- Lauraceae
- Monimiaceae
- Myrtaceae
- Nothofagaceae
- Sapotaceae
- Indet

Division Pinophyta



- Araucariaceae
- Podocarpaceae

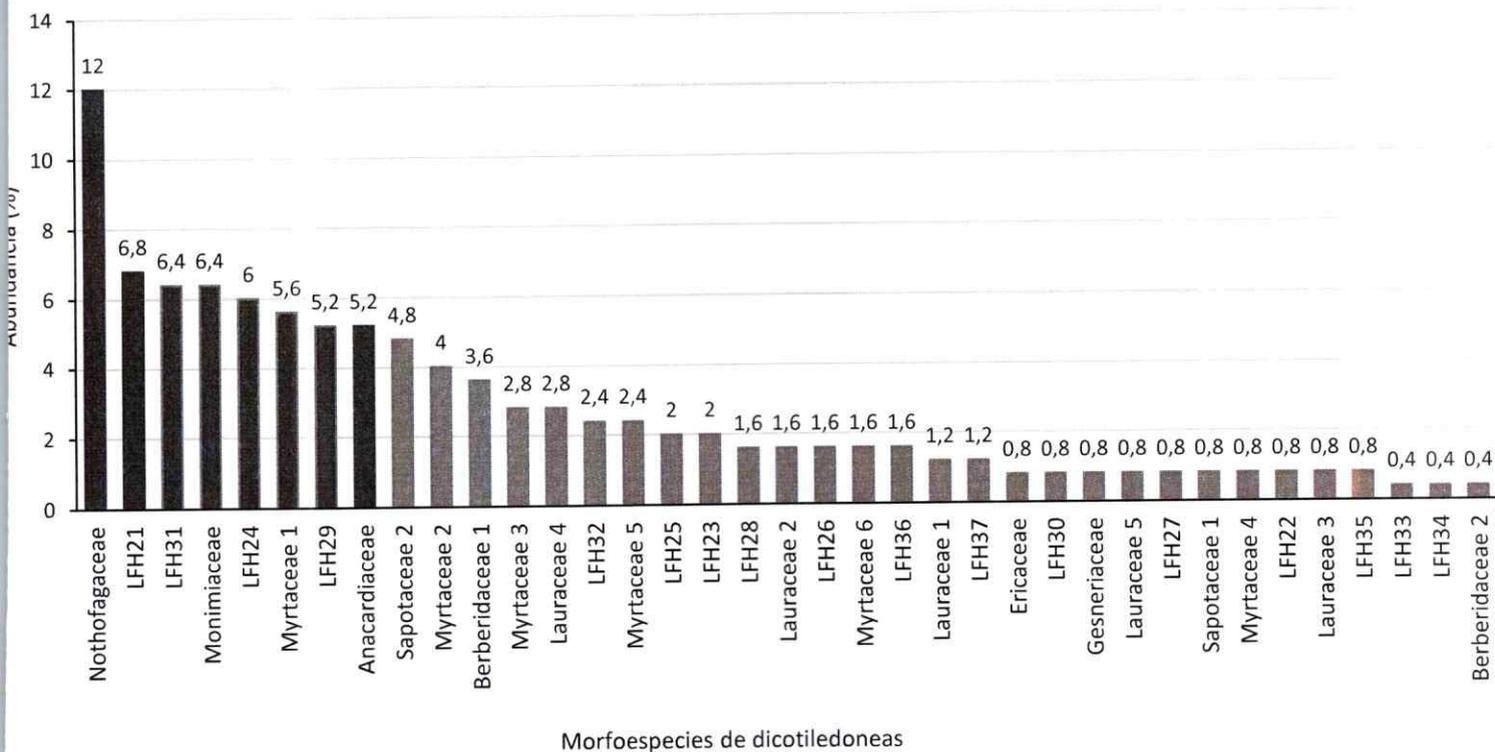
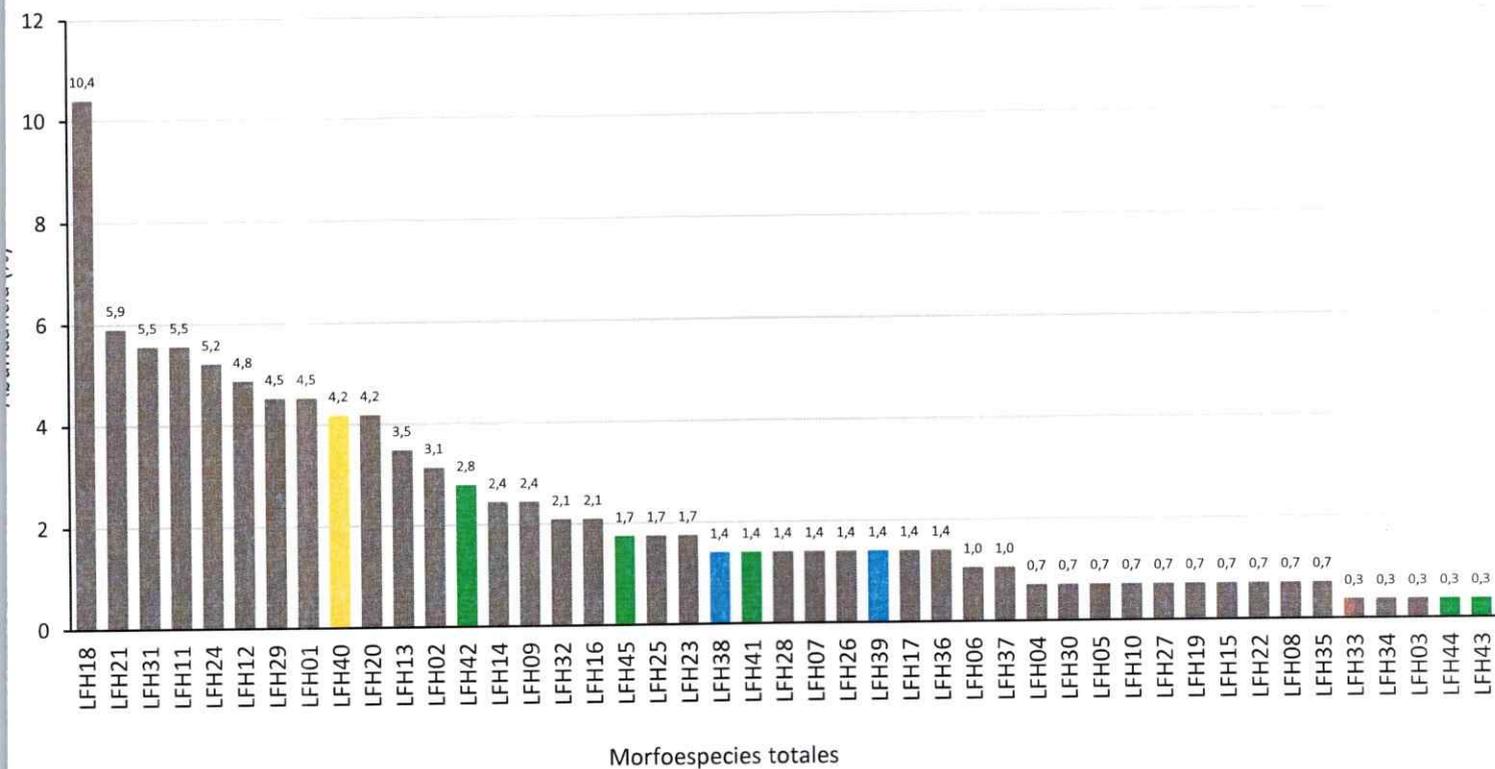
Division Monilophyta



- Equisetaceae
- Blechnaceae
- Gleicheniaceae
- Woodsiaceae
- Indet

ANEXO 2.

Abundancia relativa de morfoespecies estudiadas en la flora fósil de Cerro Los Pololos. a)
Morfoespecies totales; b) Morfoespecies de dicotiledoneas



ANEXO 3.

Graficos de regresiones lineales para estimaciones de 6 variables climáticas del análisis CLAMP. Puntos en color amarillo representan a la flora fósil de Cerro Los Pololos. Se informan además las ecuaciones de las regresiones y coeficientes de determinación asociados (R^2)

