

UCH-FC
MAG-B
H663
C.1

**FISIONOMIA FOLIAR Y CLIMA DE LAS PALEOFLORES MIXTAS DEL
TERCIARIO DE SUDAMERICA**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

En cumplimiento parcial de los requerimientos

Para optar al grado de

Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

Luis Felipe Hinojosa Opazo

Septiembre, 2003

Director de Tesis: Dra. Carolina Villagrán M.

UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE DOCTORADO

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

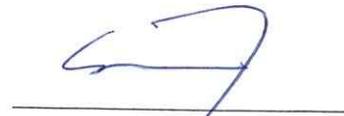
Luis Felipe Hinojosa Opazo

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 8 de agosto de 2003

Director de Tesis

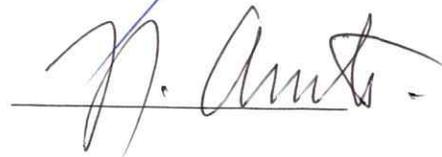
Firma

Dr. Carolina Villagrán M.

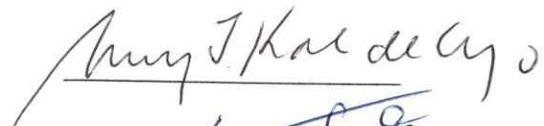


Comisión de Evaluación de Tesis

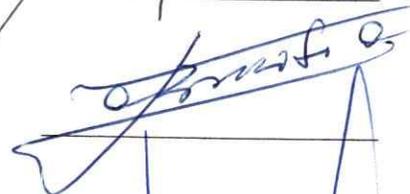
Dr. Juan Armesto Z.



Dra. Mary Kalin Arroyo



Dr. Alejandro Troncoso A.



Dr. Pablo Marquet I.



A mi Padre

AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi más sincero agradecimiento a mi tutora Dra. Carolina Villagrán por guiarme en el fascinante mundo de los estudios paleobotánicos, por su inapreciable ayuda en la mejora de los textos de esta tesis y por su amistad brindada durante todo el tiempo en que he formado parte del laboratorio de Palinología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile.

Expreso mi agradecimiento a mi comisión de grado, quienes con sus comentarios me alentaron a dar la forma final de mi trabajo. Un reconocimiento especial para el Dr. Alejandro Troncoso con quien di mis primeros pasos en el estudio de la Paleobotánica de Chile.

Este trabajo doctoral fue posible por el concurso de la beca doctoral otorgada por la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICYT), y del proyecto de investigación FONDECYT 2000025, que me fue otorgado por el Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONDECYT). A la Corporación Nacional Forestal (CONAF) quienes me permitieron realizar los trabajos de campo en los parques y reservas nacionales que se encuentran bajo protección de esta entidad. A las secciones de Botánica y Paleobotánica del Museo Argentino de Historia Natural "Bernardino Rivadavia" y al laboratorio de Paleobotánica y Palinología de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de Buenos Aires, ambos de Buenos Aires, Argentina; al Museo Paleontológico y Herbario de la Universidad de Concepción, Concepción, Chile; y a la sección de Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago Chile; instituciones que me permitieron tener acceso a material fósil y actual depositadas en

estas entidades. Un especial agradecimiento a los Dres. Edgardo Romero y Maria del Carmen Zamalao por su apoyo y colaboración durante mi estadía en Buenos Aires.

A mis compañeros del grupo de Botánica de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, especialmente a Rodrigo Villa; Claudio Latorre; Patricio Moreno; Antonio Maldonado; Martín Carmona, y a todos que de una u otra manera me acompañaron en mis estudios.

Finalmente, a mi Madre y Hermanos que siempre estuvieron conmigo. Mi cariño a Francisca y a Tatán, que con su amor me dieron la fuerza necesaria para seguir adelante...

INDICE DE MATERIAS

Lista de Tablas	vii
Lista de Figuras	xi
Resumen	xxiii
Abstract	xxviii
Capítulo 1	
Introducción General	1
Hipótesis de trabajo	8
Estructura de esta Tesis	9
Literatura citada	13
Capítulo 2	
Clima y Fisionomía Foliar de las Taofloras del Terciario del Sur de Sudamérica	15
Resumen	15
Introducción	16
Métodos	20
Resultados	27

Discusión y Conclusiones	34
Literatura Citada	54
Capítulo 3	
Paleofloras Mixtas del Terciario de Sudamérica:	
¿Ecuabilidad Térmica o Subtrópicos con ausencia de Cordilleras ?	58
Resumen	58
Introducción	59
Métodos	65
Resultados	72
Discusión y Conclusiones	82
Literatura Citada	108
Capítulo 4	
Historia Terciaria de la Cordillera de la Costa:	
Fisionomía foliar y fitogeografía de la Cordillera de la Costa de Chile central y su relación con las Paleofloras Terciarias del sur de Sudamérica	112
Resumen	112
Introducción	113
Métodos	115
Resultados	120
Discusión	124
Conclusión	129
Literatura Citada	149
Capítulo 5	
Discusión y Conclusiones Generales	154
Literatura Citada	173

LISTA DE TABLAS

Tabla 2.1: Localidades fosilíferas consideradas, edad, ubicación geográfica, carácter, número de morfo-géneros, autores y/o colecciones paleobotánicas consultadas, referencias de fechado ennegrecidas (1= Literatura; 2 = Colección Lab. Ecología y Sistemática Vegetal, Universidad de Chile; 3= Colección Museo de Historia Natural, Santiago, Chile; 4.= Colección Museo Argentino de Historia Natural, Buenos Aires, Argentina. 5= Colección Lab. Paleobotánica Universidad de Buenos Aires, Argentina. 6= Colección Museo Paleontológico, Universidad de Concepción, Chile.)

Tabla 2.2: Modelos univariados utilizados para la inferencia de paleotemperaturas y paleoprecipitaciones de las taofloras Terciarias del sur de Sudamérica.

Las bases de datos CLAMP3 fueron facilitada por J. Wolfe (datos no publicados). La base de datos WILF se obtuvo de Wilf et al. (1998). La base de datos BOLIVIA se obtuvo de Gregory-Wodzicki (2000). r^2 = coeficiente de determinación. * =Error estandar en unidades logarítmicas. Todas las regresiones significativas con $p < 0.001$

Tabla 2.3: Modelos multivariados utilizados para la inferencia de paleotemperaturas medias anuales y paleoprecipitaciones medias de la estación de crecimiento, para las

taofloras Terciarias del sur de Sudamérica. Las bases de datos CLAMP3 fue facilitada por J. Wolfe (no publicada). La base de datos BOLIVIA se obtuvo de Gregory-Wodzicki (2000). r^2 = coeficiente de determinación y bases de datos utilizadas para cada ecuación. Todas las ecuaciones significativas con $p < 0.001$.

Tabla 3.1: Taofloras Mixtas consideradas para el análisis fisionómico-climático (1= Literatura; 2 = Colección Lab. Ecología y Sistemática Vegetal, Universidad de Chile; 3= Colección Museo de Historia Natural, Santiago, Chile; 4.= Colección Museo Argentino de Historia Natural, Buenos Aires, Argentina. 5= Colección Lab. Paleobotánica Universidad de Buenos Aires, Argentina. 6= Colección Museo Paleontológico, Universidad de Concepción, Chile). Ennegrecido se destacan los autores que dan cuenta de las edades de las diferentes floras fósiles.

Tabla 3.2: Modelo univariado utilizado para la obtención de estimaciones climáticas de las floras del Terciario del sur de Sudamérica. Las bases de datos CLAMP fueron cedidas por Jack Wolfe. La base de datos Wilf, se obtuvo de Wilf et al. (1998). Las floras actuales de Bolivia de Gregory-Wodzicki (2000). r^2 = coeficiente de determinación y bases de datos utilizadas para cada ecuación. Todas las ecuaciones significativas con $p < 0.001$.

Tabla 3.3: Modelo multivariado utilizados para la obtención de estimaciones climáticas de las floras del Terciario del sur de Sudamérica. Las bases de datos CLAMP fueron cedidas por Jack Wolfe. La base de datos Wilf, se obtuvo de Wilf et al. (1998).

Las floras actuales de Bolivia de Gregory-Wodzicki (2000). r^2 = coeficiente de determinación y bases de datos utilizadas para cada ecuación. Todas las ecuaciones significativas con $p < 0.001$.

Tabla 4.1: Localidades de la Cordillera de la Costa entre 33° y 40°S consideradas en este estudio. Se muestran el tipo de vegetación al que pertenecen, posición latitudinal, rango altitudinal de proveniencia de las muestras, exposición, n° muestras colectadas y n° hojas colectadas.

Tabla 4.2: Proporción de caracteres foliares registrados en cinco localidades actuales de la Cordillera de la Costa en Chile central.

Tabla 4.3: Variables ambientales usadas en el análisis de correspondencia canónica (ocho primeras) y el análisis de regresión simple (Precipitación media anual). Las localidades fueron asociadas a las estaciones meteorológicas más cercanas (Di Castri y Hajek 1976). TMA: Temperatura media anual; TMC: Temperatura media más cálida; TMF: Temperatura media más fría; DEC: Duración de la estación de crecimiento (número de meses con temperaturas superiores a 10° C); PMC: Precipitación media durante la estación de crecimiento; PMMC: Precipitación media mensual durante la estación de crecimiento; PMH: Precipitación durante la estación húmeda (tres meses consecutivos más húmedos); PMS: Precipitación durante la estación seca (tres meses consecutivos más secos); PMA: Precipitación media anual.

Tabla 4.4: Localidades fosilíferas consideradas, edad, ubicación geográfica, número de morfo-géneros y autores.

Tabla 4.5: Proporción de caracteres foliares de quince taofloras fósiles del Terciario del sur de Sudamérica.

Tabla 4.6: Correlación de las distintas variables ambientales utilizadas en el análisis de correspondencia canónica, con los dos primeros ejes de canónicos. Las variables de temperatura se correlacionan con el eje 1 (CCA1), mientras que las variables de humedad con el eje 2 (CCA2). TMA= Temperatura media anual; TMC= Temperatura media mes más calido; TMF= Temperatura media mes más frío; DEC= Duración de la estación de crecimiento (n° meses en que la temperatura supera los 10° C); PMC= Precipitación media durante la estación de crecimiento; PMMC= Precipitación media mensual durante la estación de crecimiento; PMH= Precipitación de los tres meses consecutivos más húmedos; PMS= Precipitación media de los tres meses consecutivos más secos.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1: Ecuabilidad térmica (M) a lo largo de la costa de Chile. El cálculo de M se basa en Axelrod (1992), la oscilación térmica utilizada fue calculada como la diferencia entre el promedio anual de la temperatura más cálida menos el promedio anual de la temperatura más fría. $M = 30 - 109 * \text{Log}((14 - \text{TMA})^2 + (1.46 + 0.366 * \text{OT})^2)$. TMA= Temperatura media anual; OT= Oscilación térmica anual.

Figura 1.2: Diagrama de ordenación de un análisis de correspondencia canónico de la distribución de los elementos fitogeográficos, de distintos taxa, a distintas latitudes en Chile (según Villagrán e Hinojosa 1997). Los dos primeros ejes acumulan el 97.5 % de la varianza total. Temperatura media anual se correlaciona con el eje 1 en 88% (r canónico). La precipitación de los tres meses consecutivos más secos (precipitación de verano en el hemisferio sur) se correlaciona con el eje 2 en 54% (r canónico). El análisis separa a las localidades áridas y semiáridas al norte de los 30°S, de las floras de mezcla de Chile central y las vegetación del sur de Chile. La asociación entre elementos fitogeográficos y variables ambientales fue significativa con $p = 0.001$, Prueba de Monte Carlo; $r = 0.674$, $p < 0.0001$, con un $\alpha = 0.001$, Prueba de Mantel.

Figura 2.1: Evolución paleovegetacional, paleoclimática y tectónica del Terciario del sur de Sudamérica de acuerdo a Hinojosa & Villagrán (1997). Se observa la sucesión espacial y temporal de cuatros tipos de Paleofloras. Los colores distinguen los distintos tipos de Paleofloras; SA: Sudamérica; AU: Australia; AN: Antártica. **Flechas convergentes:** Unión de continentes; **Flechas divergentes:** Separación de Continentes. **GAE:** Glaciación de la hoja este de Antártica y **GAW:** Glaciación de la hoja oeste de Antártica.

Figura 2.2: Análisis de análisis de correspondencia canónica utilizando la base de datos CLAMP3B y situando las 15 localidades fosilíferas analizadas. La temperatura media anual tiene un r (canónico) de 87% con el eje 1; la precipitación media de la estación de crecimiento tiene un r (canónico) de 71% con el eje 2. La asociación entre morfología foliar y variables ambientales fue significativa con $p= 0.001$, Prueba de Monte Carlo; $r= 0.68$, $p<0.0001$, con un $\alpha 0.001$, Prueba de Mantel.

Figura 2.3: Variación de la temperatura media anual a través del Terciario del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo univariado. A.- Estimaciones obtenidas usando la base de datos CLAMP3B. B.- Estimaciones obtenidas usando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Las barras indican el intervalo de confianza al 95%.

Figura 2.4: Variación de la temperatura media anual a través del Terciario del Sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo multivariado. A.- Estimaciones obtenidas usando la

base de datos CLAMP3B. B.- Estimaciones obtenidas usando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Las barras indican el intervalo de confianza al 95%.

Figura 2.5: Variación de la precipitación media anual a través del Terciario del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo univariado y usando como variable dependiente el Ln del área foliar, de acuerdo a las bases de datos CLAMP3A+BOLIVIA (círculos negros) y WILF (cuadrados negros). Las barras representan el intervalo de confianza al 95% (los intervalos son diferentes ya que fueron obtenidos a partir de logaritmos).

Figura 2.6: Variación de la precipitación media de la estación de crecimiento a través del Terciario del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo multivariado. A.- Estimaciones de acuerdo a la base de datos CLAMP3B. B.- Estimaciones de acuerdo a la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Las barras representan el intervalo de confianza al 95%.

Figura 2.7: Temperaturas medias del mes más frío (TMF, círculos blancos, y TMFa, cuadrados negros) y del mes más cálido (TMC, círculos negros) a través del Terciario del sur del Sudamérica. Las barras de error representan el intervalo de confianza al 95%. Los valores fueron obtenidos a partir del análisis de correspondencia canónica (TMF y TMC) y de acuerdo a Wolfe (TMFa, comunicación personal)

Figura 2.8: Distribución de elementos fitogeográficos en las tafofloras terciarias consideradas en este trabajo. PGO: Paleoflora Gondwánica occidental; PSG: Paleoflora Subtropical Gondwánica; PM: Paleoflora Mixta; PSN: Paleofloras Subtropical Neógena.

Figura 3.1: Nomograma de ecuabilidad térmica según Axelrod (1992). Ecuabilidad térmica (M) fue calculada sobre la base de los registros meteorológicos de estaciones costeras de Chile, entre 18 y 30°S. La oscilación térmica utilizada fue calculada como la diferencia entre el promedio anual de la temperatura más cálida menos el promedio anual de la temperatura más fría. $M = 30 - 109 * \text{Log}((14 - \text{TMA})^2 + (1.46 + 0.366 * \text{OT})^2)$. TMA= Temperatura media anual; OT= Oscilación térmica anual.

Figura 3.2: Análisis de correspondencia canónico de la distribución de los elementos fitogeográficos a lo largo del gradiente latitudinal de Chile (Hinojosa & Villagrán 1997). Los dos primeros ejes acumulan el 97.5 % de la varianza total. La temperatura media anual se correlaciona con el eje 1 en 88% (r canónico). La precipitación de los tres meses consecutivos más secos (precipitación de verano en el hemisferio sur) se correlaciona con el eje 2 en 54% (r canónico). La asociación entre elementos fitogeográficos y variables ambientales fue significativa con $p = 0.001$, Prueba de Monte Carlo; $r = 0.674$, $p < 0.0001$, con un $\alpha 0.001$, Prueba de Mantel.

Figura 3.3: Estimación de la temperatura media anual para las tafofloras Mixtas, de acuerdo al modelo univariado y usando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Barras indican el intervalo de confianza al 95%.

Figura 3.4: Estimación de la temperatura media anual para las taofloras Mixtas, de acuerdo al modelo multivariado y usando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Barras indican el intervalo de confianza al 95%.

Figura 3.5: Temperaturas medias del mes más frío de las taofloras mixtas, usando la base de datos CLAMP3B (5 A) y CLAMP3B+BOLIVIA (5 B).

Figura 3.6: Temperaturas medias del mes más cálido de las taofloras mixtas, usando las bases de datos CLAMP3B (6 A) y CLAMP3B+BOLIVIA (6 B).

Figura 3.7: Temperaturas medias máximas (cuadrados negros), mínimas (círculos negros) y diferencia entre ambas (triángulos negros), sobre la base de datos CLAMP3B + BOLIVIA.

Figura 3.8: Precipitación media anual durante el desarrollo de Floras Mixtas del Terciario del sur de Sudamérica (base de datos WILF). Barras indican el intervalo confianza al 95%.

Figura 3.9: Precipitación media anual durante el desarrollo de Floras Mixtas del Terciario del sur de Sudamérica (base de datos CLAMP3A+BOLIVIA). Barras indican el intervalo confianza al 95%.

Figura 3.10: Precipitación media durante la estación de crecimiento, de las taofloras mixtas terciarias. A.- CLAMP3B; B.- CLAMP3B+BOLIVIA. Barras indican el intervalo confianza al 95%.

Figura 3.11: Precipitación de tres meses consecutivos más secos de taofloras mixtas terciarias. A.- CLAMP3B; B.- CLAMP3B+BOLIVIA. Barras indican el intervalo confianza al 95%.

Figura 3.12: Precipitación de la estación húmeda versus la estación seca y diferencia entre ambas, para las floras mixtas terciarias (datos según CLAMP3B+BOLIVIA). En el lado derecho se muestra los montos de precipitación equivalentes para distintas estaciones de Sudamérica.

Figura 3.13: Análisis de correspondencia considerando las características fisionómica-foliares de taxa actuales (cuadrados negros) y fósiles (símbolos de colores) del género *Nothofagus*. P= *N. pumilio*; B= *N. betuloides*; O= *N. obliqua*; A= *N. antartica*; D= *N. dombeyi*; AL= *N. alpina*; G= *N. glauca*; ALE= *N. alessandrii*; L= *N. leonii*.

Figura 3.14: Dendrograma mostrando la distancia euclideana sobre los taxa de *Nothofagus* actuales y fósiles. La línea punteada define el límite que separa los agrupamientos de taxa actuales (< 0.7) de los agrupamientos de taxa fósiles, presentes en las localidades con floras de mezcla del sur de Sudamérica. El límite de 0.7 fue obtenido a partir de una análisis de re-muestreo con reemplazo (Bootstrap).

Figura 3.15: Nomograma de ecuabilidad térmica de acuerdo a Axelrod (1992). Con símbolos de colores las diferentes floras mixtas del Terciario de Sudamérica. Círculos blancos corresponde a floras Neotropicalés, mientras que triángulos blancos a floras Subtropicales, de acuerdo a Hinojosa & Villagrán (1997). Datos según CLAMP3B+BOLIVIA.

Figura 3.16: Relación entre la temperatura media anual y la precipitación de verano en el sur de Sudamérica, incluyendo datos climáticos de la costa chilena (círculos azules, 42-55°S; círculos verdes 30°-41° S), y las estimaciones basadas en las floras mixtas terciarias (1-8) (estimaciones basadas en CLAMP3B+BOLIVIA).

Figura 3.17: Distribución de las temperaturas medias anuales en el rango de 15° a 20°C (A); de las lluvias de verano (Enero a Marzo) en el rango de 100 a 600 mm (B); y la distribución de lluvias de invierno (Julio a Agosto) por sobre 600 mm (C), de acuerdo a la base de datos publicadas por López & Aceituno (1998).

Figura 4.1: Relación de la temperatura media anual y la precipitación de la estación seca (precipitación de verano) en el sur de Sudamérica, incluyendo datos de la costa chilena (círculos azules, 30°-42°S) y las estimaciones para las Paleofloras Terciarias. Las Paleofloras no tendrían análogo climático moderno. La línea negra separa claramente las localidades actuales y fósiles.

Figura 4.2: Análisis de correspondencia canónica entre la base de datos CLAMP4 ($n=161$), los dos primeros ejes canónicos explican el 87.7 % de la varianza total. El eje uno discrimina básicamente por temperatura mientras que el eje dos por humedad. Se muestran los vectores de temperatura media anual ($r= -0.88$ con el eje 1) y los vectores de precipitación media de la estación de crecimiento ($r= 0.84$ con el eje 2) y la precipitación de la estación seca ($r= 0.58$ con el eje 2). Se muestran las posiciones de las localidades actuales de Chile central y , como muestras pasivas, las Tafofloras terciarias del sur de Sudamérica. La asociación entre caracteres foliares y variables ambientales fue significativa con $p= 0.001$, Prueba de Monte Carlo y $r= 0.632$, $p<0.0001$, con un α 0.001, Prueba de Mantel.

Figura 4.3: Dendrograma de distancia euclideana entre las posiciones de las Paleofloras del sur de Sudamérica y 5 localidades de la Cordillera de la Costa, del análisis de correspondencia canónica de la figura 4.2. En negro se muestra el tipo de Paleofloras. SN= Paleoflora Subtropical Neógena; M= Paleoflora Mixta; S.G= Subtropical Gondwánica; G.O.= Paleoflora Gondwánica Occidental. Se destacan las distancias de las mayores divergencias discutidas en el texto.

Figura 4.4: Distribución de las localidades del Cordillera de la Costa y las Paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, en el vector de temperatura media anual de la Fig. 4.2.

Figura 4.5: Distribución de las localidades del Cordillera de la Costa y las Paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, en el vector de precipitación media durante la estación de

crecimiento (precipitación de los meses con temperatura media superior a 10°), de la Fig. 4.2. El área achurada corresponde al ámbito en que se distribuyen las localidades de la Cordillera de la Costa.

Figura 4.6: Distribución de las localidades del Cordillera de la Costa y las Paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, en el vector de precipitación durante la estación seca (tres meses consecutivos más secos), de la figura 4.2. El área achurada corresponde al ámbito en que se distribuyen las localidades de la Cordillera de la Costa.

Figura 4.7: Distribución de las localidades del Cordillera de la Costa y las Paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, en relación del área (tamaño) foliar promedio, según Wilf (1998). El área achurada^{sc} corresponde al ámbito en que se distribuyen las localidades de la Cordillera de la Costa.

Figura 4.8: Comparación entre las estimaciones de variables ambientales entre dos bases de datos que incluyen las localidades chilenas (CLAMP4, en verde) y que las excluyen (CLAMP3B+BOLIVIA, en rojo). A.- Estimaciones de temperatura media anual; B.- Estimaciones de la precipitación media anual. Las barras indican los errores estandar de ambos modelos.

Figura 4.9: Comparación entre las estimaciones de variables ambientales entre dos bases de datos que incluyen (CLAMP4, en verde) las localidades chilenas y que las excluyen (CLAMP3B+BOLIVIA, en rojo). A.- Estimaciones de precipitación durante la

estación de crecimiento; B.- Estimaciones de la precipitación durante la estación seca. Las barras indican los errores estándar de ambos modelos.

Figura 4.10: Frecuencia de elementos fitogeográficos en 5 localidades de la Cordillera de la Costa de Chile central, en un gradiente latitudinal. Elementos según Villagrán e Hinojosa (1997) y Gayó et al (2003).

Fig. 4.11: Relación entre los valores reales y estimados de las localidades de la Cordillera de la Costa. Las regresiones fueron calculadas a partir del análisis de correspondencia canónica sobre la base de datos CLAMP4 (n= 161). A.- Análisis de Temperatura media anual (TMA); B.- Análisis de la precipitación media durante la estación de crecimiento (PMC); C.- Análisis de la precipitación durante la estación seca (PMS); D.- Análisis de la precipitación media anual, considerando el área foliar promedio según Wilf et al (1998).

Figura 4.12: Relación de la temperatura media anual y la precipitación de la estación seca (precipitación de verano) en el sur de Sudamérica, incluyendo datos de la Cordillera de la Costa chilena (círculos azules, 30°-42°S, este trabajo) y las estimaciones para las Paleofloras Terciarias del Cono Sur, usando CLAMP4. Las Paleofloras no tendrían análogo climático moderno. La línea negra separa claramente las localidades actuales y fósiles.

Figura 4.13: Distribución de elementos fitogeográficos en las taofloras terciarias consideradas en este trabajo. PGO: Paleoflora Gondwánica occidental; PSG: Paleoflora Subtropical Gondwánica; PM: Paleoflora Mixta; PSN: Paleoflora Subtropical Neógena.

Figura 5.1: Estimaciones de temperaturas y precipitaciones para el sur de Sudamérica. A.- Temperatura media anual. B.- Precipitación media anual. Barras indican intervalo de confianza al 95%.

Figura 5.2: Nomograma de ecuabilidad térmica de acuerdo a Axelrod (1992). Con símbolos de colores se indican las diferentes Floras Mixtas del Terciario de Sudamérica. Círculos blancos corresponde a Floras Neotropicales, mientras que triángulos blancos a Floras Subtropicales y cuadrados blancos a Paleofloras Antárticas.

Figura 5.3: Precipitación de los tres meses consecutivos más secos de Taofloras Mixtas terciarias, de acuerdo a las base de datos CLAMP3B (A) y CLAMP3B+BOLIVIA (B).

Figura 5.4: Relación entre la temperatura media anual y la precipitación de verano en el sur de Sudamérica, incluyendo datos climáticos de la costa chilena (círculos azules, 42-55°S; círculos verdes 30°-41°S), y las estimaciones basadas en las floras mixtas terciarias (1-8) (estimaciones basadas en CLAMP3B+BOLIVIA).

Figura 5.5: Análisis de correspondencia considerando las características fisionómica-foliares de taxa actuales (cuadrados negros) y fósiles (símbolos de colores) del género *Nothofagus*. P= *N. pumilio*; B= *N. betuloides*; O= *N. obliqua*; A= *N. antarctica*; D= *N. dombeyi*; AL= *N. alpina*; G= *N. glauca*; ALĒ= *N. alessandrii*; L= *N. leonii* .

Figura 5.6: Distribución de elementos fitogeográficos en las taofloras terciarias. PGO: Paleoflora Gondwánica occidental; PSG: Paleoflora Subtropical Gondwánica; PM: Paleoflora Mixta; PSN: Paleoflora Subtropical Neógena.

Figura 5.7 Frecuencia de elementos fitogeográficos en 5 localidades de la Cordillera de la Costa de Chile central, en un gradiente latitudinal, entre 33° y 40°S.

RESUMEN

Una singularidad de la vegetación de bosques en el sur de Sudamérica, radica en su distribución disyunta respecto de otras regiones con bosques del continente. Otra singularidad dice relación con el carácter fitogeográficamente mixto de su flora, expresada por la mezcla de elementos Neotropicales, Austral-Antárticos, Australasianos, Pantropicales y de amplia distribución. Esta mezcla se habría producido durante la evolución terciaria de cuatro Paleofloras: Neotropical, Mixta, Antártica y Subtropical, que ocuparon la región, durante el Terciario. Una de estas Paleofloras, la Paleoflora Mixta, tiene un importante interés paleobotánico y paleoclimático debido a su amplio registro temporal y espacial durante el Terciario, y al hecho de estar constituida por la mezcla de elementos tanto Neotropicales como Antárticos.

La presencia de floras de mezcla ha sido explicada a través de dos hipótesis principales. La primera de ella (Romero 1978), postula cambios en los requerimientos climáticos de los taxa componentes de su tafoflora. La segunda (Axelrod et al. 1991), establece condiciones térmicas homogéneas (clima "ecuable") durante el tiempo en que se desarrolló la Paleoflora Mixta.

El objetivo principal de esta tesis fue poner a prueba ambas hipótesis, usando para ello el análisis fisionómico – climático de las tafofloras mixtas del Terciario del sur

de Sudamérica. Nuestro primer objetivo fue determinar el clima continental terciario, en función de variables de temperatura y humedad. Por otra parte, comparamos las características morfo-fisionómicas de hojas de *Nothofagus*, tanto actual como fósil, análisis que nos permitiría discriminar el ámbito climático característico de las especies del género. En la búsqueda de análogos modernos para las floras mixtas terciarias, hemos también llevado a cabo una comparación fisionómica-climática entre las floras de mezcla actuales de Chile central- sur y las Paleofloras Mixtas del Terciario del sur de Sudamérica. Finalmente, considerando la distribución de los elementos fitogeográficos presentes en las floras fósiles y su clima asociado se revisa críticamente el concepto de Flora Mixta y los modelos de evolución paleovegetacional propuestos en la literatura para el Terciario del sur de Sudamérica.

Los resultados del análisis fisionómico – climático de las tafofloras permiten reconocer al menos tres eventos paleoclimáticos importantes en la historia terciaria del sur de Sudamérica. Condiciones tropicales-cálidas y muy húmedas observadas hacia fines del Paleoceno y principio del Eoceno, asociados al óptimo cálido del límite Paleoceno/Eoceno. Este clima fue sucedido por condiciones subtropicales menos cálidas y todavía húmedas durante el Eoceno; se registra una tendencia de descenso de temperaturas y precipitaciones la que culmina hacia fines del Eoceno y principios del Oligoceno, en concomitancia con un evento de enfriamiento ocurrido durante el límite Eoceno-Oligoceno, una consecuencia del comienzo de la glaciación en Antártica. Durante el Mioceno se registra un nuevo evento de calentamiento, marcado por un abrupto aumento de las temperaturas por sobre 5° C.

De acuerdo a las predicciones de estabilidad de las temperaturas que se desprende de la hipótesis de Axelrod (1991, 1992), nuestros resultados indican que todas la taofloras de mezcla quedan incluidas en el rango propuesto en la hipótesis. Sin embargo en este mismo rango de "ecuabilidad" térmica se ubican otras taofloras terciarias que no corresponden a la definición de Taoflora Mixta. De este resultado se desprende que no es posible señalar a la ecuabilidad térmica como la única causa, que explique el desarrollo de las floras mixtas. Por lo tanto, no es posible someter a prueba aquello de la "ecuabilidad" mediante este enfoque.

Considerando que la ecuabilidad térmica no constituye el factor causal para el desarrollo de las floras mixtas, se examinó el posible rol de una estabilidad en las precipitaciones, especialmente en las de verano. Las reconstrucciones de las precipitaciones muestran una tendencia sostenida de descenso tanto del monto de las precipitaciones medias como de las de la estación estival, indicando que tampoco existiría correlación entre una posible ecuabilidad de las precipitaciones y el desarrollo de las floras mixtas.

La singularidad del clima, puesta de manifiesto por lo anterior, y los antecedentes aportados por la geomorfología del período en que se desarrollaron floras de mezcla, nos permiten postular la siguiente hipótesis alternativa: La ocurrencia de floras mixtas en el sur de Sudamérica estuvo posibilitada por la existencia de un clima subtropical con influencia de dos regímenes hídricos, uno motivado por los vientos del este, de fuente amazónica y otro regulado por los vientos del oeste, de las latitudes templadas, bajo condiciones de temperaturas relativamente cálidas y húmedas imperantes durante gran parte del Terciario. Este escenario climático no tiene análogos actuales y fue posible

porque la menor elevación de los Andes aún no permitía el severo efecto de sombra de lluvia que éstos ejercen actualmente en los sistemas climáticos que controlan las lluvias del sur de Sudamérica.

Con respecto a la hipótesis planteada por Romero (1978), la comparación entre las características morfo-fisionómicas de las especies actuales del género *Nothofagus* y sus homólogas terciarias muestran que las morfo-especies fósiles de *Nothofagus* se distribuyen en un ámbito climático más amplio que el que exhiben las especies modernas, lo que apoyaría la hipótesis de cambio de requerimiento ecológicos de los linajes y es concordante con la postulación de un clima Terciario sin análogos en la actualidad.

La hipótesis de que las floras de mezcla terciarias tendrían un carácter único en lo que respecta a su régimen climático, nos llevó a la búsqueda de aquellas situaciones actuales más próximas a estas condiciones en Chile. Los resultados de la comparación de la fisionomía y fitogeografía de los taxa componentes en cinco localidades de la Cordillera de la Costa, entre 30° y 40°S, con las tafofloras terciarias estudiadas en esta tesis, muestran que la máxima analogía fisionómica y fitogeográfica se da entre las tafofloras mixtas del Oligoceno y Mioceno de Chile central (Cerro Las Águilas y Goterones) y las localidades con Bosque deciduo Maulino de Los Ruiles y Los Queules (en torno a 36° S). A partir de estas convergencias es posible postular a ambas floras como los remanentes más próximos a las tafofloras mixtas terciarias. Por otra parte, resulta haber analogía fisionómica y fitogeográfica entre la tafoflora Subtropical de Cerro Los Litres, del Mioceno de Chile central, y la vegetación esclerófila de Cerro La Campana (33°).

Finalmente, discuto el concepto de Flora Mixta, concluyéndose que la mezcla de distintos elementos fitogeográficos en la flora fósil y actual sería una condición inherente a la evolución vegetacional del sur de Sudamérica, y no una propiedad de un grupo específico de floras fósiles. La mezcla de elementos fitogeográficos, registrada en los afloramientos terciarios, podría ser explicada por la incorporación de taxa Austral-Antárticos que diversifican a partir del elemento Australasiano en la porción austral del Gondwana occidental, elemento que formaría parte de la vegetación tropical – subtropical que ocupaba la región a comienzos del Terciario. La mayor presencia de taxa Austral – Antárticos a través del período, sería una consecuencia de los cambios climáticos y tectónicos acaecidos durante el período, como son el descenso de las temperaturas medias y de las precipitaciones a través del Terciario, asociados a la separación de Australia de Sudamérica-Antártica y el consecuente inicio de la glaciación Antártica.

Consecuentemente, propongo un nuevo modelo para la evolución paleofitogeográfica del sur de Sudamérica, basado en nuestras estimaciones climáticas y la composición fitogeográfica de las Paleofloras Terciarias analizadas:

Durante el Paleoceno, el sur de Sudamérica habría sido ocupado por una **Paleoflora Gondwánica**, bajo condiciones tropicales muy cálidas y húmedas. Desde comienzos del Eoceno esta Paleoflora fue reemplazada en el sur de Sudamérica por una **Paleoflora Subtropical Gondwánica**, bajo condiciones algo menos cálidas y un régimen de lluvias bi-estacional. Desde finales del Eoceno hasta comienzos del Mioceno se conformaría una **Paleoflora Mixta**, bajo condiciones más frías y menos húmedas que el período anterior, asociadas a la glaciación Antártica. Esta Paleoflora se caracterizaría

por una mezcla equiparada de elementos florales de distinta procedencia. Desde el Mioceno inferior a superior, Chile central habría sido ocupada por una **Paleoflora Subtropical Neógena**, bajo condiciones climáticas relativamente más cálidas y lluviosas que en el período anterior, aunque con tendencia hacia la sequía estival. El desarrollo de esta última Paleoflora se correlaciona con el evento de calentamiento global del Mioceno y exhibe un carácter más "moderno" en su composición florística, con bastante cercanía a la composición fitogeográfica de los bosques actuales del sur de Sudamérica.

ABSTRACT

One of the outstanding features of the southern South American forest is their geographical isolation from floras of other regions in the continent. They constitute a blend of different phyto^ogeographical elements including Neotropical, Australasian, Pantropical and elements with broader distributions. This blend was formed during the Tertiary evolution of four Paleofloras: Neotropical, Mixed; Antarctic and Subtropical, which successively occupied the region. Mixed Paleoflora have an important paleobotanical and paleoclimatologic interest, due to their broad temporal and spatial distribution during the Tertiary. Mixed Paleoflora are characterized by a mixing of Neotropical and Antarctic elements. Two hypotheses have been proposed to explain this blending. First, Romero (1978) proposed that the climatic requirements of the original taxa were different from their modern analogue. Axelrod et al. (1991), postulated that the Mixed Paleoflora grew under an equable climate, resulting in an incorporating of taxa with diverse tolerance.

The main purpose of this study was to analyze physiognomically the southern South American taphofloras. Our first objective was to reconstruct Tertiary continental climate, considering both temperature and precipitation. We also compare the leaf traits of both living and fossil *Nothofagus*, which allows us to establish the climatic environments of each of the species of the genus. While searching for modern analogues of the Mixed Paleoflora, physiognomic – climatic comparison were made between the current forest floras from central Chile and the Tertiary Paleofloras of southern South America. Finally, considering both phytogeographical composition and climatic reconstruction, we critically reviewed the concept of Mixed Flora and the models of vegetation evolution that have been proposed for southern South American during the Tertiary.

Our results indicate that during the Tertiary, continental climate over southern South America is characterized by at least three paleoclimatic events: 1) Paleocene/Eocene warm event, with warm – humid tropical conditions 2) A climate shift towards temperate – drier conditions at the end of the Eocene and initial Oligocene, related with the cold global event of the Eocene-Oligocene boundary (on set of Antarctic glaciation) 3) Finally, during the Miocene again a warm and humid event occurred. Mean annual temperature was 5°C warmer than for the previous period. This warm event is related with the mid Miocene climatic optimum.

The equable climate postulated by Axelrod et al. (1991), predicts a temperature stability and our results indicate that all the Mixed Taphofloras fell within the temperature ranges proposed by these hypotheses. However, other Tertiary Taphofloras, that do not correspond to the definition of Mixed Taphoflora, are integrated within an equable

climate. This suggests that it is not possible to assign "equable climate" as the one cause for the development of the Mixed Paleofloras, since this parameter does not allow distinctions to be made among the different Paleofloras studied. Hence, we explore the possibility that equable precipitation conditions, especially a dry season, play a key in the development of Mixed Paleoflora. Our reconstruction indicates a negative trend in both mean annual and dry season precipitation, indicating that a correlation can not exist between a precipitation equability and the development of the Mixed Paleofloras.

The singularity in terms of climate and geomorphology that occurred during the evolution of the Mixed Paleoflora leads us to propose the following hypothesis: Mixed Paleoflora developed in southern South America under a subtropical climate, with very different precipitation regimes, probably with both westerly (polar) and easterly (tropical) influence and year-round precipitation, with relatively warm conditions during a greater part of the Tertiary. This scenario does not have an analogue at the present time as the Andes with much lower elevations, could not have caused a prominent rain-shadow along.

Our physiognomic analyses show that the leaf traits of *Nothofagus* (an important component of Mixed Paleoflora) evince significant differences when compared to current Chilean species of *Nothofagus*. These features are interpreted as a change in the climatic requirements of these taxa, which is concordant with a Tertiary climate without modern analogues, as proposed by Romero (1978).

This climatic regime, led us to search other close analogues as they could better preserve any remainders of the Tertiary mixed floras. Comparisons of both the physiognomy and phytogeography of the component taxa in five modern localities of the

Cordillera de la Costa, between 30° and 40°S, with the Tertiary Taphofloras studied, show that the maximum physiognomic and phytogeographic analogues were found among the Oligocene and Miocene Mixed Taphofloras of central Chile (Cerro Las Aguilas and Navidad-Goterones) and the Deciduous Maulino Forest of Los Ruiles and Los Queules (36°S). A physiognomic and phytogeographic analogue exist between the Miocene Subtropical Taphoflora of Cerro Los Litres of central Chile and the sclerophyllous vegetation at Cerro La Campana (33° S).

Finally, I discuss the concept of Mixed Flora and conclude that the mixture of different phytogeographical elements in both fossil and current floras is an inherent condition to the evolution of the vegetation of southern South America, and not necessarily an unique property of a specific group of fossil floras. The blend of phytogeographical elements registered in Tertiary outcrops, could be explained by the incorporation of Austral – Antarctic taxa that diversify from Australasian elements in the southern portion of the western Gondwanaland, an element that would thus be part of the tropical – subtropical vegetation, that occupied the region at the beginning of the Tertiary. The prominent presence of Austral – Antarctic taxa throughout the period would be a consequence of the climatic and tectonic changes that happened during the Tertiary, such as a descent in both mean temperatures and precipitations, associated with the breaking apart of Australia from South America-Antarctica and the beginning of Antarctic glaciation.

Consequently, I propose a new model for the paleophytogeographical evolution of southern South America floras during the Tertiary. This model is based on our climate

estimates and the phytogeographical composition of the Tertiary Paleofloras analyzed: During the Paleocene, the South Cone was occupied by a **Gondwanic Paleoflora**, under very warm and humid tropical conditions. From the beginning of the Eocene, this Paleoflora was replaced by a **Subtropical Gondwanic Paleoflora** under conditions somewhat less warm and a bi-seasonal precipitation regime. From the end of Eocene until the beginning of the Miocene, a **Mixed Paleoflora** developed under colder and less humid conditions than the previous period. This climate was associated with the onset of Antarctic glaciation. This Paleoflora was characterized by a balanced blend of floral elements with different origins. Throughout the Miocene, central Chile was occupied by a **Subtropical Neogene Paleoflora**, under relatively warmer and wetter climatic conditions than the previous period, although with a tendency towards summer drought. The development of This Paleoflora developed under the mid Miocene climatic optimum and it exhibits a flora close to the current floras of southern South American forests.

CAPITULO 1

INTRODUCCION

La singularidad actual de la vegetación de bosques del sur de Sudamérica puede ser explicada a través de los cambios geológicos y climáticos que han ocurrido a través de dos escalas temporales diferentes. La primera de ellas, y la más reciente, dice relación con los procesos climáticos que han caracterizado el período Cuaternario. Así, la particular concentración de endemismos y riqueza en la Cordillera de la Costa, entre 35° y 40° S, las disyunciones en cimas de cerros, las distribuciones disyuntas de poblaciones de coníferas, etc., han sido explicadas como efecto de los cambios climáticos registrados durante los ciclos glacial – interglacial (Villagrán 1995, Villagrán et al. 1998). Durante la última glaciación, la cobertura de glaciares, y procesos periglaciales asociados, eliminaron gran parte de los hábitats de bosque, al sur de los 40° S, al tiempo que aumentaron las condiciones áridas, al norte de los 30° S, como producto de la vigorización del Anticiclón del Pacífico Sur y de la surgencia de aguas frías (Denton et al. 1999, Garleff et al. 1991, Heusser et al. 1999, Lowell et al. 1995).

La segunda escala temporal dice relación con los procesos tectónicos y climáticos ocurridos durante el período Terciario (65 – 1.2 Millones años A.P). Durante este período, procesos tales como la separación de Sudamérica del complejo Antártica-Australia, el desarrollo de la Corriente de Humboldt, la glaciación de la Antártica y el levantamiento

andino determinaron profundos cambios climáticos y vegetacionales en el continente. El deterioro en las temperaturas y las precipitaciones a través del Terciario y el desarrollo de la Diagonal Árida de Sudamérica, culminaron con el aislamiento de los bosques del sur de Sudamérica de otras unidades de bosques del continente (Hinojosa & Villagrán 1997, Villagrán & Hinojosa 1997, Zachos et al. 2001).

Una consecuencia de estos profundos cambios tectónico – climáticos, acaecidos durante el Terciario es la pauperización de la flora de bosques, su alto grado de endemismo y una composición genérica caracterizada por la mezcla de elementos fitogeográficos de distintas procedencias (Villagrán & Hinojosa 1997). El carácter de mezcla de la flora actual de bosque ha sido reconocido por diversos autores, desde que Schmithüsen (1956) propusiera que la diversidad de procedencia de la flora de los bosques del sur de Sudamérica estaría relacionada a la integración de los distintos linajes que ocuparon el territorio durante el Terciario, bajo condiciones geográficas y climáticas distintas a las actuales. Los antecedentes paleobotánicos son concordantes con esta proposición. A partir del estudio integrado de todas las tafofloras (conjunto florístico documentado en un afloramiento fósil), documentadas para el sur de Sudamérica, Romero (1978) propuso un modelo que destaca la evolución de tres grupos de Paleofloras (conjunto de tafofloras particulares que puede ser distinguido de otro por su listado taxonómico y sus características ambientales o ecológicas inferidas), distintas durante el Terciario: Neotropical, Mixta, y Antártica. Entre ellas destaca, por su amplia extensión temporal y espacial, la **Paleoflora Mixta**, definidas por Romero (1978, 1986) como una mezcla de taxa de orígenes fitogeográficos distintos, tanto neotropicales como antárticos. Estas Paleofloras Mixtas fueron registradas por primera vez en Sudamérica para el límite

Paleoceno/Eoceno (~55 M.A), en Antártida (Dusén 1916), y persistieron hasta el Mioceno superior bajo (~10 M.A). Durante el Eoceno ocuparon toda Austro – Sudamérica, al sur de 30° S, contrayéndose hacia las regiones centrales de Chile y Argentina durante el Oligoceno, y restringiéndose a la costa de Chile Central durante el Mioceno superior (Hinojosa 1996, Hinojosa & Villagrán 1997, Romero 1978, 1986, Troncoso 1991). Recientemente, en un análisis detallado de las taofloras del extremo sur de Sudamérica, Troncoso & Romero (1998) reconocen distintos tipos de Paleofloras Mixtas, de acuerdo a su composición taxonómica y abundancia de taxa. Las cuatro subunidades de Paleofloras Mixtas documentadas por estos autores serían: Paleofloras con preponderancia de elementos neotropicales, con *Nothofagus* marginal; Paleofloras Mixtas sin *Nothofagus*; Paleofloras Mixtas con *Nothofagus* y Paleofloras Mixtas de Chile Central.

Hipótesis sobre floras mixtas

Se han postulado distintas hipótesis para explicar el desarrollo de Paleofloras Mixtas en el sur de Sudamérica. Primeramente, ellas fueron interpretadas como un artefacto del proceso tafonómico, restos vegetales de distintos escalones altitudinales habrían sido fosilizados, conjuntamente, en una misma cuenca de depositación (Dusén 1916, Menéndez 1971, Volkheimer 1971). Sin embargo, la amplia extensión temporal y espacial de estas floras de mezcla hacen difícil aceptar esta explicación. Este razonamiento es el que llevó a Romero (1978) a proponer una unidad paleofitogeográfica singular, la Paleoflora Mixta, la cual habría evolucionado *in situ*, a partir de un conjunto de plantas cretáceas, por inmigración de plantas antárticas, que aportaron los elementos fríos, y elementos neotropicales, que aportaron los elementos

más cálidos. Las condiciones climáticas, durante el período en que se desarrolló esta Paleoflora, habrían sido subtropicales, con temperaturas algo más frías y precipitaciones estacionales, en comparación con el Paleoceno (Troncoso & Romero 1998). Un supuesto importante para explicar la coexistencia de distintas estirpes de floras terciarias, sería que los requerimientos ecofisiológicos de los taxa fósiles serían distintos a los que se observan en sus homólogos modernos, condición necesaria para conformar una comunidad de mezcla como la observada (Romero 1978).

Otra hipótesis acerca del origen y persistencia temporal de estas floras de mezcla relaciona aquellas con una supuesta uniformidad térmica del clima imperante durante su desarrollo. Axelrod y colaboradores (1991) proponen que las taofloras Mixtas del terciario del sur de Sudamérica se habrían desarrollado bajo las condiciones de alta "ecuabilidad" (*equability*) climática que habrían imperado durante el Terciario.

Estos autores definen un clima con máxima "ecuabilidad" térmica aquél cuyas temperaturas medias anuales se ubican en torno a 14 °C y exhibe una oscilación térmica cercana a 0 °C. El máximo valor del índice de "ecuabilidad" térmica (M), bajo estas condiciones ideales sería 100. Bajo condiciones de alta "ecuabilidad" podrían cohabitar, en un mismo espacio, taxa de requerimientos cálidos y fríos, en otras palabras, podrían desarrollarse floras de carácter mixto como las descritas. En la actualidad, condiciones de alta ecuabilidad térmica ($M > 50$) se pueden encontrar en bosques de diferentes regiones del globo, por ejemplo en: la costa de California, EEUU; Islas Canarias; el monte de Veracruz, México; Papua-Nueva Guinea, este de los Himalayas; Nueva Zelanda y este de Australia. Todos los bosques de estas localidades tendrían en común

un carácter de mezcla de su flora y alta ecuabilidad térmica (Arroyo et al. 1995, Axelrod 1992, Axelrod et al. 1991).

Replanteamiento del problema

Sin embargo, en Chile las condiciones de alta ecuabilidad térmica ($M > 50$) se dan en las regiones de la costa y Cordillera de la Costa, a lo largo de, prácticamente, todo el territorio (Fig.1.1). En esta zona litoral ecuable se desarrolla una amplia variedad de formaciones vegetales, incluyendo las formaciones áridas y semiáridas; bosques esclerófilos; bosques deciduos y semideciduos con *Nothofagus*; bosques Valdivianos; bosques Nordpatagónicos y bosques Subantárticos (Schmithüsen 1956), hecho que no permite hacer distinciones basadas exclusivamente en las temperaturas, entre distintas floras. En lo que respecta a la composición fitogeográfica característica de estas formaciones vegetales, también existe heterogeneidad. Las formaciones áridas, al norte de 30° S, se caracterizan por la dominancia del elemento Neotropical. En contraste, las formaciones hiperhúmedas al sur de 44° S, se caracterizan por la predominancia del elemento subantártico. El área intermedia, es decir la porción de Chile central situada entre 30° y 44° S, se caracteriza por una mezcla equilibrada de elementos fitogeográficos de procedencia tanto Neotropical como Antártica (Villagrán & Hinojosa 1997). Este rasgo obliga integrar nuevas variables climáticas, además de la ecuabilidad en las temperatura, para encontrar una posible explicación climática a la presencia de las floras de mezcla en la actualidad, y por ende, en el pasado. Un análisis de correspondencia canónico, realizado sobre la base de la distribución de distintos elementos fitogeográficos, a diferentes latitudes (Fig. 1.2), muestra que aquellas latitudes con floras de mezcla tienden a agruparse entre sí, diferenciándose de las

latitudes áridas y de las latitudes con clima templado. La agrupación de las latitudes con floras de mezcla actuales sería una consecuencia del concurso de variables climáticas que involucran tanto temperatura como precipitaciones, conjuntamente.

Considerando el resultado del análisis de correspondencia canónico, nos hemos propuesto como objetivo principal de esta tesis el de refutar las hipótesis sobre homogeneidad térmica y de las precipitaciones, hipótesis modificada de Axelrod (1991); y la variación de las tolerancias climáticas de los taxa componentes de la Paleoflora Mixta, hipótesis de Romero (1978), a través de un análisis fisionómico las tafofloras del Terciario del sur de Sudamérica considerando conjuntamente variables climáticas de temperatura y precipitaciones.

Hemos privilegiado el análisis fisionómico-foliar porque constituye uno de los mejores métodos para acceder a los climas del pasado. La base del método reside en la correlación de las características morfológicas (por ejemplo el tamaño, tipo de borde) de las hojas de angiospermas y el clima, mostrado por numerosos autores (Bailey & Sinnott 1916, Dilcher 1973, Dolph & Dilcher 1979, Kovach & Spicer 1996, Sinnott & Bailey 1915, Wolfe 1979) . Así, por ejemplo, la tasa a la cual las hojas pueden fotosintetizar está fuertemente relacionada a la temperatura y a la disponibilidad de agua. La temperatura foliar y la tasa de evapotranspiración esta determinada, a su vez, por la forma y el tamaño de la hoja (Wing & Greenwood 1993). Bailey & Sinnott (1916) demostraron que el porcentaje de hojas con borde entero, de especies de dicotiledoneas, estaría correlacionada positivamente con la temperatura media anual. Wolfe (1971) muestra que el porcentaje de hojas con borde entero se correlaciona positivamente con la temperatura media anual y con la oscilación térmica. Dilcher (1973) sugirió que el

tamaño, y las características de los ápices, también se correlacionarían con el clima. En ambientes terrestres, los parámetros climáticos más importantes serían la temperatura media anual, la oscilación de la temperatura diurna, las temperaturas medias de los meses fríos y cálidos, la oscilación térmica media anual, la presión barométrica, precipitaciones, humedad relativa, presión de vapor de agua (Wolfe 1993). Sin embargo, otros factores, tales como el tipo de suelo y otras variables no climáticas, podrían disminuir la precisión de las correlaciones entre caracteres foliares y clima (Wing & Greenwood 1993).

Para someter a prueba, mediante el análisis fisionómico – foliar las hipótesis propuestas, se consideran los siguiente objetivos específicos:

- 1) Determinar el Paleoclima en el cual se desarrollaron las Paleofloras Terciarias del sur de Sudamérica, en cuanto a temperatura y humedad.
- 2) Determinar las condiciones climáticas en las cuales se desarrollaron las denominadas Paleofloras Mixtas del Terciario del sur de Sudamérica.
- 3) Contrastar la información así obtenida con la provista por otras fuentes (isótopos radiactivos, evidencias geoquímicas, etc).
- 4) Determinar para taxa claves (*Nothofagus*), si los representantes fósiles difieren significativamente en sus características foliares de sus homólogos modernos. Se asume que una variación significativa de sus caracteres morfológicos representaría diferencias en sus tolerancias climáticas.
- 5) Definir la relación entre las Paleofloras Terciarias y los actuales bosques mixtos de Chile central-sur, en función de sus caracteres fisionómico-foliares.

Hipótesis de trabajo

Considerando el análisis de correspondencia canónica (Fig. 1.2), los parámetros climáticos que definen diferencias en la composición de elementos de los bosques chilenos serían las temperaturas medias anuales y las precipitaciones de verano. Por lo tanto, en este trabajo se consideran ambas variables de temperatura y de precipitaciones como los principales factores que darían cuenta de la presencia de floras de mezcla durante el Terciario del sur de Sudamérica.

1) Si las llamadas Paleofloras Mixtas se desarrollaron bajo condiciones de temperaturas "ecuables" ($M > 50$) y precipitaciones de verano similares a las de Chile centro-sur, las características fisionómico-foliare de los taxa de las paleofloras de este tipo analizadas deberían indicar valores estimados de temperaturas y precipitaciones que no difieren significativamente entre sí; en otras palabras, los parámetros climáticos inferidos del análisis fisionómico-foliar no deberían variar sustancialmente en relación con la edad ni la posición geográfica de las paleofloras analizadas.

2) Si las llamadas Paleofloras Mixtas se desarrollaron bajo condiciones de temperaturas "ecuables" ($M > 50$) y precipitaciones de verano similares a las de Chile centro-sur, entonces el análisis fisionómico - foliar de las taofloras de mezcla indicaría condiciones fisionómicamente más semejantes a aquellas que actualmente habitan en la zona de transición subtropical-templada de Chile, zona donde se presenta la más equilibrada mezcla de elementos fitogeográficos en la actualidad (Fig.1.2).

3) Si las tolerancias ecológicas, respecto de temperatura y precipitación, de los taxa componentes de las llamadas Paleofloras Mixtas eran distintos de sus linajes homólogos

actuales, los parámetros climáticos asociados a la fisionomía foliar de los linajes fósiles deberían diferir significativamente de los observados en sus descendientes modernos. Esta hipótesis será puesta a prueba examinando el comportamiento del taxón subantártico actual más abundante en las floras mixtas terciarias, el género *Nothofagus*. Si la hipótesis es correcta, las morfo-especies fósiles deberían asociarse a rangos climáticos distintos a los que exhiben las especies modernas del género.

Estructura de esta tesis

En los capítulos siguientes se describen los métodos, resultados, discusión y conclusiones de esta tesis. Estos capítulos están escrito en formato de artículos individuales, y que serán enviados prontamente a publicar.

El capítulo dos, corresponde al artículo denominado "Clima y fisionomía foliar de las tafofloras del Terciario del sur de Sudamérica".

En este artículo se presenta una reconstrucción del clima continental del sur de Sudamérica, sobre la base de un análisis fisionómico foliar de 15 tafofloras. Se relacionaron 31 caracteres foliares, con 11 variables climáticas, de acuerdo a modelos univariados y multivariados. A través de los análisis fisionómico-climáticos se logró estimar las condiciones climáticas, en función de variables de temperatura y humedad, en las que se desarrollaron las floras del Terciario del sur de Sudamérica. De acuerdo a los datos paleoclimáticos obtenidos y a las estructuras fitogeográficas de cada tafoflora, se propone una nueva nomenclatura para describir la sucesión de Paleofloras a través del Terciario.

El tercer capítulo corresponde al manuscrito titulado "Paleofloras Mixtas del Terciario de Sudamérica: ¿Ecuabilidad térmica o subtrópicos con ausencia de cordilleras?".

En este artículo se entra de lleno a responder las principales hipótesis planteadas en esta tesis, el cual consiste de un análisis fisionómico foliar de 8 tafofloras, consideradas como mixtas en la literatura. Se relacionaron 31 caracteres foliares, con 11 variables climáticas, de acuerdo a modelos univariados y multivariados. Se falsean las hipótesis relacionadas con la estabilidad térmica y pluviométrica en las cuales se habrían desarrollado las floras mixtas, como también los posibles cambios en las conductas ecológicas del taxa *Nothofagus*.

El cuarto capítulo corresponde al tercer manuscrito presentado en esta tesis, el cual lleva por título " Historia Terciaria de la Cordillera de la Costa: Relaciones fisionómicas y fitogeográficas de la Cordillera de la Costa y las Paleofloras Terciarias del sur de Sudamérica". En este artículo se establecen las relaciones fisionómicas – foliares, entre cinco localidades actuales de la Cordillera de la Costa y las tafofloras estudiadas en esta tesis. Aquí se establecen las posibles relaciones entre las Paleofloras propuestas en el capítulo dos y diferentes unidades vegetales ubicadas en el área de transición climática de la Cordillera de la Costa, entre 33° y 42° S.

Finalmente, en el quinto capítulo, se discute y concluye en forma general los datos obtenidos en esta tesis. Agregándose una breve discusión crítica sobre el concepto de flora mixta y su importancia en la evolución de la vegetación durante el Terciario del sur de Sudamérica.

FIGURAS

Figura 1. Ecuabilidad térmica (M) a lo largo de la costa de Chile. El cálculo de M se basa en Axelrod (1992), la oscilación térmica utilizada fue calculada como la diferencia entre el promedio anual de la temperatura más cálida menos el promedio anual de la temperatura más fría.

$M = 30 - 109 * \text{Log}((14 - \text{TMA})^2 + (1.46 + 0.366 * \text{OT})^2)$. TMA= Temperatura media anual; OT= Oscilación térmica anual.

Nomograma de ecuabilidad térmica (según Axelrod, 1992)
para estaciones meteorológicas costeras chilenas

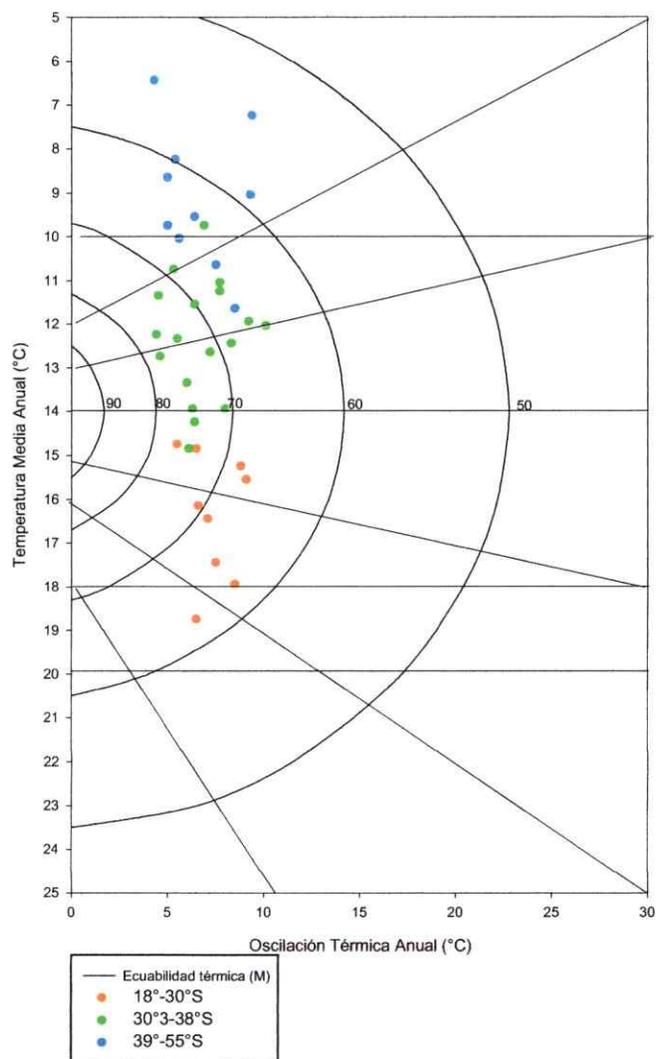
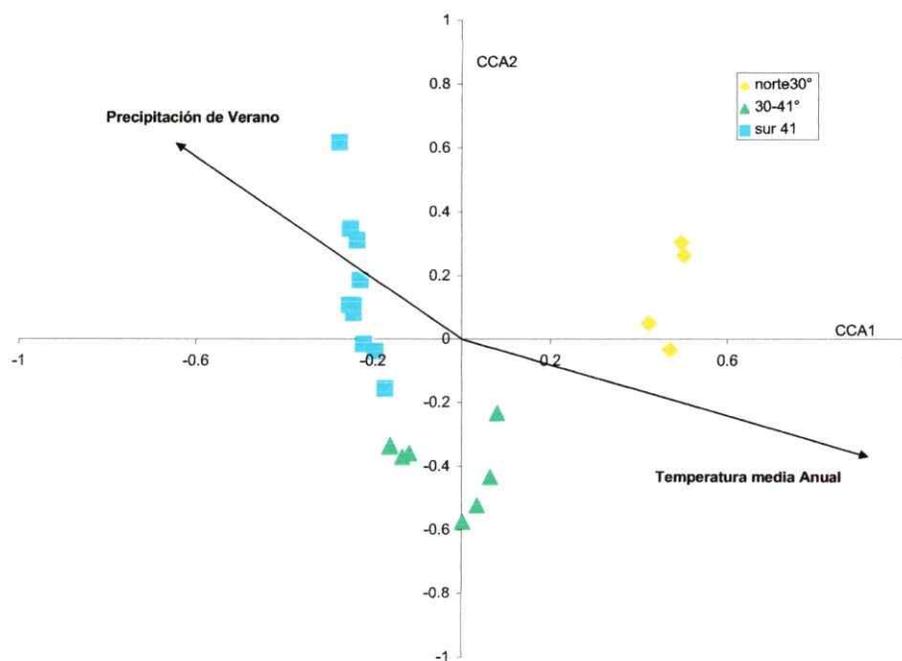


Figura 2. Diagrama de ordenación de un análisis de correspondencia canónico de la distribución de los elementos fitogeográficos, de distintos taxa, a distintas latitudes en Chile (según Villagrán e Hinojosa 1997). Los dos primeros ejes acumulan el 97.5 % de la varianza total. Temperatura media anual se correlaciona con el eje 1 en 88% (r canónico). La precipitación de los tres meses consecutivos más secos (precipitación de verano en el hemisferio sur) se correlaciona con el eje 2 en 54% (r canónico). El análisis separa a las localidades áridas y semiáridas al norte de los 30°S, de las floras de mezcla de Chile central y las vegetación del sur de Chile. La asociación entre elementos fitogeográficos y variables ambientales fue significativa con $p=0.001$, Prueba de Monte Carlo; $r=0.674$, $p<0.0001$, con un $\alpha 0.001$, Prueba de Mantel.



LITERATURA CITADA

- ARROYO MTK, LA CAVIERES, C MARTICORENA & M MUÑOZ-SCHICK (1995) Convergence in the Mediterranean floras in Central Chile and California: Insights from comparative biogeography. En ARROYO MTK P ZEDLER & M FOX (eds) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystem in Chile, California and Australia*, vol. 108: 43-88. Ecological Studies, Springer-Verlaq, NY.
- AXELROD D, MT KALIN-ARROYO & P RAVEN (1991) Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:413-446.
- AXELROD D (1992) What is an equable climate? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 91:1-12.
- BAILEY IW & EW SINNOT (1916) The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany* 3:24-39.
- DENTON G, CJ HEUSSER, TV LOWEL, PI MORENO, BJ ANDERSEN, L HEUSSER, C SCHLÜCHTER & DR MARCHANT (1999) Interhemispheric linkage of paleoclimate during the last glaciation. *Geografiska Annaler* 81 A:107-154.
- DILCHER DL (1973) A paleoclimatic interpretation of the Eocene floras of southeastern North America. En GRAHAM A (ed) *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*: 39-59. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- DOLPH GE & DL DILCHER (1979) Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Palaeontographica* 170:151-172.
- DUSÉN P (1916) Über die Tertiäre flora der Seymour-Insel. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903*. 3:1-27.
- GARLEFF K, F SACHÄBITZ, H STINGL & H VEIT (1991) Jungquartäre landschaftsentwicklung und klimagestichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas. *Bamberg Geographische Schriften Bd.:*359-394.
- HEUSSER CJ, L HEUSSER & TV LOWEL (1999) Paleocology of the southern Chilean Lake District - Isla Grande de Chiloé, Chile. *Geografiska Annaler* 81 A:231 - 284.
- HINOJOSA LF. 1996. Estudio Paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la precordillera de Santiago de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica. Magister (Unpublished) thesis, Universidad de Chile 156 p.
- HINOJOSA LF & C VILLAGRÁN (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:225-239.
- KOVACH WL & RA SPICER (1996) Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool. *Paleoclimates* 2:125-138.

CAPITULO 2

CLIMA Y FISIONOMIA FOLIAR DE LAS TAFOFLORAS DEL TERCIARIO DEL SUR DE SUDAMERICA

RESUMEN

Se presenta una reconstrucción del clima continental del sur de Sudamérica, sobre la base de un análisis fisionómico foliar de 15 tafofloras. Se relacionaron 31 caracteres foliares, con 11 variables climáticas, de acuerdo a modelos univariados y multivariados.

Para el óptimo térmico del Paleoceno/Eoceno se estimaron temperaturas tropicales, cálidas, húmedas y con baja estacionalidad, las cuales son concordante con el desarrollo de una Paleoflora Neotropical, documentada para el lapso y con las paleotemperaturas oceánicas reconstruidas sobre la base del $\delta^{18}\text{O}$ en foraminíferos bentónicos.

Durante el Eoceno las estimaciones de temperaturas y precipitaciones muestran una relativa ecuabilidad en la temperaturas y precipitaciones, aunque los valores de ambos parámetros experimentan un abrupto descenso, en comparación con el límite Paleoceno/Eoceno. Este resultado es concordante con el desarrollo de una Paleoflora Mixta, caracterizada por taxa con mayor tolerancia al frío y mayor estacionalidad en las

precipitaciones. En el límite Eoceno/Oligoceno, se registraron valores mínimos de las temperaturas y las precipitaciones, en concordancia con el desarrollo de una Paleoflora Antártica, dominada por *Nothofagus*, procesos glaciares en Antártica este y reconstrucciones de las temperaturas oceánicas.

En el Oligoceno superior y Mioceno inferior revierten levemente ambos parámetros climáticos y se desarrollan Paleofloras Mixtas con *Nothofagus*.

Durante el Mioceno se registra un óptimo térmico, con valores de temperatura equivalentes a los alcanzados en el límite Paleoceno/Eoceno, aunque asociado a niveles de precipitaciones bastante menores a los observados en este último período. Este cambio del clima se expresa en un cambio florístico y vegetacional marcado por el desarrollo de una Paleoflora Subtropical.

Con posterioridad al calentamiento del Mioceno medio, las temperaturas y precipitaciones experimentan descensos, al tiempo que se incrementa la diferencia térmica anual y se desarrollan floras Subtropicales xéricas. Estas tendencias pueden ser interpretadas como un efecto del levantamiento final de los Andes y glaciación de Antártica, eventos que determinarían una agudización del gradiente térmico occidental ecuador polo y vigorización del anticiclón del pacífico sur y de la surgencia de aguas frías en la costa pacífica.

INTRODUCCION

La integración de los estudios paleobotánicos basados en las numerosas taofloras del sur de Sudamérica (al sur de 30° S) descritas para el período Terciario (65-1.5 millones de años A.P.) ha llevado a la proposición de un modelo de sucesión florística para el período. Así, considerando básicamente la taxonomía y la fitogeografía de los

taxa, se ha propuesto el desarrollo de cuatro Paleofloras distintas que ocuparon las mismas áreas del sur del continente, a saber: Neotropical, Mixta, Antártica y Subtropical (Hinojosa & Villagrán 1997, Romero 1978, 1986, Troncoso & Romero 1998). La Paleoflora Neotropical, dominada por taxa cadilófilos, tuvo su máximo desarrollo durante el Paleoceno, abarcando prácticamente todo el sur de Sudamérica y Antártica. En el área esta flora habría sido reemplazada por una Paleoflora Mixta durante el Eoceno hasta el inicio del Oligoceno. El término "mixta" fue acuñado por Romero (1978, 1986) para describir la mezcla de taxa que caracterizaron esta Paleoflora, con presencia de linajes distribuidos actualmente en los trópicos y en los territorios austral-antártico, además de elementos propios diferenciados en situ y que actualmente se distribuyen en regiones tropicales y subtropicales en Sudamérica (Anacardiaceae y Sapindaceae). Desde el límite Eoceno / Oligoceno, hasta el Mioceno inferior, gran parte del área ocupada por la Paleoflora Mixta es reemplazada por una Paleoflora Antártica, caracterizada por la prevalencia de taxa de requerimientos templados-fríos. Finalmente, durante el Mioceno inferior a superior, una Paleoflora Subtropical habría ocupado las latitudes subtropicales del continente.

La sucesión espacial y temporal de estas cuatro grandes Paleofloras habría estado íntimamente asociada a los eventos tectónicos y climáticos acaecidos durante el Terciario (Fig. 2.1). La Paleoflora Neotropical se habría desarrollado cuando Sudamérica, Antártica y Australia todavía se encontraban unidos y los climas cálidos extendían su influencia hasta latitudes actualmente templadas, al menos hasta 50° S. La Paleoflora Mixta, de acuerdo a Axelrod y colaboradores (1991), se habría desarrollado bajo condiciones climáticas algo menos cálidas y su principal característica habría sido

una "ecuabilidad" térmica, es decir, temperaturas medias anuales cercanas a los 14°C promedio y una amplitud térmica cercana a 0°C. El desarrollo de la Paleoflora Antártica ha sido interpretado como una expresión del descenso de las temperaturas globales, una consecuencia de la agudización del gradiente de temperaturas entre el ecuador y el polo, y el comienzo de la glaciación del este de Antártica, cambios determinados por la separación de Australia del complejo Antártica-Sudamérica. La Paleoflora Subtropical se habría desarrollado como consecuencia de un evento de calentamiento global que caracterizó el Mioceno medio. Hacia finales del Terciario, una serie de factores habrían determinado un aumento de la aridez en los subtrópicos de Sudamérica. Entre ellos destaca la separación de Sudamérica de Antártica, subsecuente glaciación del oeste de Antártica y generación de la corriente circumpolar y Corriente de Humboldt, en sus formas actuales. La interacción de todos estos factores, sumados al efecto de sombra de lluvias generado por el levantamiento final de la Cordillera de los Andes, en el Plio/Pleistoceno, habrían determinado la fragmentación de la Paleoflora Subtropical y la expansión de taxa áridos a lo largo de la así llamada "Diagonal Arida" del continente, una franja de clima árido que se extiende desde el extremo sureste del continente, atraviesa los Andes a la latitud de Chile central y se prolonga a lo largo de la costa pacífica hasta cerca del ecuador (Hinojosa & Villagrán 1997, Villagrán & Hinojosa 1997).

Pese al esfuerzo desplegado en establecer la composición florística y fitogeografía de las tafofloras terciarias sudamericanas, y su relación con los eventos tectónicos y climáticos relevantes del período, se ha investigado poco la impronta que ha dejado el cambio climático en la fisionomía de los taxa. La fisionomía de la vegetación

constituye un indicador climático preciso, como lo muestran las distintas formas de vida que caracterizan los biomas del planeta. En numerosos trabajos realizados en distintas partes del globo (Gregory-Wodzicki 2000b, Jacobs 1999, Wiemann et al. 1998, Wilf 1997, Wilf et al. 1998, Wolfe 1993) se ha establecido una muy estrecha relación entre la fisionomía foliar y los climas actuales. Llevado esto a los conjuntos fósiles, el análisis de la fisionomía de las improntas foliares fosilizadas constituye en la actualidad una herramienta de inapreciable valor para la inferencia de la magnitud y tendencia del cambio climático continental en el pasado. Wilf y colaboradores (2003) aplicaron recientemente este enfoque para inferir el clima de uno de los depósitos fosilíferos más diversos del Eoceno temprano (Laguna del Hunco) en la Patagonia argentina.

El único modelo en que se ha aplicado el método fisionómico para inferir los cambios climáticos terciarios de Sudamérica ha sido propuesto por Volkheimer (1971). Este autor analizó el porcentaje de hojas con borde entero en seis tafofloras del Terciario de Sudamérica y, sobre la base de la relación entre este carácter foliar y el clima, propuso para el período una progresiva disminución de las temperaturas, desde subtropicales a templadas, y la instauración de condiciones áridas a semiáridas hacia el Plioceno.

En el presente trabajo utilizaremos el enfoque fisionómico foliar para evaluar las tendencias y magnitudes del cambio climático continental del Terciario de Sudamérica, utilizando una base de datos más amplia y varios caracteres foliares. Específicamente, nuestro análisis fisionómico se basará en el análisis fisionómico de 15 tafofloras del sur de Sudamérica, utilizando 31 caracteres foliares, y contrastando los resultados con bases de datos globales que definen la relación fisionomía-clima actual. Los resultados

obtenidos serán correlacionados con los modelos climáticos propuestos a partir de evidencias geoquímicas e isotópicas a nivel global y regional.

MÉTODOS

Taofloras:

Las taofloras analizadas en este trabajo abarcan el período que se extiende entre el Paleoceno y el Mioceno superior, entre alrededor de 57 y 10 millones de años, y corresponden a yacimientos situados mayoritariamente en Argentina y Chile, desde 30° S hasta el extremo del continente, integrando además dos taofloras de los Andes orientales de Bolivia, alrededor de 17° S. Todas las taofloras utilizadas han sido integradas a las grandes Paleofloras descritas para el Terciario: Neotropical, Mixta, Antártica y Subtropical. En la tabla 2.1 se presentan estas taofloras, se consigna el carácter de la misma y el número de morfo-taxa que la integran, de acuerdo a la literatura, y se documenta su posición geográfica, edades relativas y absolutas asignadas, los autores que las describieron y/o colecciones revisada.

Bases de datos y fundamentos del análisis fisonomía - clima

Este análisis se basa en la correlación actual establecida entre caracteres morfológicos de las hojas y variables climáticas que consideran, básicamente, las temperaturas y las precipitaciones. Así, estos análogos modernos han mostrado que el porcentaje de hojas con borde entero se relaciona positivamente con las temperaturas medias anuales, mientras que el tamaño foliar exhibe una relación positiva con las precipitaciones. La inferencia del paleoclima de una región, a partir de una asociación de hojas fósiles, se basa en estas relaciones modernas entre el clima y vegetación (Bailey &

Sinnot 1916, Dilcher 1973, Dolph & Dilcher 1979, Kovach & Spicer 1996, Sinnott & Bailey 1915, Wolfe 1979). Sobre la base de esta relación clima y vegetación se han propuestos modelos numéricos que permiten estimar la temperatura y humedad asociada al paleoambiente en que se fosilizaron las improntas foliares fósiles. Estos métodos se basan en análisis univariados y multivariados, los cuales consideran regresiones simples y múltiples entre caracteres foliares actuales y sus respectivos climas, incorporando posteriormente en las ecuaciones obtenidas los datos foliares de los conjuntos fósiles. La base de datos actual más conocida corresponde a CLAMP3 (Climate-Leaf Analysis Multivariate Program), propuesta por Wolfe (1993) y basada en una colección de datos vegetacionales y climáticos de Norteamérica y Asia. Esta base de datos ha sido sucesivamente enriquecida con nuevos datos y actualmente existen tres versiones de la misma. En este trabajo utilizamos la versión más moderna, consignada con la sigla CLAMP3. En algunos de nuestros análisis hemos utilizado toda la colección de datos contenida en CLAMP3 (173 localidades) y hemos consignado esta operación como CLAMP3A. En otros análisis hemos usado la misma versión de CLAMP3, pero excluyendo los datos de las localidades con temperaturas muy frías y bajos montos de precipitación, por considerar este set restringido como más adecuado en la expresión del clima oceánico de Sudamérica, y hemos consignado este set como CLAMP3B (144 localidades). Otra base de datos que hemos utilizados en nuestros análisis es la de Wilf y colaboradores (1998), la cual incluye 73 localidades de Norte- Centro - y Sudamérica, además de África, y que hemos consignado con la sigla WILF. Finalmente, Gregory-Wodzicki (2000b) incluye en la base de datos CLAMP3 la información de clima y caracteres foliares procedentes de 12 localidades bolivianas. En nuestros análisis hemos

considerado también esta base de datos en dos versiones: CLAMP3A + BOLIVIA (181 localidades) y CLAMP3B + BOLIVIA (156 localidades).

Análisis fisionómico - climático de las improntas foliares

Los caracteres foliares utilizados en los análisis de las improntas fósiles fueron medidos directamente para ocho de las tafofloras consignadas en la tabla 2.1, usando el material de nuestras colecciones y, además de otras depositadas en instituciones nacionales. Para las siete tafofloras restantes, los caracteres foliares fueron tomados de las descripciones de la literatura y complementados, en los casos de las localidades argentinas de Laguna del Hunco y Pichileufu, con mediciones directas de los especímenes depositados en colecciones paleobotánicas de Buenos Aires, Argentina.

En las localidades en que se disponía de abundante material fósil para las mediciones de caracteres foliares, colectado por los autores, como en los casos de Cerro Las Águilas, Cerro Los Litres y Jakakkota, la clasificación del tamaño foliar se realizó de una manera algo distinta a la efectuada con el material descrito en la literatura o depositada en colecciones institucionales. Así, cuando las hojas exhibían valores de áreas foliares limítrofes entre dos clases de tamaños contiguos se incluyeron en ambas categorías. Esta metódica se introdujo de acuerdo a los criterios de Greenwood (1992) y Gregory-Wodzicki & McIntosh (1996), quienes sugieren la necesidad de incorporar los errores que surgen de la variabilidad foliar. Por ejemplo, la clasificación en clases distintas de tamaños de las hojas fósiles más pequeñas (equivalentes a la hojarasca actual), en comparación con las hojas más grandes del dosel. Esta corrección de tamaños no fue posible realizarlas para aquellas tafofloras descritas en la literatura, ni tampoco

para las medidas en colecciones de museo. Esto fue debido al “sesgo de colección”, que privilegia las hojas mejor preservadas, es decir de mayor tamaño, formas raras, etc, a expensas de material fragmentario, muy pequeño, o muy común (Gregory-Wodzicki et al. 1998, Taggart & Cross 1990). En general, queremos dejar explícito que existen factores de error importantes e imponderables en todos los análisis del registro fósil, debido principalmente a los problemas asociados al proceso tafonómico, los cuales incidirían preferentemente en la conservación diferencial de hojas con tamaños pequeños, en detrimento de los tamaños mayores, sobrerrepresentación de un subconjunto más resistente de la muestra total de la vegetación circundante al lugar de depositación, etc. (Greenwood 1992, Roth & Dilcher 1978). Para Stranks & England (1997), la procedencia de los datos actuales de vegetación y clima también introducirían una importante fuente de error en las reconstrucciones paleoclimáticas, esto porque distintas áreas actuales habrían sido sometidos a distintas historias evolutivas, climáticas y geológicas (Gregory-Wodzicki 2000b).

Métodos univariados: Las temperaturas medias anuales (TMA) fueron estimadas utilizando regresiones lineales entre los porcentajes de hojas con borde entero de las improntas fósiles y los parámetros climáticos procedentes de dos bases de datos: Serie de temperaturas 1 (TMA1), utilizando la base de datos CLAMP3B. Serie de temperaturas 2 (TMA2), utilizando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Las precipitaciones medias anuales (PMA) fueron calculadas sobre la base de regresiones lineales entre las áreas foliares de las improntas fósiles y los datos climáticos procedentes de cinco bases de datos: Serie precipitaciones 1 (PMA1), considerando la base de datos CLAMP3A. Serie precipitaciones 2 (PMA2), utilizando la base de datos

CLAMP3A+BOLIVIA. Serie precipitaciones 3 (PMA3), utilizando la base datos CLAMP3B. Serie precipitaciones 4 (PMA4), utilizando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Serie precipitaciones 5 (PMA5), utilizando la base de datos WILF. Las ecuaciones obtenidas, índices de determinación, error estándar del modelo y las bases de datos utilizadas se muestran en la Tabla 2.2. Los valores de paleotemperaturas y paleoprecipitaciones para las 15 tafofloras consideradas, fueron inferidos reemplazando en las ecuaciones los valores medidos de porcentaje de hojas con borde entero y el área foliar de las improntas fósiles.

Métodos Multivariados:

Teóricamente, los métodos multivariados serían los más adecuados para describir la relación entre caracteres foliares y variables ambientales, considerando que los distintos caracteres foliares podrían responder en forma diferencial a una o más variables ambientales (Gregory-Wodzicki 2000b). Los modelos multivariados más comúnmente usados corresponden a regresiones múltiples (Jacobs 1999, Wiemann et al. 1998, Wing & Greenwood 1993) y análisis de gradiente. Entre estos últimos, frecuentemente se usan análisis indirectos, como análisis de componentes principales y análisis de correspondencia (Jacobs 1999, Wolfe 1993), o directos, como el análisis de correspondencia canónica (Gregory-Wodzicki 2000b, Herman et al. 1996, Wiemann et al. 1998, Wolfe 1995). En este trabajo hemos aplicado un análisis de correspondencia canónica (CCA), a la base de datos CLAMP3B y CLAMP3B+BOLIVIA, considerando 31 caracteres foliares y distintas variables de temperatura y humedad. Los caracteres foliares considerados en las improntas fósiles son: presencia de hojas lobadas, ausencia o presencia de bordes dentados, tipos de dientes, tamaños foliares, tipos de ápice y base,

relación entre el largo y el ancho de la hoja y forma foliar. Las variables climáticas sobre las que se aplicó CCA, considerando la base de datos CLAMP3B, fueron once. Entre ellas, las más relevantes, que se muestran en los resultados, son la temperatura media anual (TMA) y la precipitación media de la estación de crecimiento (PMC), es decir, el monto de precipitaciones durante los meses en que la temperatura media es igual o superior a 10° C. Una segunda serie de análisis de correspondencia canónica se aplicó a la base de datos CLAMP3B+Bolivia, utilizando ocho variables climáticas (temperatura media anual, temperatura media del mes más cálido; temperatura media del mes más frío; número de meses de la estación de crecimiento; precipitación media durante la estación de crecimiento; precipitación media mensual durante la estación de crecimiento; precipitación de los tres meses consecutivos más húmedos; y precipitación de los tres meses consecutivos más secos). El análisis de correspondencia canónica fue efectuado con el programa CANOCO versión 4 para Windows (Ter Braak & Smilauer 1998). La significancia estadística de la relación entre morfología foliar y variables ambientales del análisis de correspondencia canónica se obtuvo a través de la prueba de Montecarlo. Esta prueba utiliza la razón de F^* (F^* -ratio) parcial, donde la suma de cuadrados de la regresión y de los residuos están acumulados en todos los caracteres foliares de la matriz morfológica. En la prueba de Monte Carlo se permutó la matriz de morfología mil veces generándose un igual número de F^* -ratio. Para determinar el nivel de significancia del F^* -ratio observado, este es comparado con los nuevos F^* -ratio calculados en cada permutación. Si el F^* -ratio observado se encuentra entre el 5% más altos, entonces la hipótesis nula de no existencia de relación entre variables morfológicas y climáticas es rechazada con valores de $p < 0.05$ (Ter Braak & Smilauer 1988). El

calculo del valor de p para cada base de datos CLAMP, de la Prueba de Montecarlo, se realizó con el programa CANOCO 4 (Ter Braak & Smilauer 1988). Paralelamente se evaluó la asociación entre morfología foliar y variables climáticas utilizando la Prueba de Mantel (Manly 1991), en la cual se estimó la significancia de la correlación entre matrices de distancias morfológicas-foliare y la matriz de distancia variables ambientales, la primera de ella ocupa los valores estandarizados de todas las variables ambientales por sitio de la base de datos CLAMP (diferencia de variables ambientales por sitio), y la segunda el arcoseno de la raíz cuadrada de las frecuencias de los caracteres foliares por sitios de CLAMP (diferencia de caracteres foliares por sitio). A partir de ambas matrices de distancia se calculó un coeficiente de correlación (r). La significancia de r fue obtenida permutando diez mil veces una de las matrices, recalculando cada vez r , y observando cuantas veces nuestro r original excede los valores de r permutado. El nivel de significancia se determinó con un alfa (α) de 0.01. Un ejemplo de los resultados que se obtienen con el análisis CCA se presenta en la figura 2.2. En este diagrama se graficó la posición de todas las localidades actuales consideradas en la base de datos CLAMP3B, los dos primeros ejes principales (87.9 % de la varianza total) y los vectores de dos de las variables climáticas. La relación morfología foliar y las variables ambientales obtenidas a partir de las pruebas de Monte Carlo y Mantel, fue altamente significativa para las bases de datos CLAMP3B ($p=0.001$, Monte Carlo y $r = 0.68$; $p<0.0001$, Mantel; Fig. 2.2) y CLAMP3B+BOLIVIA ($p=0.001$, Monte Carlo y $r = 0.63$; $p<0.0001$, Mantel). En el diagrama se situaron también las 15 localidades fosilíferas analizadas, agrupadas en Neógenas y Paleógenas, de acuerdo al promedio ponderado de sus caracteres foliares. La estimación de los valores

de los dos parámetros climáticos mostrados en el diagrama se realizó sobre la base de un análisis de regresión simple entre la proyección ortogonal de cada sitio de la base de datos en el vector ambiental correspondiente y los valores climáticos de cada sitio. De acuerdo a estas proyecciones ortogonales, en la figura 2.2 se observa que las localidades paleógenas se concentran en las posiciones más húmedas que las localidades neógenas. A partir de las ecuaciones de regresión así obtenidas se calcularon los valores numéricos de las variables paleoclimáticas para las tafofloras fósiles consideradas. En la tabla 2.3 se muestran las ecuaciones obtenidas para las temperaturas medias anuales obtenidas con el modelo CLAMP3B (TMA1) y CLAMP3B+BOLIVIA (TMA2), y las precipitaciones medias de la estación de crecimiento (PMC1 y PMC2), también obtenidas con ambos modelos, los índices de determinación y los errores estándar del modelo.

RESULTADOS

Variación de la temperatura media anual durante el Terciario

Los resultados de los modelos univariados (Tabla 2.2), utilizando como variable independiente la temperatura media anual (TMA), arrojaron dos ecuaciones significativas, tanto usando la base CLAMP3B como CLAMP3B+BOLIVIA. En ambos casos se obtuvieron índices de determinación de 0.9 y errores estándar de 2.2 °C. Las Figuras 2.3 y 2.4 muestran la variación de las TMA durante el Terciario del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo univariado, usando la base de datos CLAMP3B (Fig. 2.3 A) y la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA (Fig. 2.3 B). En la figura 2.4 se muestran la variación de las TMA, de acuerdo al modelo multivariado, usando la base de

datos CLAMP3B (Fig. 2.4 A) y la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA (Fig. 2.4 B). En general, las tendencias y direcciones de cambio de las estimaciones de las temperaturas son comparables para las dos bases de datos usadas y para los dos modelos de regresión utilizados. Sin embargo, el modelo univariado muestra, consistentemente, valores de temperaturas más altos que los obtenidos en el modelo multivariado. El error estandar del modelo univariado (2.2 °C) es mayor que el del modelo multivariado (1.9-2.1 °C, Tablas 2.2 y .2.3).

En las figuras 2.3 y 2.4 se observa que las floras fósiles del Paleoceno, límite Paleoceno/Eoceno y Eoceno inferior, entre 60-55 Ma. (Ligorio Márquez, Lota-Coronel y Cocholgüe), incorporadas en la Paleoflora Neotropical, muestran las mayores temperaturas de todo el Terciario. De acuerdo al modelo multivariado (Fig. 2.4), con menor error estandar, los valores oscilan entre 21.7° y 23.9 °C (CLAMP3B) y entre 22.1 y 24,8 °C (CLAMP3B+BOLIVIA).

Durante el Eoceno inferior a medio, entre 55 y 40 Ma., las tafofloras correspondientes a la Paleoflora Mixta (Pichileufu, Quinamávida, Laguna del Hunco, Río Turbio y Ñirihuau miembro inferior) se asocian a un descenso sostenido de las temperaturas, las cuales oscilan entre 17.2° y 18.4°C (CLAMP3B) y entre 16.8° y 18 °C (CLAMP3B+BOLIVIA; Fig. 2.3 y 2.4). Los valores de temperatura obtenidos no presentan diferencias significativas para las distintas paleofloras consideradas, pese a la diferencia de edades entre ellas, resultado que sugiere un clima de gran estabilidad térmica durante el desarrollo de las Paleofloras Mixtas.

Durante el límite Eoceno/Oligoceno a los 35 Ma., se observa el más abrupto descenso de las temperaturas, en la tafoflora Ñirihuau miembro medio, caracterizada

como flora Antártica, con valores que oscilan entre 14.7° y 15.3 °C, los mínimos de todo el Terciario.

Durante el lapso Oligoceno superior y Mioceno inferior, entre 26 y 23 Ma., las taofloras de Cerro Las Aguilas y Navidad - miembro Goterones-Matanzas, ambas adjudicadas a la Flora Mixta con *Nothofagus*, se asocian a valores de temperatura que oscilan entre 15.2° y 16.1 °C, montos ligeramente inferiores a los exhibidos por las Floras Mixtas del Eoceno.

Durante el Mioceno inferior a medio entre 21 a 13 Ma., las taofloras de Los Litres, Boca Pupuya y Potosí, incorporadas en la Paleoflora Subtropical, exhiben un fuerte incremento de las temperaturas. Se observan algunas diferencias entre los resultados del modelo univariado versus el modelo multivariado. El modelo multivariado (Fig. 2.4) muestra un máximo de temperaturas, oscilando entre 21.3° y 22.2 °C, en la taoflora de Potosí a los 13 Ma. En contraste, el modelo univariado (Fig. 2.3) muestra un ascenso aún más abrupto de las temperaturas en las tres taofloras mencionadas, culminando con valores máximos entre 25.4° y 25.7 °C en la taoflora de Boca Pupuya, alrededor de 15 Ma. En general, los resultados obtenidos con los dos modelos y con las dos bases de datos muestran que los valores de temperatura asociados a las tres taofloras Subtropicales son equivalentes a los obtenidos para las taofloras cálidas del Paleoceno.

Finalmente, en el Mioceno superior, alrededor de 10 Ma., en la taoflora de Jakakkota, también incorporada a la Paleoflora Subtropical, se observan valores de temperaturas algo inferiores a los mostrados anteriormente, oscilando entre 20.6° y 21.4

°C para el modelo multivariado (Fig. 2.4) y entre 20.9° y 21.6 °C en el modelo univariado (Fig. 2.3).

Variación de las precipitaciones durante el Terciario

Precipitación media anual

Como se mencionó en las metodologías, la precipitación media anual (PMA) fue calculada sobre la base de regresiones simples y utilizando la base de datos CLAMP3 (con cuatro variantes, CLAMP3A, CLAMP3A+BOLIVIA, CLAMP3B y CLAMP3B+BOLIVIA), además de la base de datos WILF.

Los resultados del análisis de regresión, utilizando las cuatro base de datos CLAMP, arrojaron índices de determinación de 0.6 y errores estandar de Ln 0.5 cm., es decir, los resultados no difieren significativamente entre sí (Tabla 2.2). Los resultados del análisis de regresión utilizando la base de datos de WILF muestran un índice de determinación de 0.8 y un error estandar de Ln 0.4 cm (Tabla 2.2). En contraste con las bases de datos Clamp, los valores calculados con WILF son notablemente inferiores para las floras del límite Paleoceno Eoceno (Fig. 2.5). Las diferencias observadas en los valores obtenidos a partir de ambos modelos (CLAMP versus WILF) serían significativamente diferentes, al comparar los errores estandar respectivos. Los errores máximos de las estimaciones de PMA, para las localidades del Paleoceno superior al Eoceno inferior, por ejemplo en Lota - Coronel, oscilan entre +132 cm. y -81.0 cm.(base de datos CLAMP3A+BOLIVIA), y + 53.7 cm. y -37.5 cm, en la misma localidad (base de datos WILF).

En la figura 2.5 se muestran las estimaciones de las precipitaciones medias anuales obtenidas con la base de datos WILF (cuadrados negros) y con la base de datos CLAMP3A+BOLIVIA (círculos negros). Se observa en esta figura el fuerte contraste entre los valores obtenidos con WILF y los casi el doble mayores obtenidos con CLAMP3A+BOLIVIA, para las cinco Paleofloras del Paleoceno-Eoceno inferior. Para las restantes tafofloras se obtuvieron valores cercanos y tendencias similares con ambos modelos. Los montos de precipitaciones obtenidos para las cinco tafofloras del Paleoceno-Eoceno inferior (Fig. 2.5) son los más altos observados en el Terciario, oscilando entre 87.2 cm. y 124.2 cm. para el modelo WILF y entre 153.7 cm. y 208.5 cm., para el modelo CLAMP3A+BOLIVIA. Una anomalía es observada en la localidad de Quinamávida del Eoceno inferior, la cual exhibe valores entre 55.6 cm. (Modelo WILF) y 88,1 cm. (modelo CLAMP3A+BOLIVIA), inferiores en cerca de 100 cm. a los obtenidos en las floras coetáneas de Pichileufu y Laguna del Hunco.

A partir del Eoceno medio, los valores de precipitación decaen abruptamente alcanzando montos mínimos de 33.6 (WILF) y 53.4 (CLAMP3A+BOLIVIA) cm. anuales, en el límite Eoceno/Oligoceno (Ñirihuau miembro medio), a los 35 Ma.

En el Oligoceno superior se observa un incremento relativo de las precipitaciones, con valores entre 52.2 (WILF) y 84.5 cm. (CLAMP3A+BOLIVIA) en la localidad de Cerro Las Aguilas.

A inicios del Mioceno se observa un aún más abrupto ascenso de las precipitaciones, el cual culmina con valores entre 89.2 cm. (WILF) y 109.9 cm.(CLAMP3A+BOLIVIA), en la localidad de Cerro Los Litres del Mioceno inferior. Durante el Mioceno medio y superior las precipitaciones caen, culminando con valores

mínimos de 39.8 cm., en la localidad de Jakakkota del Mioceno superior (en torno a 10 Ma.), descenso equivalente al observado en el límite Eoceno/Oligoceno.

Precipitación media durante la estación de crecimiento

Como se mencionó en la metodología, la estimación de la precipitación media durante la estación de crecimiento (PMC) integra los montos de lluvia de todos los meses con temperaturas medias superiores a 10° C. Las floras del límite Paleoceno/Eoceno, Ligorio Márquez, Lota-Coronel y Cocholgüe, exhiben temperaturas superiores a 10° C durante todo el año, razón por la cual la PMC es equivalente a la precipitación anual. Las restantes floras también exhiben estaciones de crecimiento prolongadas, las cuales oscilan entre 9 meses para las floras Ñirihuau-miembro medio, Cerro Las Aguilas y Navidad-Goterones, y 11 meses para las tres tafofloras del Mioceno medio y superior, Navidad Boca Pupuya, Potosí y Jakakkota.

Las estimaciones de PMC se calcularon sobre la base del modelo multivariado, utilizando la base de datos CLAMP3B y CLAMP3B+BOLIVIA. Los resultados obtenidos con la base CLAMP3B muestran valores del índice de determinación de 0.7, mientras que, usando CLAMP3B+BOLIVIA, el valor obtenido para el índice es de 0.8. Los errores estandar son de 47.4 cm y 42.4 cm, respectivamente (Tabla 2.3). De estos resultados se desprende que la adición de los datos de Bolivia al modelo CLAMP3B otorga mayor precisión a la estimación de las precipitaciones (Tabla 2.3).

Los resultados obtenidos para las PMC con el modelo multivariado exhiben un fuerte contraste con las estimaciones de precipitaciones anuales obtenidas con el modelo univariado. Las PMC exhiben valores muy altos, en todos los casos superiores a las precipitaciones medias anuales obtenidas con los modelos univariados, aunque las

tendencias son equivalentes. En la literatura existe controversia acerca de la valoración de resultados obtenidos a partir de métodos univariados o multivariados (Stranks & England 1997, Wiemann et al. 1998, Wilf et al. 1999, Wolfe & Uemura 1999). Por ejemplo, de acuerdo a los resultados publicados por Wiemann y colaboradores (1998), las estimaciones de temperatura media anual y precipitación media durante la estación de crecimiento, obtenidos a partir de modelos univariados y multivariados, difieren en su capacidad de predicción, sobreestimando o subestimando los valores reales de dos localidades de vegetación actual

En la figura 2.6 se muestran los resultados obtenidos para las PMC con ambas bases de datos. Durante el límite Paleoceno/Eoceno valores máximos de 466.8 cm (Fig. 2.6 A, modelo CLAMP3B) son observados en la localidad de Ligorio Márquez. Para las tres floras analizadas durante este lapso, los valores sobrepasan los 250 cm (251.2-399.3 cm) en los dos modelos utilizados (Fig. 2.6 A y B). Durante el Eoceno se observa una tendencia sostenida de disminución de la precipitación media de la estación de crecimiento, culminando con valores mínimos entre 58.3 cm y 107.7 cm en el límite Eoceno/Oligoceno, en la localidad de Ñirihuau miembro medio. Se observan dos tafofloras con comportamientos anómalos de la tendencia general de las precipitaciones observadas durante el Eoceno. Uno de ellos se presenta en la tafoflora de Quinamávida, con valores relativamente más bajos (118.3 cm y 122.8 cm, Fig. 2.6 A y B). En contraste, la tafoflora de Río Turbio exhibe valores relativamente mayores a los observados en la tendencia general, los cuales oscilan entre 267.8 cm y 335.9 cm (Fig. 2.6 A y B).

Durante el Oligoceno se observa una muy leve tendencia hacia el aumento de las precipitaciones la cual se revierte en el Mioceno inferior, culminando con valores equivalentes o menores a los observados en el límite Eoceno/Oligoceno, en la tafoflora Cerro Los Litres, los cuales oscilan entre 56.9 -70.5 cm. (Fig. 2.6 A y B). La flora de Navidad - miembro Boca Pupuya, del Mioceno medio, exhiben mayores niveles de precipitación media durante la estación de crecimiento, con valores superiores a 100 cm (135.1-166.1cm). Las tafofloras de Potosí y Jakakkota, del Mioceno superior, exhiben, nuevamente, una tendencia de disminución de las precipitaciones, con valores equivalentes a los observados durante el Mioceno inferior (desde 67.0 cm hasta 106.9cm).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los elevados montos de precipitaciones y temperaturas estimados para las tafofloras Ligorio Márquez, Lota-Coronel y Cocholgüe, del límite Paleoceno/Eoceno, son concordantes con las condiciones climáticas tropicales-subtropicales inferidas de su composición florística (Romero 1978, 1986, Troncoso et al. 2002, Volkheimer 1971). Tal condición ambiental es corroborada además con las reconstrucciones paleoclimáticas llevadas a cabo al norte de la Península Antártica, las cuales establecen condiciones de clima muy húmedo, cálido y sin estacionalidad para este período (Dingle & Lavelle 2000, Dingle et al. 1998). De igual manera, los modelos paleovegetacionales del sur de Sudamérica (Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso & Romero 1998) muestran el desarrollo de la Paleoflora Neotropical durante este lapso. Estas condiciones cálidas habrían imperado hasta latitudes australes, al menos hasta 46° S, latitud del registro Ligorio Márquez, el más austral analizado para el período (Tabla 2.1). Los valores de

temperaturas medias anuales obtenidos para esta taoflora (entre 24° - 25 °C), contrastan dramáticamente con los 8 °C de las temperaturas medias modernas registradas en el área (Di Castri & Hajek 1976) y son equivalente con las medias observadas en zonas tropicales actuales, como por ejemplo, en la localidad amazónica de San Gabriel do Cachoeira, en el Ecuador, con 24.4 °C (López & Aceituno 1998). Adicionalmente, estos valores de temperatura son mayores a los obtenidos en los océanos sobre la base del $\delta^{18}\text{O}$, los cuales muestran promedios anuales de 15 °C en mares profundos, durante el límite Paleoceno/Eoceno (Máximo termal), en contraste con los valores de 8° a 12 °C observados durante el Paleoceno superior (Zachos et al. 1993, Zachos et al. 2001). Por otra parte, los valores de las temperaturas superficiales del mar (Zachos et al. 1993), durante el máximo termal del Paleoceno-Eoceno, habrían alcanzado máximos que superan los 20 °C. Las temperaturas obtenidas para nuestras taofloras, muestran que las temperaturas continentales habrían sido más altas que las oceánicas, evidenciando así las bondades del método fisionómico-climático para precisar el contraste entre los océanos y los continentes.

De manera análoga a las temperaturas anuales, las precipitaciones medias anuales obtenidas en nuestro trabajo, para las cinco taofloras del límite Paleoceno/Eoceno y Eoceno inferior (Fig. 2.5) muestran montos también elevados, con máximos entre 198.4 y 208.6 cm., en las taofloras de Laguna del Hunco y Lota – Coronel, respectivamente, montos superiores a los observados en la actualidad a las latitudes entre 37° y 42° S, área en que se ubican ambas floras (López & Aceituno 1998). Montos de precipitaciones aún más elevados para este mismo período se observan con mayor claridad en las estimaciones de la PMC realizadas con métodos multivariados (Fig. 2.6). En este caso

destacan las tres tafofloras del límite Paleoceno/Eoceno, Ligorio Márquez, Lota – Coronel y Cocholgue, por sus altos valores que sobrepasan los 400 cm anuales. Estos montos son muy superiores a los observados en la actualidad en gran parte del área de los bosques templados lluviosos del sur de Chile, la región con máxima precipitación del sur de Sudamérica donde se ubican estas floras (Armesto et al. 1996). Estos resultados son concordantes con lo documentado para el lapso en las reconstrucciones de paleoprecipitación en Laguna del Hunco, por Wilf y colaboradores (2003), y en Antártica (Dingle & Lavelle 2000, Dingle et al. 1998).

Durante el Eoceno inferior a medio, el descenso de los niveles de temperaturas y de las precipitaciones medias anuales observado es consistente con el desarrollo de una Paleoflora Mixta propuesto en los modelos paleovegetacionales (Hinojosa & Villagrán 1997, Romero 1978, 1986, Troncoso & Romero 1998). Esta Paleoflora se caracterizaría por una mezcla de taxa con requerimientos cálidos y templados-fríos y habría ocupado las regiones de Patagonia y Chile central, persistiendo hasta el Mioceno temprano. El descenso de las temperaturas observadas es consistente con las reconstrucciones del $\delta^{18}\text{O}$ en registros marinos de Antártica (Dingle & Lavelle 2000, Zachos et al. 2001), los cuales muestran descensos de hasta 12 °C a fines del Eoceno, en comparación con el límite Paleoceno/Eoceno.

Un sorprendente resultado de nuestro análisis es la similitud de los montos de temperaturas anuales observados en todas las Paleofloras Mixtas del Eoceno inferior a medio estudiadas (Quinamávida, Pichileufu, Laguna del Hunco, Río Turbio, Ñirihuan miembro inferior), tanto en los modelos univariados y multivariados como en las diferentes bases de datos utilizadas. La estabilidad térmica registrada por la fisionomía

foliar de estas Paleofloras del Eoceno parecería ser consistente con la proposición de ecuabilidad climática propuesta por Axelrod (1991) para las Floras Mixtas del sur de Sudamérica. Esta ecuabilidad térmica es entendida por los autores como un régimen homogéneo de temperaturas durante el año, cercanas a 14°C, y baja amplitud térmica entre los valores extremos. En contraste con este concepto de Axelrod (1992, 1991), nuestros resultados muestran temperaturas medias anuales bastante superiores a 14 °C (18°-20 °C). Por otra parte, en la Figura 2.7 graficamos las temperaturas medias del mes más frío versus las temperaturas medias del mes más cálido. En esta figura se observan apreciables diferencias entre las temperaturas medias extremas para las Paleofloras Mixtas del Eoceno inferior a medio, en contraste con la escasa diferencia observada entre las temperaturas extremas del límite Paleoceno/Eoceno. Lo que si se mantiene homogéneo es la amplitud térmica, es decir, la diferencia entre las temperaturas frías y cálidas (Fig. 2.7). En conclusión, concordarían mejor con el concepto de ecuabilidad térmica en el sentido de Axelrod (1991), las Paleofloras del límite Paleoceno/Eoceno, las cuales muestran homogeneidad térmica y asimismo escasa amplitud de las temperaturas extremas a lo largo del año. Sin embargo, los montos promedios anuales son extremadamente altos (22°-26°C).

Por otra parte, las precipitaciones durante el período Eoceno inferior a medio muestran una tendencia hacia la disminución, más marcada en la tafoflora más boreal (Quinamávida) y en la más joven, Ñirihuau miembro inferior (Fig. 2.5 y 2.6). Esta disminución de las lluvias podría significar un aumento en la estacionalidad. Esto porque para la Antártica han sido documentada evidencias de estacionalidad asociadas al descenso de las temperaturas (Dingle et al. 1998). Temperaturas más bajas y mayores

diferencias entre los valores extremos anuales, ya mostrados, y montos de precipitaciones menores sugieren una probable estacionalidad de las precipitaciones, en comparación con las tafofloras del máximo termal del Paleoceno/Eoceno.

Desde el límite Eoceno/Oligoceno y Oligoceno, el abrupto descenso de las temperaturas y de las precipitaciones anuales, documentado en este trabajo, es consistente con el desarrollo de la Paleoflora Antártica postulada en los modelos paleovegetacionales (Hinojosa & Villagrán 1997, Romero 1978, 1986, Troncoso & Romero 1998). El apreciable incremento de la amplitud térmica anual (Fig.2.7), favorecería el desarrollo de taxa adaptados a condiciones más frías y temperaturas extremas, como es el caso de *Nothofagus*, el taxón dominante de la Paleoflora Antártica. En concordancia con estos resultados la reconstrucciones de las temperaturas oceánicas con el $\delta^{18}\text{O}$, muestran significativo descenso de las temperaturas globales (Zachos et al. 1993). Este deterioro climático sería una consecuencia de la separación de Australia y Sudamérica, comienzo de la glaciación antártica este y el consecuente aumento del gradiente ecuador-polo, factores que determinarían el desplazamiento hacia el norte de los cinturones climáticos del continente (Dingle et al. 1998, Flohn 1983, Hinojosa & Villagrán 1997, Villagrán & Hinojosa 1997, Zachos et al. 2001).

En el Oligoceno superior y Mioceno inferior, las tafofloras de Cerro Las Aguilas y Navidad, miembro Goterones-matanzas, registran leve incremento de las temperaturas y de las precipitaciones, resultado concordante con el desarrollo de Paleofloras Mixtas con *Nothofagus*. Concordantemente, el registro de $\delta^{18}\text{O}$ de las temperaturas oceánicas (Zachos et al. 2001) muestra un ascenso de las temperaturas durante este tiempo, con valores equivalentes a los del Eoceno superior (evento de Calentamiento del Oligoceno

Tardío). Si bien nuestras estimaciones muestran este calentamiento, los valores son inferiores al del Eoceno superior, poniéndose en evidencia que el clima continental no fue tan cálido como el registrado en los océanos.

Desde el Mioceno temprano a medio, el ascenso sostenido de las temperaturas documentado en este trabajo, culminando con niveles equivalentes a los observados del óptimo térmico del Paleoceno/Eoceno, es consistente con el desarrollo de la flora Subtropical documentada en los modelos paleogeográficos. Este evento de calentamiento del Mioceno medio habría tenido profundas consecuencias en la composición y estructura de la vegetación de Chile central, como lo evidencian las taofloras de Cerro Los Litres y Boca Pupuya, las cuales muestran amplia dominancia de taxa de distribución Neotropical y de una disminución ostensible de los taxa templados-fríos (Hinojosa 1996, Hinojosa & Villagrán 1997, Troncoso 1991, Villagrán & Hinojosa 1997). Pese a las elevadas temperaturas que caracterizaron el período, los montos de precipitaciones no alcanzaron valores similares a los registrados en los momentos más cálidos del Paleoceno y Eoceno. Probablemente, la altitud de la cordillera de los Andes ya interponían una barrera a las precipitaciones provenientes del este. En la literatura se han documentado procesos de alzamiento en los Andes centrales desde comienzos de Mioceno, alcanzando altitudes equivalentes a la mitad de las actuales para el Mioceno superior (Gregory-Wodzicki 2000a, Vergés et al. 2001).

El calentamiento del Mioceno se registra a nivel global y las curvas de palotemperaturas, reconstruidas con $\delta^{18}\text{O}$, muestran que el óptimo climático se habría producido entre los 15 y 17 Ma. (Zachos et al. 2001). En la costa de Chile central este óptimo climático se asocia a eventos transgresivos, asignados al lapso entre 19 y 10

Ma., de acuerdo a Martínez-Pardo (1990). Según este autor, las temperaturas superficiales del mar habrían alcanzado máximos de 25 °C, valores equivalentes a nuestras estimaciones que muestran valores oscilando entre 20.9° y 25.7 °C.

Después del óptimo climático del Mioceno medio, las temperaturas y precipitaciones experimentaron descensos, asociados a un incremento de la diferencia térmica entre temperaturas extremas (Fig. 2.7), condiciones consistente con el desarrollo de floras Subtropicales xéricas, como los casos de las tafofloras de Potosí y Jakakkota de Bolivia. Este enfriamiento, asociado a un contraste térmico, y el aumento de la aridez en el sur de Sudamérica podrían ser una consecuencia del efecto combinado del levantamiento final de los Andes y glaciación de la Antártica oeste. Estos eventos determinarían una agudización del gradientes térmico ecuador-polo, vigorización del Anticiclón Subtropical del Pacífico sur y de la surgencia de aguas frías de la corriente de Humboldt. (Gregory-Wodzicki 2000a, Hinojosa & Villagrán 1997, Zachos et al. 2001).

Clima continental y Paleofloras Terciarias, una proposición

Los resultados acerca del clima continental del sur de Sudamérica concuerdan, en términos generales, con las reconstrucciones paleovegetacionales presentadas aquí (Fig.2.1). Sin embargo, la mezcla de diferentes elementos fitogeográficos observadas en todas las tafofloras, obliga a reformular y precisar la historia vegetacional terciaria del sur de Sudamérica, en función de la fitogeografía y paleoclima, a través de un breve análisis de la frecuencia de elementos fitogeográficos de las tafofloras estudiadas (Hinojosa & Villagrán 1997; Gayó et al 2003) y de las reconstrucciones paleoclimáticas realizadas en este trabajo (Fig.2.8).

Durante el Paleoceno, el cono sur habría sido ocupado por una **Paleoflora Gondwánica**, bajo condiciones climáticas tropicales, cálidas y muy húmedas. Esta Paleoflora se caracterizaba por la mezcla de elementos fitogeográficos (Australasiano, Neotropical, Pantropical), distribuidos actualmente en regiones cálidas del mundo. El elemento austral – antártico estaba ausente. Desde comienzos del Eoceno hasta el Eoceno medio el cono sur habría estado poblada por una **Paleoflora Subtropical Gondwánica**, bajo condiciones climáticas algo menos cálidas que la Paleoflora anterior y un régimen de lluvias biestacional, con aportes de humedad proveniente tanto de vientos del este como del oeste. Los elementos florales característicos de esta Paleoflora tienen actualmente distribución Neotropical y Pantropical con una menor proporción del elemento Australasiano y una representación muy baja del elemento Austral Antártico. Desde finales del Eoceno hasta comienzos del Mioceno se conformaría una **Paleoflora Mixta**, bajo condiciones climáticas más frías y menos húmedas que las imperantes anteriormente, una consecuencia del enfriamiento global del clima provocado por la glaciación Antártica. El rasgo más relevante de la composición fitogeográfica de esta Paleoflora reside en el aumento sustancial del elemento de distribución actual Austral-Antártica, aunque persisten proporciones equivalentes de los elementos cálidos Neotropical y Pantropical, y algo menores del elemento Amplio, hecho que nos lleva a postular a esta flora como verdaderamente “Mixta”, es decir caracterizada por una mezcla equiparada de elementos florales de distinta procedencia. Desde el Mioceno inferior a superior, Chile central habría sido ocupada por una **Paleoflora Subtropical Neógena**, bajo condiciones climáticas relativamente más cálidas y lluviosas que en el período anterior, aunque con tendencia hacia la sequía estival. El desarrollo de esta

Paleoflora se correlaciona con un evento de calentamiento global, con aumento de las temperaturas medias de hasta 5° C. Sin embargo, la creciente sombra de lluvia de los Andes, con alturas al menos la mitad de las actuales (Gregory-Wodzicki 2000a), probablemente ya estaba afectando negativamente la influencia de la lluvia procedentes del este. En la composición fitogeográfica de esta Paleoflora destaca la dominancia de elementos cálidos (Neotropical , Pantropical y Australasiano), disminución del elemento Austral – Antártico y significativo aumento de elementos actualmente endémicos de los bosques del sur de Sudamérica. Así, esta Paleoflora exhibe un carácter más “moderno” en su composición florística con bastante cercanía a la composición fitogeográfica de los bosques actuales del sur de Sudamérica.

Tabla 2.1. Localidades fosilíferas consideradas, edad, ubicación geográfica, carácter, número de morfo-géneros, autores y/o colecciones paleobotánicas consultadas. Referencias de fechados ennegrecido. (1= Literatura; 2 = Colección Lab. Ecología y Sistemática Vegetal, Universidad de Chile; 3= Colección Museo de Historia Natural, Santiago, Chile; 4.= Colección Museo Argentino de Historia Natural, Buenos Aires, Argentina. 5= Colección Lab. Paleobotánica Universidad de Buenos Aires, Argentina. 6= Colección Museo Paleontológico, Universidad de Concepción, Chile.)

Taifloras	Períodos	Fechados (Ma)	Lat. Sur	Carácter	Nº Morfo-Taxa	Autores	Colecciones
Jakokkota	Mioceno superior	10.6 (Ar/Ar)	17°17'	Subtropical	31	Gregory-Wodzicki y col. (1998); Hinojosa & Villagrán (1997); Villagrán & Hinojosa (1997)	2
Potosí	Mioceno inferior a medio	20-13 (Ar/Ar)	19°61'	Suptropical	35	Gregory-Wodzicki y col. (1998); Hinojosa & Villagrán (1997); Villagrán & Hinojosa (1997)	1
Boca Pupuya	Mioceno medio	?	33°57'	Mixta/Nothofagus	27	Martínez-Pardo (1990); Troncoso (1991); Hinojosa & Villagrán (1997); Troncoso & Romero (1998)	3
Los Litres	Mioceno inferior	21 (Ar/Ar)	33°18'	Subtropical	20	Hinojosa (1996); Hinojosa & Villagrán (1997); Selles & Hinojosa (1997); Hinojosa (inédito)	2
Goterones	Mioceno inferior	23 (Sr)	33°57'	Mixta/Nothofagus	28	Martínez-Pardo (1990); Troncoso (1991); Hinojosa & Villagrán (1997); Troncoso & Romero (1998); Gregory (com.pers)	3
Las Águilas Fr.	Oligoceno superior	26-23 (Ar/Ar)	33°19'	Mixta/Nothofagus	42	Hinojosa (1996); Hinojosa & Villagrán (1997); Selles & Hinojosa (1997); Hinojosa (inédito)	2
Nirihuau medio	Oligoceno	?	41°19'	Antártica	18	Fiori (1940); Romero (1978, 1986); Romero & Dibbern 1984; Troncoso y Romero (1998)	1
Fm. Nirihuau inferior	Eoceno sup/Olig inferior	?	41°15'	Mixta/Nothofagus	33	Berry (1928); Fiori (1931, 1939); Romero (1978, 1986) Romero & Dibbern (1984); Troncoso & Romero (1998)	1
Río Turbio	Eoceno medio	?	51°33'	Mixta/Nothofagus	72	Hünicken (1967); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998)	1
L. Hunco	Eoceno inferior	52 (Ar/Ar)	42°27'	Mixta	30	Berry (1925); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998); Wilf et al (2003)	1, 4, 5
Quinamávda	Eoceno inferior	?	35°7'	Mixta	29	Troncoso (1992); Troncoso & Romero (1998)	3
Pichileufu	Eoceno inferior	?	41°7'	Mixta	120	Berry (1938); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998)	1, 4
Cocholque	Paleoceno/Eoceno?	?	36°35'	Neotropical?	30	Gayó (2001); Moreno-Chacón (2000); Moreno-Chacón y col.(2001)	6
Lota-Coronel Ligorio	Paleoceno superior	?	37°	Neotropical	94	Engelhard (1891) Hinojosa & Villagrán (1997); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998)	1
Marquez	Paleoceno superior	<57 (K/Ar)	46°45'	Neotropical	19	Suárez y col (2000); Troncoso y col.(2002)	1

Tabla 2.2. Modelos univariados utilizados para la inferencia de paleotemperaturas y paleoprecipitaciones de las taflofloras Terciarias del sur de Sudamérica.

Las bases de datos CLAMP3 fueron facilitada por J. Wolfe (datos no publicados). La base de datos WILF se obtuvo de Wilf et al. (1998). La base de datos BOLIVIA se obtuvo de Gregory-Wodzicki (2000). r^2 = coeficiente de determinación. * =Error estandar en unidades logarítmicas. Todas las regresiones significativas con $p < 0.001$.

Modelo	Ecuación	R ²	Error Estandar	Base de datos
Univariado				
Temperaturas medias anuales(TMA)				
TMA1	$TMA1=3.42+0.25x\%$ borde entero	0.9	2.2°C	CLAMP3B
TMA2	$TMA2=3.23+0.25x\%$ borde entero	0.9	2.2°C	CLAMP3B+BOLIVIA
Precipitación Media Anual (PMA)				
PMA1	$Ln(PMA1)=1.31+0.54xMLnA$	0.6	*Ln(0.5) cm	CLAMP3A.
PMA2	$Ln(PMA2)=1.37+0.53xMLnA$	0.6	*Ln(0.5) cm	CLAMP3A+BOLIVIA
PMA3	$Ln(PMA3)=1.51+0.51xMLnA$	0.6	*Ln (0.5) cm	CLAMP3B
PMA4	$Ln(PMA4)=1.56+0.51xMLnA$	0.6	*Ln (0.5) cm	CLAMP3B+BOLIVIA
PMA5	$Ln(PMA5)=0.88+0.53xMLnA$	0.8	*Ln(0.4) cm	WILF

Tabla 2.3. Modelos multivariados utilizados para la inferencia de paleotemperaturas medias anuales y paleoprecipitaciones medias de la estación de crecimiento, para las taflofloras Terciarias del sur de Sudamérica. Las bases de datos CLAMP3 fue facilitada por J. Wolfe (no publicada). La base de datos BOLIVIA se obtuvo de Gregory-Wodzicki (2000). r^2 = coeficiente de determinación y bases de datos utilizadas para cada ecuación. Todas las ecuaciones significativas con $p < 0.001$.

Multivariado Temperaturas Medias Anuales (TMA)	Ecuaciones	R ²	Error Estandar	Base de datos
TMA1	$TMA1 = -10.6 + \exp(3.2 + (0.22 \times vTMA))$	0.9	1.9°C	CLAMP3B
TMA2	$TMA2 = 8.6 + \exp(3.1 + (0.24 \times vTMA))$	0.9	2.1°C	CLAMP3B+BOLIVIA
Precipitación Media Estación de Crecimiento (PMC)				
PMC1	$PMC1 = 78.1 * \exp(0.52 \times vPMC)$	0.7	47.4 cm	CLAMP3B
PMC2	$PMC2 = 76.3 * \exp(0.54 \times vPMC)$	0.8	42.4 cm	CLAMP3B+BOLIVIA

FIGURAS

2.1.- Evolución paleovegetacional, paleoclimática y tectónica del Terciario del sur de Sudamérica de acuerdo a Hinojosa & Villagrán (1997). Se observa la sucesión espacial y temporal de cuatros tipos de Paleofloras. Los colores distinguen los distintos tipos de Paleofloras; SA: Sudamérica; AU: Australia; AN: Antártica. **Flechas convergentes:** Unión de continentes; **Flechas divergentes:** Separación de Continentes. **GAE:** Glaciación de la hoja este de Antártica y **GAW:** Glaciación de la hoja oeste de Antártica.

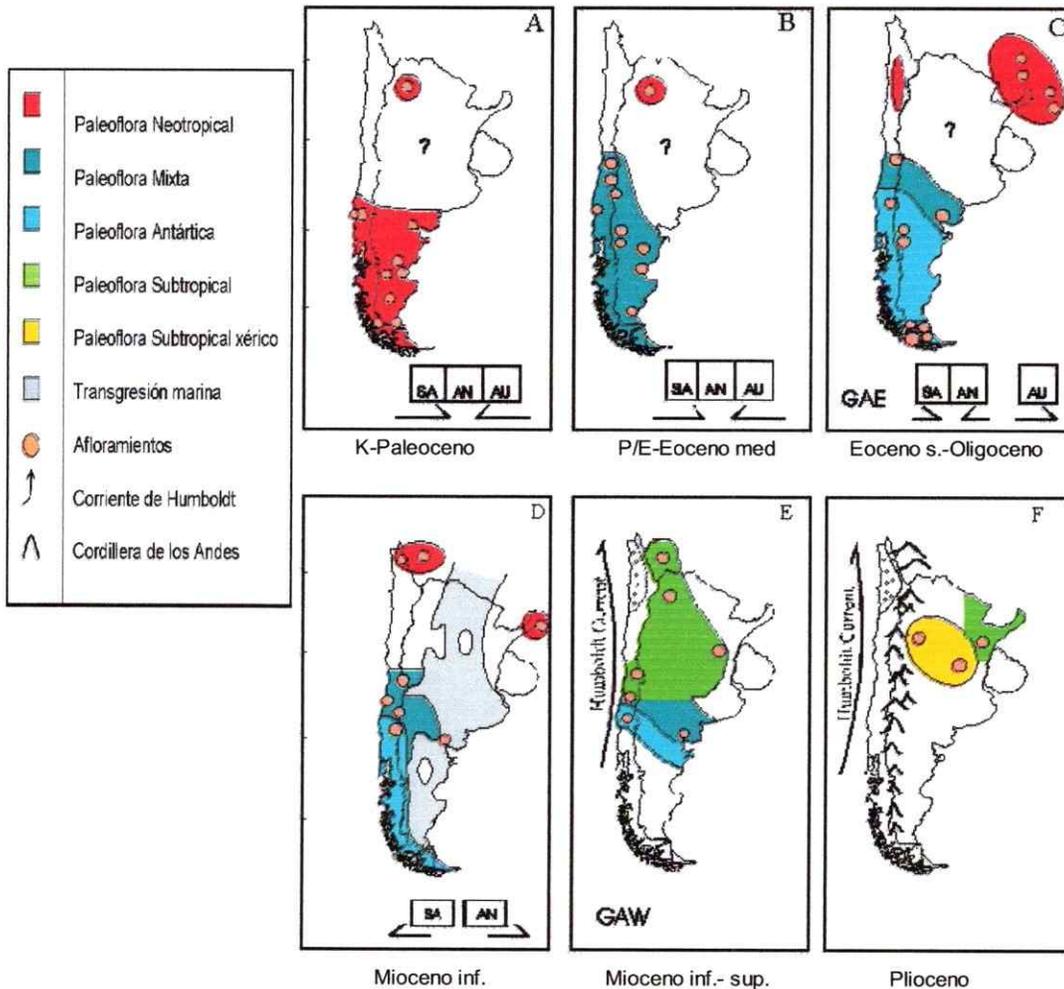


Figura 2.2. Análisis de correspondencia canónica utilizando la base de datos CLAMP3B y situando las 15 localidades fosilíferas analizadas. La temperatura media anual tiene un r (canónico) de 87% con el eje 1; la precipitación media de la estación de crecimiento tiene un r (canónico) de 71% con el eje 2. La asociación entre morfología foliar y variables ambientales, fue significativa con $p= 0.001$, Prueba de Monte Carlo; $r= 0.68$, $p<0.0001$, con un $\alpha 0.001$; Prueba de Mantel.

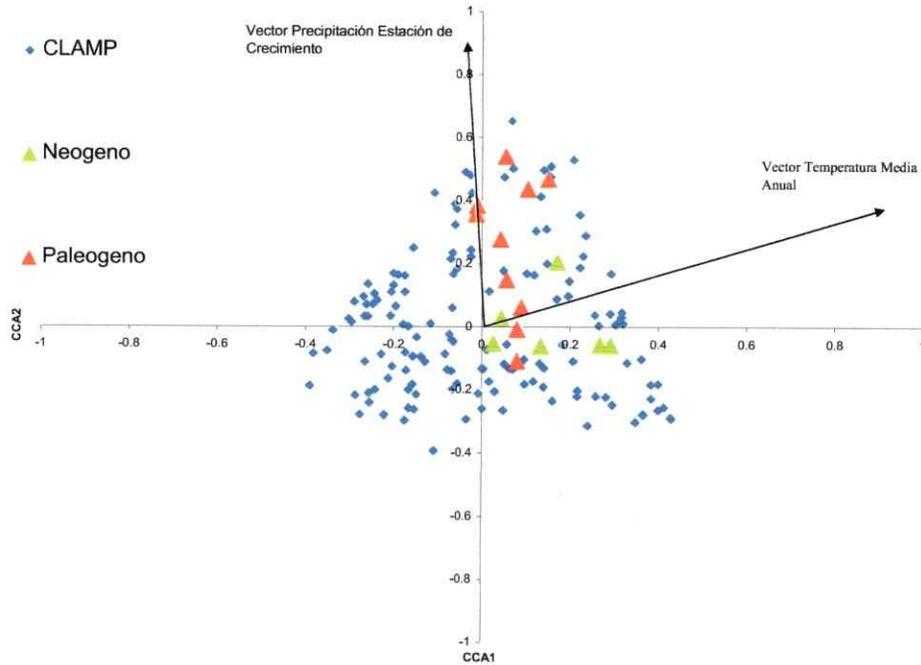


Figura 2.3. Variación de la temperatura media anual a través del Terciario del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo univariado. A.- Estimaciones obtenidas usando la base de datos CLAMP3B. B.- Estimaciones obtenidas usando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Las barras indican el intervalo de confianza al 95%.

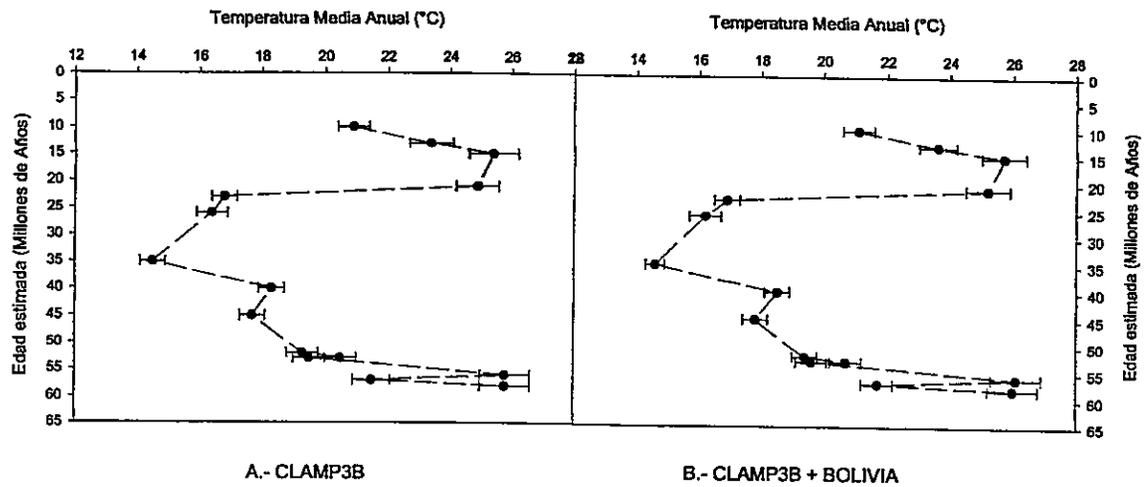


Figura 2.4. Variación de la temperatura media anual a través del Terciario del Sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo multivariado. A.- Estimaciones obtenidas usando la base de datos CLAMP3B. B.- Estimaciones obtenidas usando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Las barras indican el intervalo de confianza al 95%.

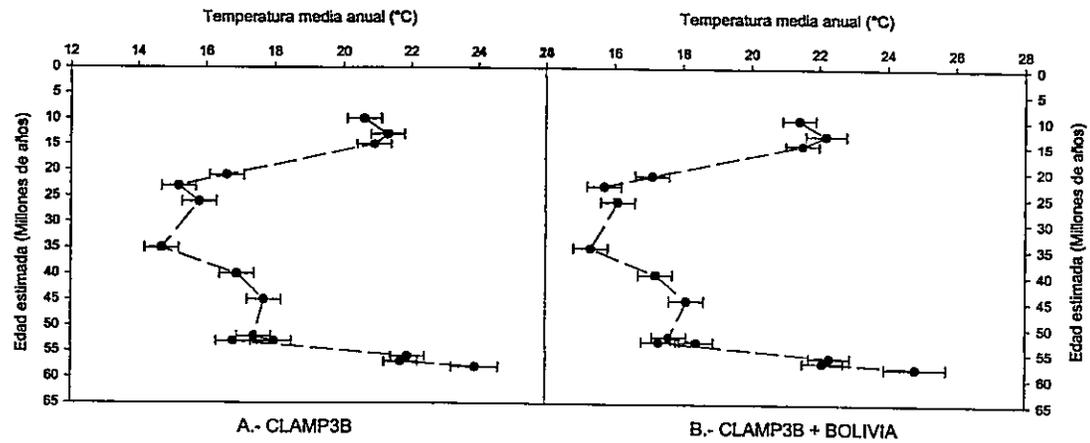


Figura 2.5. Variación de la precipitación media anual a través del Terciario del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo univariado y usando como variable dependiente el Ln del área foliar, de acuerdo a las bases de datos CLAMP3A+BOLIVIA (círculos negros) y WILF (cuadrados negros). Las barras representan el intervalo de confianza al 95% (los intervalos son diferentes ya que fueron obtenidos a partir de logaritmos).

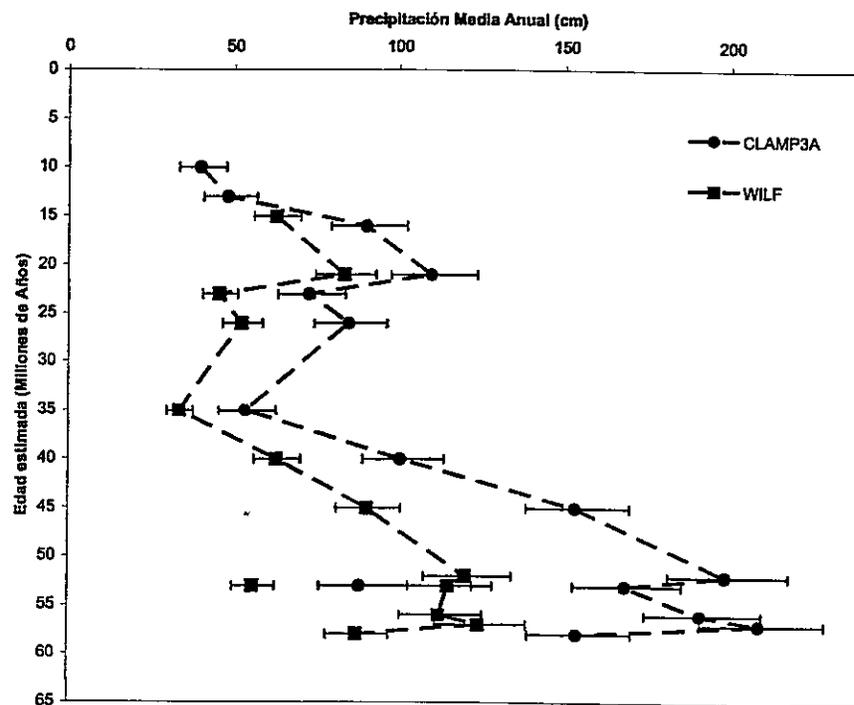


Figura 2.6. Variación de la precipitación media de la estación de crecimiento a través del Terciario del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo multivariado. A.- Estimaciones de acuerdo a la base de datos CLAMP3B. B.- Estimaciones de acuerdo a la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Las barras representan el intervalo de confianza al 95%.

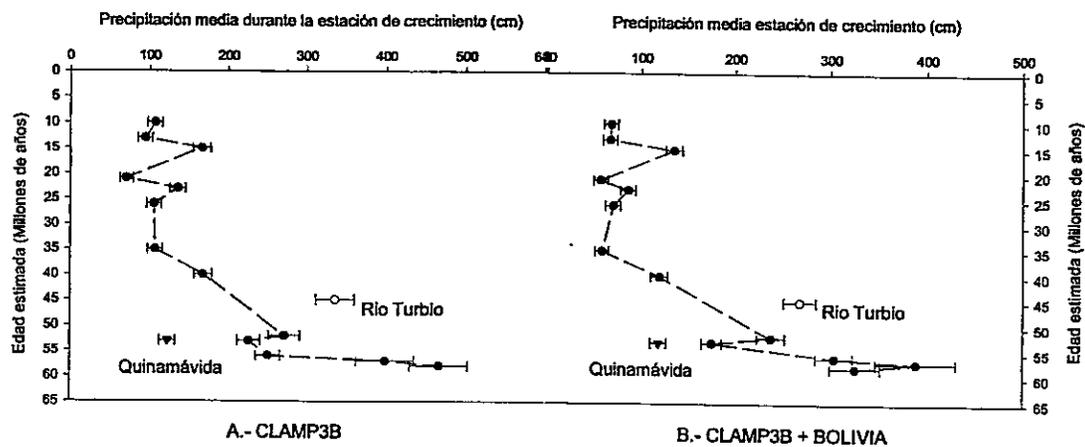


Figura 2.7. Temperaturas medias del mes más frío (TMMF, círculos blancos, y TMMFa, cuadrados negros) y del mes más cálido (TMMC, círculos negros) a través del Terciario del sur del Sudamérica. Las barras de error representan el intervalo de confianza al 95%. Los valores fueron obtenidos a partir del análisis de correspondencia canónica (TMMF y TMMC) y de acuerdo a Wolfe (TMMFa, comunicación personal)

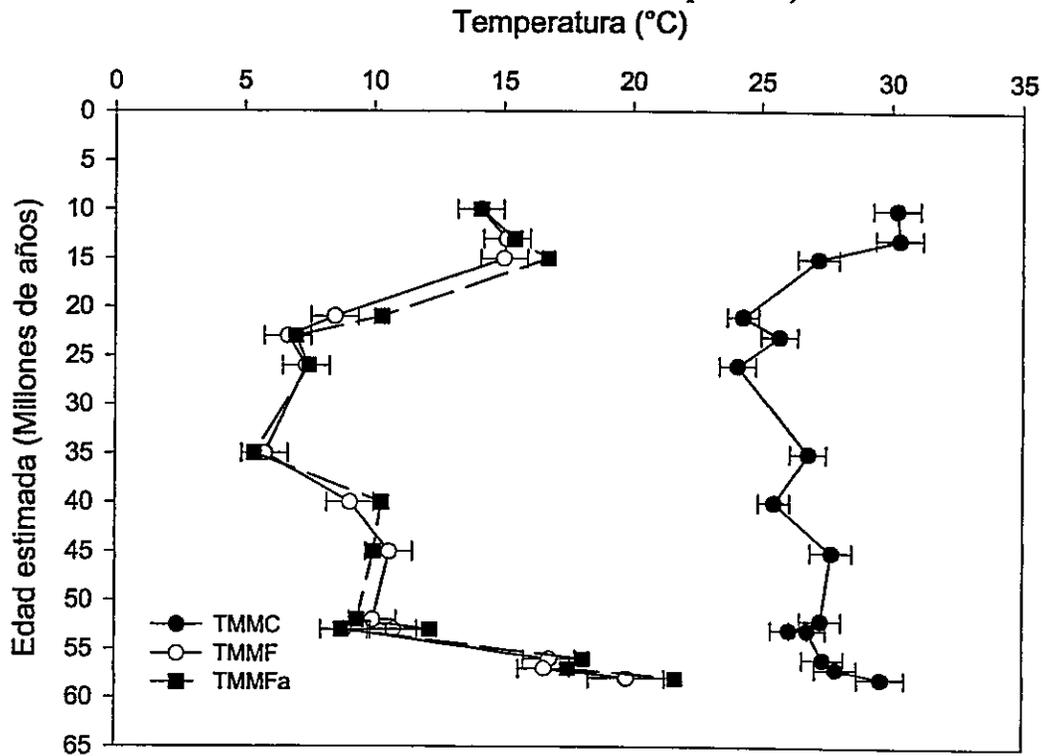
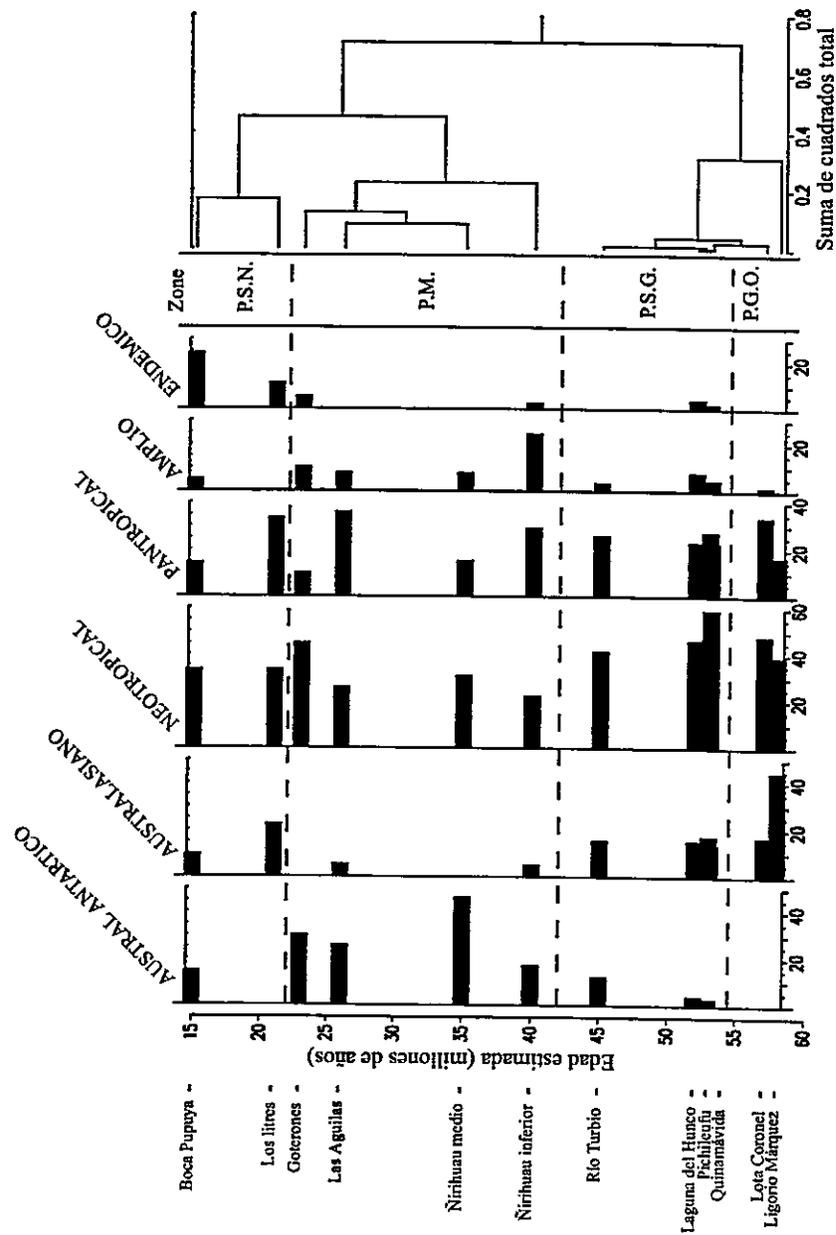


Figura 2.8. Distribución de elementos fitogeográficos en las taflooras terciarias consideradas en este trabajo. PGO: Paleoflora Gondwánica occidental; PSG: Paleoflora Subtropical Gondwánica; PM: Paleoflora Mixta; PSN: Paleofloras Subtropical Neógena.



LITERATURA CITADA

- ARMESTO JJ, P LEÓN & MK ARROYO (1996) Los Bosques Templados del sur de Chile y Argentina: Una Isla Biogeográfica. En ARMESTO JJ C VILLAGRÁN & MK ARROYO. (eds) *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*: 23-28. Vicerrectoría Académica y Estudiantil, Universidad de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.
- AXELROD D, MT KALIN-ARROYO & P RAVEN (1991) Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:413-446.
- AXELROD D (1992) What is an equable climate? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 91:1-12.
- BAILEY IW & EW SINNOT (1916) The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany* 3:24-39.
- BERRY E (1925) A Miocene flora from Patagonia. En *Johns Hopkins University*, vol 4: 183-233. *Studies in Geology*, Baltimore.
- BERRY E (1928) Tertiary fossil plants from the Argentine Republic. *Proceedings U. S. National Museum* 73:1-27.
- BERRY E (1938) Tertiary flora from the Rio Pichileufu, Argentina. *Geological Society of America Special paper*:1-149.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. In. Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago, p 129.
- DILCHER DL (1973) A paleoclimatic interpretation of the Eocene floras of southeastern North America. En GRAHAM A (ed) *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*: 39-59. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- DINGLE RV, SA MARENSSI & M LAVELLE (1998) High latitude Eocene climate deterioration: evidence from the northern Antarctic Peninsula. *Journal of South American Earth Sciences* 11:571-579.
- DINGLE RV & M LAVELLE (2000) Antarctic Peninsula Late Cretaceous-Early Cenozoic palaeoenvironments and Gondwana palaeogeographies. *Journal of African Earth Sciences* 31:91-105.
- DOLPH GE & DL DILCHER (1979) Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Palaeontographica* 170:151-172.
- ENGELHARDT H (1891) Über Tertiärpflanzen von Chile. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gessellschaft* 16:629-692.
- FIORI A (1931) Filliti terziarie della Patagonia, I. Fillite della riva meridionale del Lago Nahuel Huapi. *Giornale di Geologia* 13:41-68.
- FIORI A (1939) Filliti terziarie della Patagonia, II. Fillite del Rio Ñirihuau. *Giornale di Geologia* 13:1-27.
- FIORI A (1940) Filliti terziarie della Patagonia, III. Fillite del Rio Cheuqueñiyen. *Giornale di Geologia* 14:94-143.
- FLOHN H (1983) Climate evolution in the southern Hemisphere and the equatorial region during the Late Cenozoic. In: *SASQUA International Symposium*, Swaziland

- GAYÓ E. 2001. Estudio de improntas terciarias y estimaciones paleoclimáticas en la zona de Concepción, VIII Región del Bio-Bio, Chile. Seminario de título para optar al título profesional de Biólogo (Unpublished) thesis, Universidad de Concepción 52 p.
- GREENWOOD DR (1992) Taphonomic constraints on foliar physiognomic interpretations of late Cretaceous and Tertiary palaeoclimates. *Reviews of Palynology and Paleobotany* 71:149-190.
- GREGORY-WODZICKI KM, WC MCINTOSH & K VELASQUEZ (1998) Paleoclimate and paleoelevation of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences* 11:533-560.
- GREGORY-WODZICKI KM (2000a) Uplift history of the central and northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin* 112:1091-1105.
- GREGORY-WODZICKI KM (2000b) Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology* 26:668-688.
- HERMAN AB, RA SPICER, J WOLFE & ME COLLINSON (1996) A guide to obtaining a CLAMP analysis. In:
- HINOJOSA LF. 1996. Estudio Paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la precordillera de Santiago de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica. Magister (Unpublished) thesis, Universidad de Chile 156 p.
- HINOJOSA LF & C VILLAGRÁN (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:225-239.
- HÜNICKEN M (1967) Flora terciaria de los estratos de Rio Turbio, Santa Cruz (Niveles Plantíferos del Arroyo, Santa Flavia). *Revista Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales Universidad Nacional de Córdoba* 27:139-227.
- JACOBS BF (1999) Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145:231-250.
- KOVACH WL & RA SPICER (1996) Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool. *Paleoclimates* 2:125-138.
- LÓPEZ B & P ACEITUNO (1998) Geoclima. In, 1.1 edn. Departamento Geofísica, Universidad de Chile. Programa Explora, Santiago, Chile
- MANLY BF (1991) Randomization and Monte Carlo methods in biology. In: CHAMPMAN & HALL (eds), London, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, p 281.
- MARTINEZ-PARDO R (1990) Major Neogene events of Southeastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77:263-278.
- MORENO-CHACÓN M. 2000. Estudio de la arquitectura foliar de Angiospermas fósiles del Paleógeno de Cocholgue, VIII región (Chile). Unidad de Investigación para optar al Grado Académico de Licenciado en Biología (Unpublished) thesis, Universidad de Concepción 30 p.

- MORENO-CHACÓN M, M LEPPE & S PALMA-HELDT (2001) Arquitectura foliar y aproximaciones paleoclimáticas de improntas del Paleógeno de Cocholgüe, VIII Región, Chile. In: XIII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile, vol. 58. *Gayana Botánica*, p 71.
- ROMERO EJ (1978) Paleoeología y paleofitogeografía de las tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15:209-227.
- ROMERO EJ & M DIBBERN (1984) Floras fósiles Cenozoicas. In: IX Congreso Geológico Argentino, vol. Relatorio II, S.C. de Bariloche, pp 373-382.
- ROMERO EJ (1986) Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 73:449-461.
- ROTH JL & DL DILCHER (1978) Some considerations in leaf size and leaf margin analysis of fossil leaves. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 30:165-171.
- SELLES D & LF HINOJOSA (1997) Niveles sedimentarios y paleofloras del Oligoceno superior-Mioceno inferior en la Formación Abanico, noreste de Santiago. In: VIII Congreso Geológico Chileno, vol. 1, pp 580-584.
- SINNOTT EW & IW BAILEY (1915) Foliar evidence as to the ancestry and early climatic environment of the angiosperms. *American Journal of Botany* 2:1-22.
- STRANKS L & P ENGLAND (1997) The use of a resemblance function in the measurement of climatic parameters from the physiognomy of woody dicotyledons. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 131:15-28.
- SUAREZ M, R DE LA CRUZ & A TRONCOSO (2000) Tropical/Subtropical upper Paleocene - lower Eocene fluvial deposits in eastern central Patagonia, Chile (46°45'S). *Journal of South American Earth Sciences* 13:527-536.
- TAGGART RE & AT CROSS (1990) Plant successions and interruptions in Miocene volcanic deposits, Pacific Northwest. *Volcanism and fossil biogases Geological Society of America, Special Paper* 244.:57-68.
- TER BRAAK C & P SMILAUER (1998) Canoco Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). In: *Microcomputer Power*, Ithaca, N.Y., USA, p 352.
- TRONCOSO A (1991) Paleomegaflora de la Formación Navidad, miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental. *Boletín Museo Historia Natural* 42:131-168.
- TRONCOSO A (1992) La tafoflora terciaria de Quinamávida (7 Región, Chile). *Boletín Museo Historia Natural* 43:155-178.
- TRONCOSO A & EJ ROMERO (1998) Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. En FORTUNATO R & N BACIGALUPO (eds) *Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica*, vol 68: 149-172. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*.
- TRONCOSO A, M SUAREZ, R DE LA CRUZ & S PALMA-HELDT (2002) Paleoflora de la Formación Ligorio Márquez (XI Región, Chile) en su localidad tipo: sistemática, edad e implicancias paleoclimáticas. *Revista Geológica de Chile* 29:113-135.

- VERGÉS J, E RAMOS, D SEWARD, P BUSQUETS & F COLOMBO (2001) Miocene sedimentary and tectonic evolution of the Andean Precordillera at 31°S, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 14:735-750.
- VILLAGRÁN C & LF HINOJOSA (1997) Historia de los Bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis Fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:241-267.
- VOLKHEIMER W (1971) Aspectos paleoclimatológicos del Terciario Argentino. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 8:241-264.
- WIEMANN MC, SR MANCHESTER, DL DILCHER, LF HINOJOSA & EA WHEELER (1998) Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 85:1796-1802.
- WILF P (1997) When are leaves good thermometers? a new case for leaf margin analysis. *Paleobiology* 23:373-390.
- WILF P, SL WING, DR GREENWOOD & CL GREENWOOD (1998) Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology* 26:203-206.
- WILF P, S WING, D GREENWOOD & CL GREENWOOD (1999) Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example: Reply. *Geology* 27:92.
- WILF P, R CÚNEO, K JOHNSON, J HICKS, S WING & J OBRADOVICH (2003) High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science* 300:122-125.
- WING SL & DR GREENWOOD (1993) Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B.* 341:243-252.
- WOLFE J (1979) Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the northern hemisphere and Australasia. U. S Geological Survey Professional Paper 1106, Washington, DC.:27 p.
- WOLFE J (1993) A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. U. S Geological Survey Bulletin 2040:71 p.
- WOLFE J (1995) Paleoclimatic estimates from tertiary leaf assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Science* 23:119-142.
- WOLFE J & K UEMURA (1999) Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example: Comment. *Geology* 27:91-92.
- ZACHOS J, K LOHMANN, J WALKER & S WISE (1993) Abrupt climate change and transient climates during the Paleogene: A marine perspective. *Journal of Geology* 101:191-213.
- ZACHOS J, M PAGANI, L SLOAN, E THOMAS & K BILLUPS (2001) Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* 292:686-693.

CAPITULO 3

PALEOFLORAS MIXTAS DEL TERCIARIO DE SUDAMERICA: ¿ECUABILIDAD TERMICA O SUBTROPICOS CON AUSENCIA DE CORDILLERAS ?

RESUMEN

El desarrollo de Taofloras Mixtas durante el Terciario de Sudamérica ha sido explicado por posibles cambios en los requerimientos climáticos de sus taxa componentes o por una estabilidad térmica (“clima ecuable”) del ambiente en el que estas floras se desarrollaron. En este trabajo se somete a refutabilidad ambas hipótesis a través de un análisis de la fisionomía foliar de las especies fósiles y actuales (presentes en Chile) del género *Nothofagus* y el análisis fisionómico – climático de las morfo – especies leñosas presentes en ocho taofloras mixtas del Terciario del sur de Sudamérica. Los resultados muestran que las morfologías foliares de los taxa fósiles de *Nothofagus* se distribuyen en un ámbito climático más amplio que las especies actuales presentes en Chile, lo que podría ser interpretado como diferencias en sus respectivos requerimientos climáticos. A partir del análisis fisionómico – climático de las Taofloras Mixtas, los resultados muestran que la invocación de estabilidad térmica no es suficiente para explicar el desarrollo de floras de mezcla, debido a que este parámetro no es capaz de discriminar entre las floras Mixtas y otras floras terciarias del sur de Sudamérica. Así, se

propone que la ocurrencia de floras de mezcla en el sur de Sudamérica estuvo posibilitada por la existencia de un clima subtropical con influencia de dos regímenes hídricos, los vientos del este de fuente amazónica y vientos del oeste de las latitudes templadas, bajo condiciones de temperaturas relativamente cálidas y húmedas, imperantes durante gran parte del Terciario. Este escenario climático no tiene análogos actuales y fue posible porque los Andes aún no ejercían un severo efecto de sombra de lluvia en los sistemas climáticos que controlan las lluvias del sur de Sudamérica.

INTRODUCCION

Los estudios paleobotánicos del período Terciario del sur de Sudamérica (Berry 1925, 1928, 1938, Dusén 1916, Engelhardt 1891, Hinojosa 1996, Menéndez 1971, Troncoso 1991, Troncoso 1992, Troncoso et al. 2002) han permitido el desarrollo de varios modelos paleovegetacionales (Hinojosa & Villagrán 1997, Romero 1978, 1986, Troncoso & Romero 1998, Volkheimer 1971) y en todas estas reconstrucciones destaca, como un rasgo común, la sucesión de diversas Paleofloras a lo largo del Terciario. Así, se han descrito cuatro grandes Paleofloras, florística y climáticamente distintas entre sí: Neotropical, Mixta, Antártica y Subtropical. El recambio temporal entre estas Paleofloras ha sido relacionados a los eventos tectónicos y cambios climáticos que caracterizaron el Terciario de Sudamérica, entre otros, el desmembramiento del Gondwana occidental, la glaciación de la Antártica y el levantamiento de los Andes (Hinojosa & Villagrán 1997).

Entre las Paleofloras terciarias descritas, destaca por su gran amplitud temporal y espacial la así llamada **Paleoflora Mixta**, definida por Romero (1978, 1986) como una formación de bosque cuya composición florística exhibe una mezcla de taxa de distintos orígenes fitogeográficos y requerimientos ecológicos. Sus componentes pertenecerían a linajes de distribución actual tanto Neotropical como Austral-Antártica. Esta Paleoflora Mixta se registra en Antártica, en el límite Paleoceno/Eoceno (~55 M.a; Dusén 1916). Durante el Eoceno expande hacia el continente sudamericano, ocupando toda el área al sur de 30°S. Durante el Oligoceno se restringe a la región subtropical chileno-argentina, mientras que en el Mioceno ocupa la costa Pacífica de Chile central (Hinojosa 1996, Hinojosa & Villagrán 1997, Romero 1978, 1986, Troncoso 1991, Troncoso & Romero 1998). Con posterioridad al Mioceno no se han documentado otras Tafofloras Mixtas en el registro fósil de Sudamérica.

Recientemente, un estudio focalizado en la estructura florística de las Paleofloras Mixtas (Troncoso & Romero 1998), ha permitido la distinción de varias sub-unidades, de acuerdo al espectro de especies y sus abundancias relativas en la vegetación. Una de estas sub-unidades correspondería a la denominada "Paleoflora Mixta sin *Nothofagus*", caracterizada por la preponderancia del elemento tropical-subtropical y representación marginal del elemento austral-antártico, como se desprendería de la presencia restringida a polen fósil del principal indicador subantártico, *Nothofagus*. Otra sub-unidad, denominada "Paleoflora Mixta con *Nothofagus*", ha sido caracterizada por la presencia del elemento tropical-subtropical asociado a una mayor representación local de *Nothofagus*, como se desprende del registro de improntas foliares de este taxón en los afloramientos. En ambos tipos de Paleofloras Mixtas destaca la abundancia de las

familias Sapindáceas y Anacardiáceas. Finalmente, se han distinguido Paleofloras Mixtas caracterizadas por la preponderancia de taxa templados-fríos y ausencia de Sapindaceae.

Se han postulado varias hipótesis para explicar el desarrollo de Paleofloras Mixtas en el sur de Sudamérica. Así, en primera instancia, ellas fueron interpretadas como resultantes del proceso tafonómico, es decir, en una misma cuenca de depositación habrían fosilizados restos de vegetales procedentes de distintos escalones altitudinales y, por ende, componentes de distintas unidades de vegetación (Dusén 1916, Menéndez 1971, Volkheimer 1971). En otras palabras, la existencia de floras mixtas sería un artefacto del proceso de fosilización. Sin embargo, la amplia extensión temporal y espacial de las floras mixtas, las cuales han ocupado un amplio rango de condiciones topográficas del sur de Sudamérica en el pasado, por más de 23 Ma., llevaron a Romero (1978) a proponer que estas floras habría evolucionado *in situ* en el sur de Sudamérica, como una unidad de vegetación característicamente conformada a partir de linajes cretácicos, enriquecidos por el aporte de nuevos elementos templado-fríos, procedentes de Antártica, elementos cálidos, procedentes del Neotrópico, y elementos endémicos diferenciados en el sur de Sudamérica. La coexistencia de esta mezcla de elementos fitogeográficos, adaptados actualmente a distintas zonas biogeográficas, llevaron al autor a postular que, probablemente, los requerimientos ecofisiológicos de los taxa fósiles no habrían sido equivalentes a los observados en sus análogos modernos. Recientemente, Troncoso y Romero (1998) propusieron que la prevalencia de un clima de carácter subtropical explicaría la característica mezcla de elementos fitogeográficos de las paleofloras mixtas.

Por otra parte, Axelrod y colaboradores (1991) propusieron que la existencia de taofloras mixtas, durante el Terciario de Sudamérica, habría sido determinada por la homogeneidad térmica imperante durante gran parte del período. Estos autores entienden la uniformidad térmica como la prevalencia de temperaturas mésicas y con poco contraste anual. Proponen un índice que permitiría evaluar esta condición, definida como "ecuabilidad" (M): Los valores del índice que indicaría máxima ecuabilidad (M=100) correspondería a climas con temperatura media anual de 14°C y una oscilación térmica de 0°C durante el ciclo anual (Axelrod 1992). Dada esta condición térmica, establemente mésica, sería posible la superposición de los rangos de tolerancia de taxa con distintos requerimientos en una misma área geográfica, condición que se expresaría en una flora con carácter fitogeográficamente mixto. En la actualidad, existirían en diferentes regiones del globo, climas que se acercan a una ecuabilidad térmica (M>50), de acuerdo a la definición de Axelrod (1992). Así, por ejemplo, en la costa de California; México; Papua-Nueva Guinea; este de Himalayas; Nueva Zelandia; y este de Australia. Los bosques de todas estas regiones se caracterizarían por sus floras de mezcla (Arroyo et al. 1995, Axelrod 1992, Axelrod et al. 1991).

Si aplicamos el concepto de ecuabilidad térmica a la vegetación chilena, calculando los índices de equabilidad a lo largo de la costa de Chile, se obtiene un amplio rango de situaciones ambientales que quedan incluidas en un ámbito térmicamente homogéneo. En el diagrama de la Fig. 3.1 se muestran los resultados de este cálculo y se observa que existen condiciones de ecuabilidad térmica (M>60) a lo largo de, prácticamente, todo el territorio chileno. Pese a ello, el contraste vegetacional dentro de esta zona "ecuable" es enorme, incluyéndose en el rango, formaciones

vegetales áridas e hiperáridas, al norte de 30° S; bosques esclerófilos y deciduos con *Nothofagus*, entre 30° y 38° S; bosques templados-lluviosos, con distintas estructuras florísticas, desde 40° S hasta el extremo austral del continente (Schmithüsen 1956). En lo que respecta a la composición fitogeográfica característica de estas formaciones vegetales, también existe heterogeneidad. Las formaciones áridas, al norte de 30° S, se caracterizan por la dominancia del elemento Neotropical. En contraste, las formaciones hiperhúmedas al sur de 44° S, se caracterizan por la predominancia del elemento subantártico. El área intermedia, es decir la porción de Chile central situada entre 30° y 44°S, se caracteriza por una mezcla de elementos fitogeográficos de procedencia tanto Neotropical como Antártica (Villagrán & Hinojosa 1997). Schmithüsen (1956) define esta zona como la transición entre los Reinos florales Antártico y Neotropical en el continente de Sudamérica.

De acuerdo a Villagrán y colaboradores (Villagrán 1995, Villagrán & Hinojosa 1997), dentro de esta zona transicional de Chile central-sur, el área correspondiente a la interfase entre los climas mediterráneo y templado (36-43° S) es donde se encuentran proporciones más equiparadas de elementos fitogeográficos de distinta procedencia. Al norte de 36° S tiende a aumentar la proporción de los elementos Endémico chileno y Neotropical, mientras que al sur de 40° S se incrementa la proporción del elemento Austral – Antártico. Considerando esta distribución fitogeográfica a lo largo de Chile, se llevó a cabo un análisis de correspondencia canónica (Fig. 3.2) en que se relaciona el espectro de elementos de cada grado de latitud con variables climáticas. El diagrama de la Fig. 3.2 muestra tres agrupaciones dispuestas en distintos ámbitos, de acuerdo a dos parámetros climáticos principales, la temperatura media anual y la precipitación de

verano : a) floras al norte de 30° S; b) floras distribuidas entre 30° y 41° S y c) floras al sur de 41° S. Las floras al norte de 30° S se agrupan en el extremo cálido y seco del diagrama; en contraste, las floras situadas al sur de 41° S se disponen en el extremo húmedo y frío del diagrama. Las floras situadas entre 30° y 41° S se disponen cercanas a la intersección de ambos ejes. De acuerdo a Van Husen (1967), el área entre 30° y 41° S correspondería a dos zonas climáticas: templado - lluviosa, con sequía episódica de verano, y mediterránea, con lluvias invernales y sequías regulares de verano. El límite polar de la zona con clima mediterráneo en Chile correspondería a los 38° S, límite del subtropical en el sur de Sudamérica.

De acuerdo a los antecedentes discutidos, es posible plantear las siguientes hipótesis para explicar el desarrollo de floras mixtas en el Terciario de Sudamérica.

- 1) Si las llamadas Paleofloras Mixtas se desarrollaron bajo condiciones de temperaturas "ecuables" ($M > 50$) y precipitaciones de verano similares a las de Chile centro-sur (Fig. 3.2), las características fisionómico-foliare de los taxa de las paleofloras de este tipo analizadas deberían mostrar valores estimados de temperaturas y precipitaciones que no difieren significativamente entre si; en otras palabras, los parámetros climáticos inferidos del análisis fisionómico-foliar no deberían variar sustancialmente en relación con la edad ni la posición geográfica de las paleofloras analizadas.
- 2) Si las tolerancias ecológicas de los taxa componentes de las llamadas Paleofloras Mixtas eran distintos de sus linajes homólogos actuales, los parámetros climáticos asociados a la fisionomía foliar de los linajes fósiles deberían diferir significativamente de los observados en sus descendientes modernos. Esta hipótesis será puesta a prueba examinando el comportamiento del taxón subantártico actual más abundante en las

floras mixtas terciarias, el género *Nothofagus*. Si la hipótesis es correcta, las morfoespecies fósiles deberían asociarse a rangos climáticos distintos a los que exhiben las especies modernas del género.

El propósito de este trabajo es poner a prueba ambas hipótesis sobre la base de un análisis fisionómico foliar de ocho taofloras mixtas del Terciario de Sudamérica. Las estimaciones de temperaturas y precipitaciones se realizaron sobre la base de modelos actualísticos que relacionan la fisionomía foliar y el clima en distintas regiones del mundo. Las estimaciones paleoclimáticas se realizaron usando modelos univariados y multivariados que relacionan la fisionomía foliar de las improntas fósiles con las bases de datos actuales.

METODOS

Taofloras Mixtas (Tabla 3.1):

Todas las taofloras utilizadas en este trabajo han sido adjudicadas a la Paleoflora Mixta y abarcan el período que se extiende entre alrededor de 53 a 15 millones de años, es decir, desde el Eoceno inferior al Mioceno superior. Corresponden a yacimientos de Chile y Argentina e incluyen el territorio que se extiende entre las latitudes 33° a 51° S. En la tabla 3.1 se listan estas taofloras y se indican sus coordenadas geográficas, carácter fitogeográficos, edad geológica (absoluta y/o relativa), autores y número de taxa analizados. Los caracteres foliares de estas taofloras fueron medidos directamente en especímenes de las colecciones del Laboratorio de Palinología de la Universidad de Chile y de la Universidad de Buenos Aires; colecciones paleobotánicas de los Museos de Historia Natural de Santiago, Chile; Museo Bernardino

Rivadavia, Buenos Aires Argentina; Museo de paleobotánica de la Universidad de Concepción. Además se usaron los valores numéricos proporcionados en la descripción de fósiles de la literatura.

Análisis fisionómico – foliar moderno

Este análisis se basa en la correlación entre caracteres morfológicos de las hojas de angiospermas leñosas con variables climáticas que consideran temperatura y humedad. Por ejemplo, el porcentaje de hojas con borde entero, se relaciona positivamente con las temperaturas medias anuales, mientras que el tamaño foliar exhibe la misma relación con las precipitaciones. Esta relación entre el clima y vegetación actual sería el análogo moderno para la inferencia del paleoclima de una región, a partir de una asociación de hojas fósiles (Bailey & Sinnott 1916, Dilcher 1973, Dolph & Dilcher 1979, Kovach & Spicer 1996, Sinnott & Bailey 1915, Wiemann et al. 1998, Wolfe 1971, 1979, 1993). Usando la relación actual entre clima y vegetación, se han propuestos modelos numéricos que permiten estimar la temperatura y humedad, del paleoclima a partir de las improntas foliares fósiles. Estos métodos se basan en análisis univariados y multivariados, entre caracteres foliares actuales y sus respectivos climas, y la posterior incorporación de los datos foliares de los taxa fósiles en las ecuaciones de regresión obtenidas. La base de datos actual más conocida corresponde a CLAMP3 (Climate-Leaf Analysis Multivariate Program) propuesto por Wolfe (1993), basada en una colección de datos vegetacionales y climáticos de Norte América y Asia. Esta base de datos ha sido sucesivamente enriquecida con datos en tres nuevas versiones. En este trabajo utilizamos la tercera y mas moderna versión, consignada con la sigla CLAMP3. En algunos análisis hemos utilizado toda la colección de datos contenida en CLAMP3 (173 localidades) y hemos consignado esta

operación como CLAMP3A. Esto para diferenciarla de otros análisis en que hemos usado una versión de CLAMP3 restringida, que excluye los datos de las localidades con temperaturas muy frías y bajos montos de precipitación, por considerarla más adecuado en la expresión del clima marítimo de Sudamérica, y que hemos consignado como CLAMP3B (144 localidades). Otra de la base de datos es la de Wilf y colaboradores (1998), la cual incluye 73 localidades de Norte, Centro y Sur América además de África, y que hemos consignado con la sigla WILF. Finalmente, Gregory-Wodzicki (2000b) incluye en la base de datos CLAMP3 la información de clima y caracteres foliares procedentes de 12 localidades bolivianas. En nuestros análisis hemos considerado también esta base de datos en dos versiones: CLAMP3A + BOLIVIA (181 localidades) y CLAMP3B + BOLIVIA (156 localidades).

Inferencias Paleoclimaticas

Como se dijo anteriormente, los caracteres foliares utilizados en los análisis fueron medidos directamente en cuatro de las tafofloras incluidas en el estudio. Para las cuatro tafofloras restantes, los caracteres foliares fueron tomados de la literatura y complementados, en las localidades argentinas de Laguna del Hunco y Pichileufu, con mediciones directas de las colecciones paleobotánicas de Buenos Aires, Argentina.

En las localidades en que se disponía de abundante material fósil para las mediciones de los caracteres foliares, como es el caso de Cerro Las Aguilas, cuando las hojas presentaban valores de áreas foliares limítrofes entre dos clases de tamaño contiguas, la clasificación de tamaño de la hoja consideró ambas categorías. Esta corrección de tamaños se realizó siguiendo los criterios de Greenwood (1992) y Gregory-Wodzicki & McIntosh (1996), quienes sugieren la necesidad de incorporar los errores que surgen de la

subestimación de las hojas fósiles más pequeñas (equivalentes a la hojarasca actual), en comparación con las hojas más grandes del dosel. Esta corrección de tamaños no fue posible realizarla en aquellas improntas descritas en la literatura, ni tampoco en nuestras mediciones en colecciones de museo. Esto debido al “sesgo de colección”, que privilegia las muestras mejor preservadas, es decir, las de tamaño mayor o de formas, a expensas del material pequeño, fragmentario y/o común (Gregory-Wodzicki et al. 1998, Taggart & Cross 1990).

Métodos univariados

Las regresiones lineales para el cálculo de las temperaturas medias anuales (TMA) fueron calculados sobre la base de los valores porcentuales de hojas con borde entero y los valores climáticos de dos series de datos: Serie 1 (TMA1), utilizando la base de datos CLAMP3B. Serie2 (TMA2), utilizando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Las regresiones lineales para la obtención de las precipitaciones medias anuales (PMA) fueron calculados sobre la base de los tamaños foliares y los valores climáticos procedentes de cinco series de datos: Serie 1 (PMA1), considerando la base de datos CLAMP3A. Serie2 (PMA2), utilizando la base de datos CLAMP3A+BOLIVIA. Serie 3 (PMA3), utilizando la base datos CLAMP3B. Serie 4 (PMA4), utilizando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Serie 5 (PMA5), utilizando la base de datos WILF. Las ecuaciones obtenidas, índices de determinación, error estándar del modelo y las bases de datos utilizadas se muestran en la tabla 3.2. La obtención de los valores de paleotemperatura y paleoprecipitaciones para las 8 tafofloras consideradas, fueron inferidos reemplazando en las ecuaciones los valores medidos de porcentaje de hojas con borde entero y el área foliar de las improntas fósiles.

Métodos Multivariados

Teóricamente, los métodos multivariados serían más adecuados para describir la relación entre caracteres foliares y variables ambientales, considerando que los distintos caracteres foliares podrían responder en forma diferencial a una o más variables ambientales (Gregory-Wodzicki 2000b). Los modelos multivariados más comúnmente usados corresponden a regresiones múltiples (Jacobs 1999, Wiemann et al. 1998, Wing & Greenwood 1993) y análisis de gradiente. Entre estos últimos frecuentemente se usan análisis indirectos, como análisis de componentes principales y análisis de correspondencia (Jacobs 1999, Wolfe 1993), o directos, como análisis de correspondencia canónica (Gregory-Wodzicki 2000b, Herman et al. 1996, Wiemann et al. 1998, Wolfe 1995). En este trabajo hemos aplicado un análisis de correspondencia canónica (CCA) a la base de datos CLAMP3B y CLAMP3B+BOLIVIA, considerando 31 caracteres foliares y distintas variables de temperatura y humedad. Los caracteres foliares considerados son: presencia de hojas lobadas, ausencia o presencia de bordes dentados, tipos de dientes, tamaños foliares, tipos de ápice y base, relación entre el largo y el ancho de la hoja y forma foliar. Las variables climáticas sobre las que se aplicó CCA, considerando la base de datos CLAMP3B, fueron once. Entre ellas, las más relevantes, y que se muestran en los resultados, son la temperatura media anual (TMA), temperatura media del mes más frío (TMF), temperatura media mes más cálido (TMC), la precipitación de los tres meses consecutivos más secos (PMS) y la precipitación media de la estación de crecimiento (PMC), es decir, el monto de precipitaciones durante los meses en que la temperatura media es igual o superior a 10 °C. Una segunda

serie de análisis de correspondencia canónica se aplicó a la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA, utilizando ocho variables climáticas (temperatura media anual, temperatura media mes más cálido; temperatura media mes más frío; número de meses de la estación de crecimiento; precipitación media durante la estación de crecimiento; precipitación media mensual durante la estación de crecimiento; precipitación de los tres meses consecutivos más húmedos y precipitación de los tres meses consecutivos más secos). El análisis de correspondencia canónica fue efectuado con el programa CANOCO versión 4 para Windows (Ter Braak & Smilauer 1998). La significancia estadística de la relación morfología foliar y variables ambientales se obtuvo a través de la prueba de Monte Carlo y paralelamente con la prueba de Mantel (capítulo 2). El cálculo de los valores de cada variable ambiental se realizó sobre la base de un análisis de regresión simple entre la proyección ortogonal de cada sitio de la base de datos en el vector ambiental correspondiente, y los valores climáticos de cada sitio fosilífero. A partir de las ecuaciones de regresión obtenidas se calcularon los valores de las variables paleoclimáticas para las taofloras fósiles consideradas. En la tabla 3.3 se muestran las ecuaciones obtenidas para los distintos parámetros de temperatura y precipitación, índices de determinación, error estándar del modelo y las bases de datos utilizadas.

Análisis fisionómico de *Nothofagus*

El análisis fisionómico de *Nothofagus* se realizó en las especies actuales y fósiles. Se consideraron 10 especies del género presentes actualmente en Chile. Se evaluaron 29 caracteres foliares, que consideran el tipo de diente, área foliar, tipo de ápice, base, relación largo y ancho, y forma. Los caracteres foliares, de las especies actuales, se registraron en muestras provenientes preferentemente de la Cordillera de la

Costa de Chile, abarcando un rango latitudinal desde 32° a 55° S. Los valores de los caracteres de *Nothofagus* actual fueron obtenidas a partir de la digitalización de especímenes conservados en el Herbario de la Universidad de Concepción, Chile y de material fresco colectado en las localidades de Chile central-sur: Parque Nacional La Campana; Reserva Nacional Los Ruiles; Reserva Nacional Los Queules; Parque Nacional Nahuelbuta y Monumento Nacional Alerce Costero. El tamaño foliar y la relación largo: ancho de la hoja fueron medidos directamente en 5-20 hojas por muestra, utilizando el programa Sigmascan v.5. El registro de los restantes caracteres se obtuvo directamente de las muestras de herbario y frescas mencionadas con anterioridad. El total de muestras de registros foliares de *Nothofagus* analizado fue de 890. La variación morfológica de las hojas de *Nothofagus* actuales fue posteriormente comparada con la variación morfológica del registro fósil del género en las floras Mixtas, a través de un análisis de correspondencia (Ter Braak & Smilauer 1998). Una vez obtenida las posiciones en que se distribuyen los taxa de *Nothofagus* actuales y fósiles en los eje del análisis de correspondencia, se realizó un análisis de conglomerados y el resultado es presentados en la forma de un dendrograma. El límite de significancia ($\alpha=0.05$) de este dendrograma, se obtuvo a partir de una análisis de re-muestreo con reemplazo (Boostrap), de los valores de cada taxa en los primeros 4 ejes de correspondencia. El número de permutaciones usadas fue de mil.

los cuales oscilan entre 19.4 °C y 20.7 °C. Posteriormente, desde el Eoceno medio a superior (40 a 43 Ma.), se observa un leve descenso de las temperaturas, registrado en las floras Mixtas con *Nothofagus* de Rio Turbio y Ñirihuau, con temperaturas que oscilan entre 17.8 °C y 18.5 °C. Desde inicios del Oligoceno hasta el Mioceno inferior (23-39 Ma.) se observa una tendencia de descenso de las temperaturas, culminando con valores mínimos entre 16.2° y 16.9 °C en las tafofloras mixtas con *Nothofagus* de Cerro Las Aguilas y Navidad-Goterones, con valores cerca de 3 °C inferiores a los registrados en el Eoceno superior. Finalmente, a partir del Mioceno inferior hasta el Mioceno superior (23 y 10 Ma.) se registra un muy notable aumento de la TMA, en la localidad de Navidad-Boca Pupuya, con temperaturas entre 25.4° y 25.7 °C, los máximos obtenidos para las floras mixtas del todo el Terciario. La diferencia de temperatura entre los dos miembros de la formación Navidad, Goterones y Boca Pupuya es de casi 9° C., mayor que la diferencia máxima de 7 °C documentada para la última glaciación en Chile, entre el último máximo glacial a los 14.600 C¹⁴ A.P. y el Holoceno en que vivimos (Denton et al. 1999, Heusser et al. 1999, Moreno et al. 1999).

Los resultados obtenidos con el modelo multivariado (Fig. 3.4) muestran las mismas tendencias obtenidas por el modelo univariado, aunque con valores de temperatura algo más bajos. Así, las tres floras Mixtas sin *Nothofagus* del Eoceno temprano y una flora mixta con *Nothofagus* del Eoceno medio, exhiben valores que fluctúan entre 17.3° y 18.4 °C. Desde finales del Eoceno hasta el Mioceno inferior, las tafofloras de Ñirihuau, Cerro Las Aguilas y Navidad-Goterones, todas ellas floras mixtas con *Nothofagus*, muestran un sostenido descenso de las temperaturas que culminan con

valores mínimos de 15.7 °C de Navidad-Goterones, es decir alrededor de 2.4 °C más baja que las del Eoceno medio.

Entre 23 a 10 Ma., durante el Mioceno inferior a superior, la taoflora de Navidad-Boca Pupuya, muestra un sustancial aumento de las temperaturas, culminando con 21.5 °C, es decir, cerca de 6° C más altas que las observadas en el Mioceno inferior. Estos elevados valores de temperatura no tienen correspondencia con los encontrados en ninguna de las floras mixtas terciarias anteriores y son equivalentes a los niveles asociados a la Paleoflora Neotropical del Paleoceno (Capítulo 2, esta Tesis).

Temperatura media del mes más frío

Las estimaciones de la temperatura media del mes más frío (TMF), utilizando el modelo multivariado (Tabla 3.3), exhiben un índice de determinación de 0.8 y errores estandar de 3.6° (CLAMP3B) y 3.8 °C (CLAMP3B + BOLIVIA). En la figura 3.5 se muestran los resultados obtenidos para ambas bases de datos ya que, a pesar de las tendencias equivalentes, difieren los valores estimados. En la figura 3.5 se muestra que las 5 localidades del Eoceno con floras de mezcla muestran estimaciones de TMF de 8.9° y 10.8 °C para CLAMP3B) y 10.1° y 11.8 °C, para el modelo CLAMP3B+BOLIVIA. Durante el Oligoceno superior y Mioceno inferior, las temperaturas asociadas a las floras mixtas con *Nothofagus* experimentan un descenso notable, con valores mínimos que oscilan entre 6.7° C y 8.5 °C. Durante el Mioceno inferior y superior se observa un nuevo y significativo aumento de las temperaturas, culminando con valores de hasta 15.0° (CLAMP3B) y 15.9 °C (CLAMP3B+BOLIVIA), en la localidad de Navidad-Boca Pupuya.

Temperatura media del mes más cálido

La estimación de la temperatura media del mes más cálido (TMC) se obtuvo, utilizando el modelo multivariado. Los valores del índice de determinación obtenidos oscilan entre 0.7 y 0.5, de acuerdo a las bases de datos CLAMP3B y CLAMP3B+BOLIVIA, respectivamente. Los errores estandar respectivos son de 2.8° y 3.3 °C (Tabla 3.3).

En contraste con los resultados de las temperaturas mínimas, las temperaturas medias del mes más cálido no muestran, en general, grandes diferencias entre las distintas floras mixtas consideradas (Fig. 3.6 A y B). Una excepción sería el descenso de temperaturas observados en el registro Cerro Las Aguilas, del Oligoceno superior, con temperaturas estimadas en 23.5 °C, valores que contrastan con máximos de alrededor de 26.7 °C y 26.9 °C en las localidades de Navidad-Boca Pupuya del Mioceno superior y Río Turbio del Eoceno medio.

Oscilación térmica

En la figura 3.7 se grafican en forma conjunta las temperaturas medias máximas, las temperaturas medias mínimas y las diferencias entre ambas, con el propósito de apreciar la variación de la amplitud térmica durante el tiempo de desarrollo de floras mixtas (base de datos CLAMP3B+BOLIVIA). Desde el Eoceno inferior hasta el Mioceno inferior se observa que la oscilación térmica anual no experimenta grandes variaciones. Sin embargo, la localidad de Navidad – Boca Pupuya del Mioceno superior, registra una abrupta disminución de la oscilación térmica. En forma más leve, este mismo comportamiento también lo muestra la Tafoflora de Pichileufu del Eoceno inferior. En ambos casos, esta disminución entre las temperaturas extremas anuales,

estaría determinada por los incrementos que experimentan las temperaturas mínimas en ambos registros, en comparación con las restantes floras Terciarias analizadas. Se puede concluir así, que los óptimos térmicos del límite Paleoceno/Eoceno y del Mioceno medio, afectaron principalmente las temperaturas mínimas, disminuyendo el contraste térmico y aumentando así la ecuabilidad térmica.

ESTIMACIONES DE LAS PRECIPITACIONES DE LA PALEOFLORA MIXTA DEL TERCIARIO

Precipitaciones medias anuales

La precipitación media anual (PMA) fue calculada sobre la base de regresiones simples, utilizando la base de datos CLAMP3 con todas sus variantes, además de la base de datos WILF. Los resultados de las cuatro base de datos CLAMP3 utilizadas, no muestran diferencias significativas entre sí (Tabla 3.2), obteniéndose índices de determinación de 0.6 y errores estandar de Ln 0.5 cm para todas ellas. Utilizando la base de datos de WILF se obtuvo un índice de determinación de 0.8 y un error estandar de Ln 0.4 cm (Tabla 3.2). Los valores obtenidos con WILF son mas bajos que los obtenidos con CLAMP, aunque las variaciones observadas exhiben las mismas tendencias. En la Fig. 3.8 se muestran las estimaciones de precipitaciones obtenidas con la base de datos WILF y en la Fig. 3. 9 con la base de datos CLAMP3A+BOLIVIA.

Las figuras 3.8 y 3.9 muestran una tendencia hacia la disminución de las precipitaciones anuales a lo largo del Terciario, con máximos observables a inicios del Eoceno, de 168.3 cm y 198.4 cm (CLAMP3A+BOLIVIA) y de 115.1 cm y 120.2 cm (WILF), correspondientes a dos localidades con floras de mezcla sin *Nothofagus*,

Pichileufú y Laguna del Hunco, respectivamente. En contraste, la localidad de Quinamávida del mismo período presenta valores más bajos, en ambos modelos.

Durante el Eoceno medio, Oligoceno y Mioceno inferior, las precipitaciones exhiben una tendencia de fuerte descenso, alcanzando valores entre 84.5 cm y 153.2 cm y 72.6 cm (CLAMP3A+BOLIVIA) y entre 52.2 cm, 90.3 cm y 45.5 cm (WILF), en las tres localidades de floras Mixtas con *Nothofagus* analizadas. La tendencia de disminución de las lluvias se revierte en el miembro Boca Pupuya, del registro de Navidad, el cual muestra montos de precipitación de 90.7 cm (CLAMP3A+BOLIVIA) y de 83.2 cm (WILF). Así, los montos obtenidos son cercanamente equivalentes a los obtenidos para las flora mixta del Eoceno medio.

Precipitación media de la estación de crecimiento

La estimación de la precipitación media durante la estación de crecimiento (PMC) se realizó sobre la base del modelo multivariado (Tabla 3.3). Los resultados obtenidos con CLAMP3B muestran un valor del índice de determinación de 0.7, mientras que con CLAMP3B+BOLIVIA de 0.8. Los errores estandar son de 47.4 cm y 42.4 cm, respectivamente (Tabla 3.3). De estos resultados se desprende que la adición de los datos de Bolivia al modelo CLAMP3B otorgaría mayor precisión a la estimación de las precipitaciones (Tabla 3.3). En la figura 3.10 A y B se muestran los resultados obtenidos con ambas bases de datos, observándose tendencia equivalentes.

Las estimaciones de la precipitación media durante la estación de crecimiento (PMC, figuras 3.10 A y B), registran muestra una tendencia de descenso a lo largo del Terciario, similares a las observadas en la PMA (Figura 3.8 y 3.9). Así, dos floras de mezcla sin *Nothofagus* del Eoceno temprano registran valores que oscilan entre 226.3

cm y 272.2 cm (CLAMP3B) y entre 175.2 cm y 237.7 cm (CLAMP3B+BOLIVIA). Nuevamente, la flora de Quinamávida presenta valores anómalamente bajos, entre 122.8 cm (CLAMP3B) y 118.3 cm (CLAMP3B+Bolivia). La flora de mezcla con *Nothofagus* de Río Turbio, del Eoceno medio, muestra valores superiores a los registrados para el Eoceno temprano: 335.9 cm (usando CLAMP3B) y 267.8 cm (CLAMP3B+BOLIVIA).

Desde el Eoceno medio hasta el Oligoceno se observa una muy fuerte tendencia de disminución de las precipitaciones, con valores que oscilan entre 105.6 cm y 167.9 cm (CLAMP3B), y entre 70.3 cm y 119.4 cm (CLAMP3B+BOLIVIA), en las floras Mixtas con *Nothofagus* de Ñirihuau y Cerro Las Águilas, observándose los valores mínimos en esta localidad.

A partir del Mioceno inferior (registro de Navidad, miembro Goterones-Matanzas), se evidencia nuevamente una tendencia hacia el aumento de las precipitaciones, la cual culmina en la localidad de Navidad miembro Boca Pupuya, con valores máximo de entre 166.1 cm (CLAMP3B) y 135.1 cm (CLAMP3B+BOLIVIA). Estos montos de precipitación son similares a los registrados en la tafoflora de Ñirihuau, del Eoceno medio a superior, y alrededor de la mitad de lo registrado para las floras mixtas de comienzo del Eoceno.

Precipitación media de la estación seca

La estimación de la precipitación de los tres meses consecutivos más secos (PMS) se estimó también sobre la base del modelo multivariado, utilizando la base de datos CLAMP3B y CLAMP3B+BOLIVIA. Los resultados obtenidos con ambas bases de datos son similares, con un valor de 0.6 para el índice de determinación, y errores

estandar de 16.1 cm y 15.3 cm, respectivamente (Tabla 3.3). De estos resultados se desprende que la adición de los datos de Bolivia al modelo CLAMP3B estimaría una precisión equivalente a la obtenida usando el modelo sin adición de nuevos datos.

En la figura 3.11 A y B se muestran los resultados obtenidos con ambas bases de datos, observándose tendencia equivalentes. Nuevamente los valores máximos se obtuvieron para las tafofloras de mezcla sin *Nothofagus* de Pichileufu y Laguna del Hunco, del Eoceno inferior, y para la flora de mezcla con *Nothofagus* de Río Turbio, del Eoceno medio. Los valores máximos obtenidos oscilan entre 35.5 cm y 53.2 cm (CLAMP3B) y entre 35.3 cm y 56.7 cm (CLAMP3B+BOLIVIA). La tafoflora de Quinamávida muestra nuevamente valores inferiores a los obtenidos para las floras coetáneas, entre 18.1 cm (CLAMP3B) y 17.5 cm (CLAMP3B+BOLIVIA). A partir del Eoceno medio se observa una abrupta tendencia de disminución de la precipitación que culmina en la tafoflora Mixta con *Nothofagus* de Ñirihuau, con valores de 24.5 cm y 24.3 cm según la base de datos CLAMP3B y CLAMP3b+BOLIVIA respectivamente. Durante el Oligoceno la tendencia de descenso de las precipitaciones es algo más suave, culminando en Cerro Las Aguilas, del Oligoceno superior con valores de 15.5 cm (CLAMP3B) y 14.4 cm (CLAMP3B+BOLIVIA). Durante el Mioceno se observa una leve tendencia hacia el aumento de las precipitaciones en los dos miembros de las tafofloras de Navidad, con valores que oscilan entre 18.0 y 21.3 cm, de acuerdo a los dos modelos usados.

Estacionalidad de las precipitaciones

En la figura 3.12 se muestran las precipitaciones de los tres meses más húmedos versus los tres meses más secos de las Tafofloras Mixtas analizadas, destacándose las

diferencias entre ambos períodos. En la misma figura 3.12 se muestra algunos climas actuales del sur de Sudamérica, destacando los mismos períodos y las diferencias. Como ya se había demostrado antes, para el Eoceno inferior a medio se obtuvieron los más altos valores de precipitaciones, tanto para la estación más húmeda como para la estación más seca. Las estaciones de Valdivia, en la zona templada-lluviosa de la costa chilena y la estación de Rurrenabeque, en los Andes orientales de Bolivia (López & Aceituno 1998), muestran montos equivalentes de precipitaciones a los observados en estas dos taofloras, aunque las diferencias estacionales de las lluvias son más marcadas en las localidades actuales, principalmente por la mayor tendencia a la sequía de verano. Las floras mixtas del Oligoceno y Mioceno exhiben montos de precipitaciones sustancialmente menores, aunque el contraste estacional se mantiene sin gran variación. Entre los análogos actuales examinados, la estación de Temuco, en la interfase entre los climas mediterráneo y templado de Chile, es la que exhibe un compartimiento hídrico más parecido a las floras fósiles.

ANÁLISIS FISIONÓMICO DEL GÉNERO *NOTHOFAGUS*.

La figura 3.13 muestra el resultado del análisis de correspondencia realizado sobre las características foliares de los taxa de *Nothofagus* fósiles y actuales. Los dos primeros ejes de correspondencia explican alrededor de un 30% de la varianza total. En general, los taxa actuales de *Nothofagus* exhiben una posición más restringida en el diagrama, en torno a los valores cero de ambos ejes, denotando así mayores restricciones de sus rangos ambientales, en comparación con los taxa fósiles los cuales se disponen en un ámbito mayor en el diagrama. *Nothofagus pumilio* actual, una especie templado fría

del límite arbóreo de los bosques chilenos, tiende a agruparse con algunos de los *Nothofagus* fósiles de las floras mixtas con *Nothofagus* del Eoceno medio a Oligoceno superior. De acuerdo a este comportamiento, el extremo izquierdo del eje 1 podría estar asociado a temperaturas más frías, en contraste con el extremo derecho del eje 1, cálido en el cual se disponen varias taxa de *Nothofagus* fósiles de floras procedentes del Eoceno inferior a medio, sin análogos actuales. El eje 2 podría estar asociado a la humedad, como se desprende de la disposición de las especies actuales a lo largo de él, con la especie más austral e higrófila cercana a 0, *N. betulooides*, y las especies menos higrófilas dispuestas hacia el extremo inferior, como *N. glauca*, *N. leonii* y *N. Alessandrii* de Chile central. De manera análoga a lo observado en el eje de temperaturas, varias especies de *Nothofagus* del Eoceno medio a superior se disponen en el extremo superior húmedo del eje 2, sin análogos actuales.

Considerando la posición de los taxa de *Nothofagus* actuales y fósiles en los primeros cuatro ejes de correspondencia de la Fig. 3.13 (53.2% de la varianza total), se construyó un dendrograma sobre la base de un análisis de conglomerados (Fig. 3.14). En concordancia con lo discutido para el diagrama de correspondencia, en el dendrograma de la figura 3.14 se observa que alrededor del 59% de los taxa fósiles presentan distancias euclídeas mayores a la distancia crítica esperada por el azar (0.7), más allá del rango de los clados que agrupan significativamente a todas las especies actuales (0.2-0.7). Nuevamente *N. pumilio* muestra un comportamiento anómalo, agrupándose en un clado que integra las floras mixtas con *Nothofagus*, más frías, del Eoceno superior y Oligoceno.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

De acuerdo a Axelrod y colaboradores (1991), la estabilidad térmica habría sido una de las causales de la gran extensión temporal y espacial de las floras mixtas durante el Terciario del sur de Sudamérica. Como se dijo antes, de acuerdo a Romero (1978), estas floras mixtas se caracterizarían por la integración de taxa de requerimientos cálidos y taxa de requerimientos fríos. Estos taxa tendrían tolerancias climáticas distintas a sus parientes actuales. Los resultados del análisis fisionómico – foliar de 8 tafofloras mixtas, y su correlación con distintas variables de temperaturas, concuerdan con el concepto de estabilidad térmica de Axelrod et al (1991). En efecto, durante el desarrollo de las floras mixtas (Eoceno inferior hasta Mioceno) las temperaturas medias anuales son relativamente homogéneas y, aunque muestran una leve tendencia hacia el descenso, las diferencias entre los valores del Eoceno versus el Mioceno inferior no sobrepasan los 1.2° a 2.4 °C, de acuerdo al análisis multivariado, y de 1° a 3.4 °C , de acuerdo al análisis univariado. Los promedios anuales exhiben valores moderados, con un rango entre 15° y 20 °C. Por otra parte, el análisis de las temperaturas extremas muestra valores de temperaturas medias del mes más calido prácticamente iguales para todas las floras mixtas estudiadas. Del mismo modo, las temperaturas medias del mes más frío son equivalente, tanto para las floras mixtas sin *Nothofagus* del comienzos del Eoceno como para las floras mixtas con *Nothofagus* del Oligoceno superior - Mioceno inferior. Una consecuencia de la estabilidad de las temperaturas medias y de las temperaturas extremas es la escasa variación que muestran los valores de la oscilación térmica a lo largo del lapso.

Un comportamiento térmico distinto se observa durante el Mioceno medio a superior, en el registro de Navidad- Boca Pupuya, con valores de temperatura media anual que sobrepasan los 20 °C , tanto de acuerdo a los modelos univariado como multivariado. Estos valores sobrepasan en 6° a 9 °C a los obtenidos en las floras Navidad-Goterones del Mioceno inferior y son también superiores a los obtenidos para las floras mixtas de los periodos anteriores. Valores equivalentes solamente lo muestran las Paleofloras Neotropicales del Paleoceno (Capítulo 2, esta tesis). Las temperaturas extremas de estas floras también exhiben ascensos sustanciales, especialmente de las temperaturas de invierno. Un resultado de este último factor es que el contraste térmico anual es también menor en Boca Pupuya que el observado en las restantes floras mixtas del Terciario, como se desprende de la notable disminución del índice de oscilación térmica. Una consecuencia del aumento más notorio de las temperaturas de invierno, en lo que respecta a estabilidad térmica sería que esta flora se puede considerar aún más ecuable que las restantes floras mixtas, de acuerdo al concepto de Axelrod.

Sin embargo, pese a la mostrada homogeneidad térmica obtenida para las floras mixtas del Terciario de Sudamérica, no es posible discriminar con los resultados de temperaturas la evidente diferencia florística que muestran estas floras a lo largo del tiempo, es decir, la sucesión de Paleofloras Mixtas sin *Nothofagus* y con *Nothofagus* durante el Eoceno y dominadas por *Nothofagus*, en el Oligoceno superior y Mioceno inferior. Tampoco es posible establecer diferencias entre las temperaturas asociadas a las floras mixtas con la Paleoflora Neotropical del Paleoceno ni con la Paleoflora Subtropical del Mioceno medio (Capítulo 2, esta tesis). Esto porque, para todas las floras del Terciario, se han obtenido valores de ecuabilidad térmica que oscilan entre 50 y 60

(Fig. 3.15). De la misma forma, tampoco se pueden discriminar las diversas floras actuales de la costa pacífica chilena en un amplio rango geográfico, entre 30° y 55° S, ya que todas ellas también exhiben valores de ecuabilidad superiores a 60, como ya se mostró en la introducción al problema (Fig. 3.1). De acuerdo a estos resultados se refutaría la hipótesis de ecuabilidad térmica para explicar la presencia de floras mixtas a lo largo de un gran lapso temporal del Terciario.

La segunda hipótesis propuesta en este trabajo consideraba la homogeneidad térmica asociada a una similar homogeneidad pluviométrica, como la combinación de factores climáticos que explicarían la existencia de floras mixtas durante el Terciario. Contrariamente a lo esperado, en todas las estimaciones de precipitaciones obtenidas por el análisis fisionómico foliar de las floras mixtas se observa un sostenido y apreciable descenso de los precipitaciones a lo largo del Terciario. En efecto, los elevados valores que exhiben las flora mixtas sin *Nothofagus* del Eoceno inferior, descienden hasta valores notoriamente mas bajos en las floras mixtas con *Nothofagus* del Oligoceno superior y Mioceno temprano. Así, se obtuvo un descenso de hasta un 40% , para las precipitaciones medias anuales; de hasta un 36% para las precipitaciones de la estación de crecimiento; y de hasta un 30%, para las precipitaciones de los tres meses más secos. En lo que respecta al contraste estacional de las lluvias, no se observa una gran variación entre la estación húmeda y la estación seca a lo largo del tiempo de desarrollo de las floras mixtas analizadas. Este resultado es una consecuencia de la disminución equivalente que se observa entre los regimenes de precipitaciones de invierno y de verano en todas las floras.

De manera similar a las temperaturas, la tendencia de descenso de las lluvias se revierte en el Mioceno medio a superior, en la Tafoflora Mixta de Navidad - Boca Pupuya, la cual muestra valores de precipitaciones medias y de precipitaciones de la estación de crecimiento que son equivalentes a los observados en el Eoceno superior, en la Tafoflora Mixta con *Nothofagus* de Ñirihuau. En contraste, la precipitación de los tres meses secos experimenta un leve aumento en Boca Pupuya, sin alcanzar los montos observados en el Eoceno superior. Una resultante de la interacción de ambos factores sería que en Boca Pupuya, los valores de estacionalidad de las lluvias son más marcados, debido al aumento de la precipitación de los meses húmedos sin el correspondiente aumento de la precipitación de verano. Esto parece ser un efecto de la creciente sombra de lluvia que ejercía la Cordillera de Los Andes durante el Mioceno. Reconstrucciones recientes del levantamiento andino indican alturas ya equivalentes a la mitad de las actuales durante el Mioceno superior (Gregory-Wodzicki 2000a).

Así, los resultados discutidos tampoco apoyarían una hipótesis combinada de estabilidad térmica asociada a estabilidad hídrica para explicar el desarrollo de floras mixtas durante el Terciario del sur de Sudamérica. Se concluye entonces que el clima asociado a las floras mixtas no tendría análogos actuales.

Frente al enigma de las floras mixtas, quizás la debilidad de todos los planteamientos explicativos acerca de su existencia residan en la visión actualística con que se ha enfocado el problema. Para subsanar esta limitación, debería considerarse en las explicaciones la singularidad del ambiente Terciario, sin análogos en la actualidad. En efecto, un sur de Sudamérica sin una cadena montañosa ejerciendo sombra de lluvias a los dos grandes sistemas climáticos que dominan actualmente el continente, los vientos

del oeste y del este, debería tener una impronta significativa en el régimen climático. Un escenario tal sería particularmente relevante para entender la historia vegetacional de gran parte del sur de Sudamérica, específicamente de la franja subtropical, con una extensión geográfica que va actualmente desde los 30° S hasta aproximadamente los 40° S, y que en el pasado se extendió aún más en el sur. El clima actual correspondiente a esta franja está marcado por un fuerte contraste este-oeste, debido al efecto orográfico de los Andes. En la costa pacífica de esta franja el efecto de sombra de lluvia determina un nulo ingreso de lluvias procedentes de Amazonas y el régimen hídrico queda así determinado por la influencia invernal del cinturón de los oeste. Dada la presencia del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur que determina estabilidad climática estival en esta franja, los frentes provenientes del oeste solamente ingresan en la temporada invernal, cuando el Anticiclón se desplaza hacia el norte en su ciclo anual, conformándose así el clima mediterránea de Chile central sur (Aceituno 1988, Lenters & Cook 1995, Miller 1976, Van Husen 1967). Además, las lluvias de los oeste exhiben un marcado gradiente de disminución latitudinal de las lluvias, con montos que van desde 200 a 600 mm, en el borde sur de la zona mediterránea (clima mediterráneo hiperhúmedo) hasta 100 mm en el borde norte, en donde aún las lluvias de invierno son episódicas y caen durante pequeños lapsos (Van Husen 1967). En contraste, al este de los Andes la franja subtropical está regida exclusivamente por las lluvias del régimen de los este, con precipitaciones de verano, las cuales exhiben un marcado e inverso gradiente latitudinal, con disminución de las lluvias desde el noreste al suroeste (Lenters & Cook 1995, Schwerdtfeger 1976).

Este escenario climático actual sería distinto al imperante durante gran parte del Terciario, cuando no existían montañas lo suficientemente altas para ejercer efectos tan importantes en los sistemas climáticos. Como se dijo antes, solamente a partir del Mioceno superior se pueden esperar algún efecto de sombra de lluvias, con cordilleras alrededor de la mitad de altas que las actuales (Gregory-Wodzicki 2000a). Luego, es posible postular que durante todo el Paleógeno y gran parte del Neógeno, al menos hasta el Mioceno medio, hubo posibilidades de ingreso de lluvias de los regimenes del este y de los oeste en la franja subtropical del continente. Por otra parte, la posición latitudinal de esta franja ha cambiado en el tiempo y, de acuerdo a las estimaciones (Troncoso et al. 2002; Capítulo 2, esta tesis) habría alcanzado al menos hasta 51° durante el óptimo térmico del Paleoceno/Eoceno, como lo demuestra la composición de la flora de Ligorio Márquez con gran cantidad de taxa de requerimientos cálidos. Considerando este escenario se puede suponer que la franja subtropical de Sudamérica ofrecía durante gran parte del Terciario condiciones de vida para el desarrollo de linajes tanto Neotropicales, adaptados a un régimen de lluvias de verano, como a linajes Australasianos o Austral-Antárticos con lluvias preponderantemente invernales. La coexistencia de ambos tipos de elementos solamente era posible gracias a las temperaturas sostenidamente altas durante un gran período de tiempo además de una disponibilidad hídrica apreciable, si se considera la sumatoria de las lluvias de dos estaciones del año. Simulaciones realizadas con condiciones límites tales como ausencia de cordilleras y un gradiente de temperaturas ecuador- polo diferente al actual, ambos factores importantes para la distribución de las precipitaciones en Sudamérica, muestran que las condiciones

propuestas fueron posibles a través del Terciario (Lenters & Cook 1995, Sewall et al. 2000, Sloan et al. 1999).

El caso más notable de adaptaciones frente a este tipo de clima serían las especies de *Nothofagus* registradas en las taofloras mixtas, las cuales exhiben un espacio climático mucho más amplio que las especies actuales, en lo que se refiere a sus requerimientos hídricos y de temperatura, como lo muestran nuestros resultados. Por otra parte, la presencia importante durante el Eoceno a Mioceno de familias como Lauráceas y Myrtáceas, de requerimientos húmedos cálidos, son coherentes con las condiciones climáticas aquí propuestas, las cuales también muestran una gran diversidad taxonómica (Hinojosa & Vilagrán 1997, Troncoso & Romero 1998). Así por ejemplo, en las floras fósiles del Eoceno-Eoceno medio, de Pichileufú y Río Turbio (Berry 1938; Hünicken 1967) entre el 15% y el 30% de las especies de angiospermas leñosas corresponden a estos taxa. Estos porcentajes se hacen más importantes en las floras del Mioceno de Chile central, Goterones y Boca Pupuya, donde el porcentaje supera el 48% (Troncoso 1991).

En la búsqueda de situaciones análogas a las estimadas para el clima Terciario, hemos situado las floras de los bosques actuales de la costa pacífica de Chile central-sur en un espacio acotado por los parámetros estimados como críticos para la existencia de floras mixtas, las temperaturas medias anuales y las precipitaciones de verano (Fig. 3.16). Las floras mixtas terciarias estudiadas se sitúan en un rango de temperaturas entre 15° y 20 °C y en un rango de precipitaciones de verano entre 200-500 mm. Estos rangos son los obtenidos con el análisis de fisionomía foliar. En la figura 3.16 se observa que los bosques templados lluviosos actuales, pese a que corresponden con los rangos de

lluvias de verano estimados para las floras mixtas, exhiben adaptación a temperaturas frías menores que las asociadas a las floras terciarias. De manera inversa, los bosques subtropicales esclerófilos de la región mediterránea de Chile exhiben rangos de temperaturas medias compatibles con los requerimientos de las floras mixtas, pero los montos de precipitaciones son insuficientes (< 100 mm) y las alejan del ámbito climático en que se sitúan éstas taofloras.

De las comparaciones climáticas del subtrópico actual de Sudamérica, dos regiones del cono sur de Sudamérica parecen corresponder al régimen hídrico imperante en el Terciario. En la figura 3.17 se muestra la distribución de lluvias de verano (Enero a Marzo) en el rango de 100 a 600 mm., la distribución de lluvias de invierno (Julio a Agosto) por sobre 600 mm., y las temperaturas medias anuales en el rango de 15° a 20° °C, de acuerdo a la base de datos publicadas por López & Aceituno (1998). Solamente las regiones de la vertiente oriental andinas de Bolivia y noroeste argentino y sur de Brasil exhiben la combinación favorable de los tres parámetros, en correspondencia con los valores estimados para las floras mixtas terciarias. En la costa chilena los factores limitantes serían las temperaturas anuales, por bajo 15° °C, en la zona templada y la sequía de verano en la región mediterránea. Por otra parte, gran parte de la región subtropical al este de los Andes muestra sequía durante el invierno.

De los resultados y de la discusión precedente se concluye que la existencia de las floras mixtas en el sur de Sudamérica durante gran parte del Terciario estuvo posibilitada por la combinación de temperaturas relativamente cálidas y humedad durante gran parte del año. Esta última condición fue posibilitada por la existencia de un clima subtropical con influencia de dos regimenes hídricos: vientos del este de fuente

amazónica y vientos del oeste de las latitudes templadas. Este escenario climático no tiene análogos actuales y fue posible porque los Andes aún no ejercían un severo efecto de sombra de lluvia en los sistemas climáticos que controlan las lluvias del Cono Sur de Sudamérica. Tal situación, como lo muestran nuestros resultados, permitió el desarrollo de una flora particular, la que incluía especies de *Nothofagus* con tolerancias ecológicas más amplias que sus congéneres actuales.

Tabla 3.1. Taflofloras Mixtas consideradas para el análisis fisionómico-climático (1= Literatura; 2 = Colección Lab. Ecología y Sistemática Vegetal, Universidad de Chile; 3= Colección Museo de Historia Natural, Santiago, Chile; 4.= Colección Museo Argentino de Historia Natural, Buenos Aires, Argentina. 5= Colección Lab. Paleobotánica Universidad de Buenos Aires, Argentina. 6= Colección Museo Paleontológico, Universidad de Concepción, Chile). Ennegrecido se destacan los autores que dan cuentan de las edades de las diferentes floras fósiles.

Taflora	Edad	Fechaos (millones de años)	Latitud (°S)	Carácter	N° Morfo-Taxa	Autores	Colecciones
Navidad- Boca Pupuya	Mioceno medio-superior	?	33°57'	Mixta/Nothofagus	27	Martínez-Pardo (1990); Troncoso (1991); Hinojosa & Villagrán (1997); Troncoso & Romero (1998)	3
Navidad-Golerones	Mioceno inferior	23 (Sr)	33°57'	Mixta/Nothofagus	28	Martínez-Pardo (1990); Troncoso (1991); Hinojosa & Villagrán (1997); Troncoso & Romero (1998); Gregory (com.pers)	3
Cerro Las Agullas	Oligoceno superior	26-23 (Ar/Ar)	33°19'	Mixta/Nothofagus	42	Hinojosa (1996); Hinojosa & Villagrán (1997); Selles & Hinojosa (1997); Hinojosa (Inédito)	2
Ririhuau	Eoceno sup / Oligoceno inf.	?	41°15'	Mixta/Nothofagus	33	Berry (1928); Firari (1931, 1940); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998)	1
Río Turbio	Eoceno medio	?	51°33'	Mixta/Nothofagus	72	Hünicken (1967); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998)	1
Laguna del Hunco	Eoceno inferior	52 (Ar/Ar)	42°27'	Mixta	30	Berry (1925); Romero (1978, 1986); Mazzoni et al. (1991); Troncoso & Romero (1998); Will et al. (2003)	1,4,5
Quinamávida	Eoceno inferior	?	35°7'	Mixta	29	Troncoso (1992); Troncoso & Romero (1998)	3
Pichileufu	Eoceno inferior	?	41°7'	Mixta	120	Berry (1938); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998)	1,5

Tabla 3.2. Modelo univariado utilizado para la obtención de estimaciones climáticas de las floras del Terciario del sur de Sudamérica. Las bases de datos CLAMP fueron cedidas por Jack Wolfe. La base de datos Wilf, se obtuvo de Wilf et al. (1998). Las floras actuales de Bolivia de Gregory-Wodzicki (2000b). r^2 = coeficiente de determinación y bases de datos utilizadas para cada ecuación. Todas las ecuaciones significativas con $p < 0.001$.

Modelo	Ecuación	R ²	Error Estandar	Base de datos
Univariado				
Temperatura Media Anual 1	$TMA=3.42+0.25*\%borde\ entero$	0.9	2.2°C	CLAMP3B (n=144)
Temperatura Media Anual 2	$MAT=3.23+0.25*\%borde\ entero$	0.9	2.2°C	CLAMP3B + BOLIVIA (n=156)
Precipitación Media Anual 1	$Ln(PMA1)=0.88+0.53*MLA$	0.8	Ln(0.4) cm	WILF n=73
Precipitación Media Anual 2	$Ln(PMA2)=1.31+0.54*MLnA$	0.6	Ln(0.5) cm	CLAMP3A (n=173).
Precipitación Media Anual 3	$Ln(PMA3)=1.37+0.53*MLnA$	0.6	Ln(0.5) cm	CLAMP3A+BOLIVIA (n=181)
Precipitación Media Anual 4	$Ln(PMA4)=1.51+0.51*MLnA$	0.6	Ln (0.5) cm	CLAMP3B (n=144)
Precipitación Media Anual 5	$Ln(PMA5)=1.56+0.51*MLnA$	0.6	Ln (0.5) cm	CLAMP3B+BOLIVIA (n=156)

Tabla 3.3. Modelo multivariado utilizados para la obtención de estimaciones climáticas de las floras del Terciario del sur de Sudamérica. Las bases de datos CLAMP fueron cedidas por Jack Wolfe. La base de datos Wilf, se obtuvo de Wilf et al. (1998). Las floras actuales de Bolivia de Gregory-Wodzicki (2000). r^2 = coeficiente de determinación y bases de datos utilizadas para cada ecuación. Todas las ecuaciones significativas con $p < 0.001$.

Multivariado	Ecuación	R^2	Error Estandar	
Temperatura Media Anual 1	$TMA1 = -10.6 + \exp(3.2 + (0.22 * vTMA))$	0.9	1.9°C	CLAMP3B (n=144)
Temperatura Media Anual 2	$TMA2 = -8.6 + \exp(3.1 + (0.24 * vTMA))$	0.9	2.1°C	CLAMP3B + BOLIVIA (n=156)
Temperatura Media Mes Cálido 1	$TMC1 = 24.1 + 4.2 * TMCv - 0.6 * vTMC^2$	0.7	2.8°C	CLAMP3B (n=144)
Temperatura Media Mes Cálido 2	$TMC2 = 23.8 + (3.5 * TMCv) - 0.5 * vTMC2^2$	0.5	3.3°C	CLAMP3B + BOLIVIA (n=156)
Temperatura Media Mes Frío 1	$TMF1 = -19.4 + \exp(3.1 + (0.3 * vTMF))$	0.8	3.6°C	CLAMP3B (n=144)
Temperatura Media Mes Frío 2	$TMF2 = -29.3 + \exp(3.6 + (0.2 * vTMF))$	0.8	3.8°C	CLAMP3B + BOLIVIA (n=156)
Precipitación Media Estación de Crecimiento 1	$PMC1 = 78.1 * \exp(0.52 * vPMEC)$	0.7	47.4 cm	CLAMP3B (n=144)
Precipitación Media Estación de Crecimiento 2	$PMC2 = 76.3 * \exp(0.54 * vPMEC)$	0.8	42.4 cm	CLAMP3B + BOLIVIA (n=156)
Precipitación 3 meses consecutivos secos 1	$PMS1 = 19.2 * \exp(0.7 * vPMS)$	0.6	16.1 cm	CLAMP3B (n=144)
Precipitación 3 meses consecutivos húmedos 2	$PMS2 = 17.8 * \exp(0.7 * vPMS2)$	0.6	15.3 cm	CLAMP3B + BOLIVIA (n=156)

Figura 3.1. Nomograma de ecuabilidad térmica según Axelrod (1992). Ecuabilidad térmica (M) fue calculada sobre la base de los registros metereológicos de estaciones costeras de Chile, entre 18 y 30°S. La oscilación térmica utilizada fue calculada como la diferencia entre el promedio anual de la temperatura más cálida menos el promedio anual de la temperatura más fría. $M = 30 - 109 * \text{Log}((14 - \text{TMA})^2 + (1.46 + 0.366 * \text{OT})^2)$. TMA= Temperatura media anual; OT= Oscilación térmica anual.

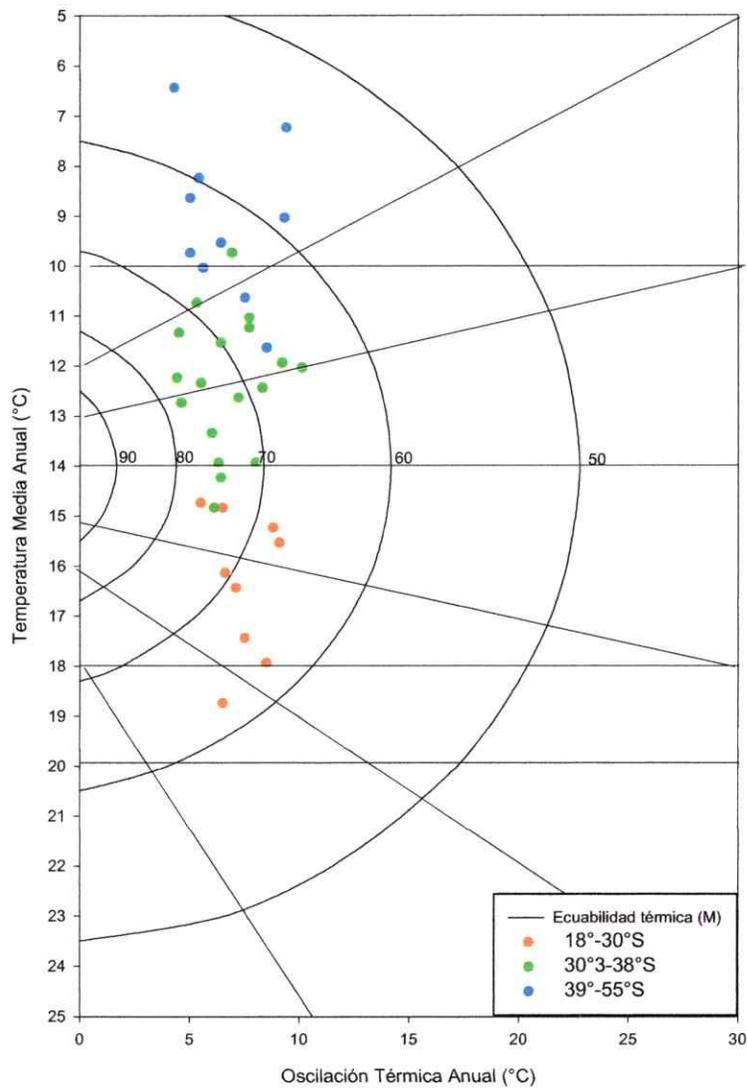


Figura 3.2. Análisis de correspondencia canónico de la distribución de los elementos fitogeográficos a lo largo del gradiente latitudinal de Chile (Hinojosa & Villagrán 1997). Los dos primeros ejes acumulan el 97.5 % de la varianza total. La temperatura media anual se correlaciona con el eje 1 en 88% (r canónico). La precipitación de los tres meses consecutivos más secos (precipitación de verano en el hemisferio sur) se correlaciona con el eje 2 en 54% (r canónico). La asociación entre elementos fitogeográficos y variables ambientales fue significativa con $p=0.001$, Prueba de Monte Carlo; $r=0.674$, $p<0.0001$, con un $\alpha 0.001$, Prueba de Mantel.

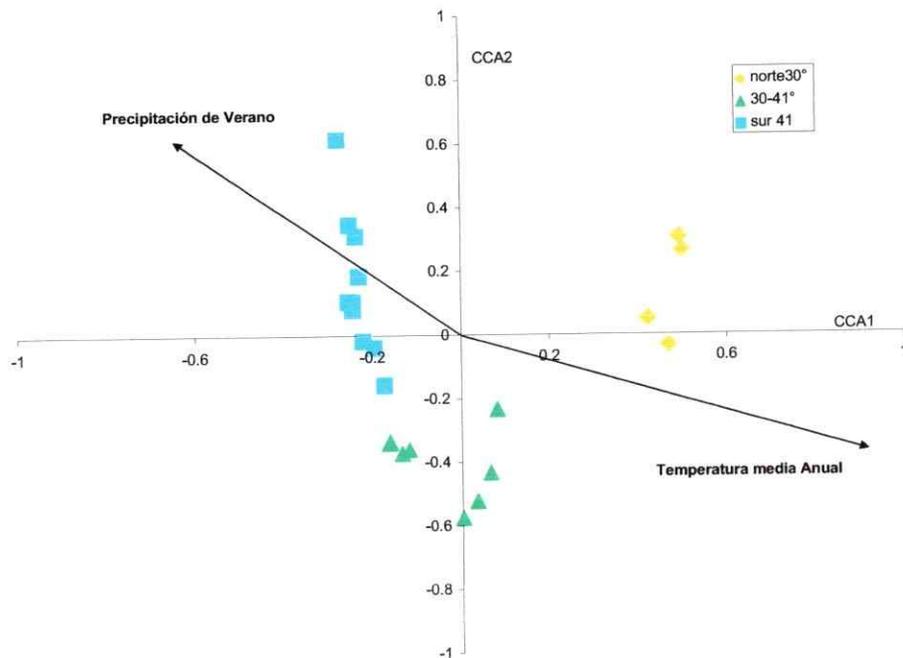


Figura 3.3. Estimación de la temperatura media anual para las taflofloras Mixtas, de acuerdo al modelo univariado y usando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Barras indican el intervalo de confianza al 95%.

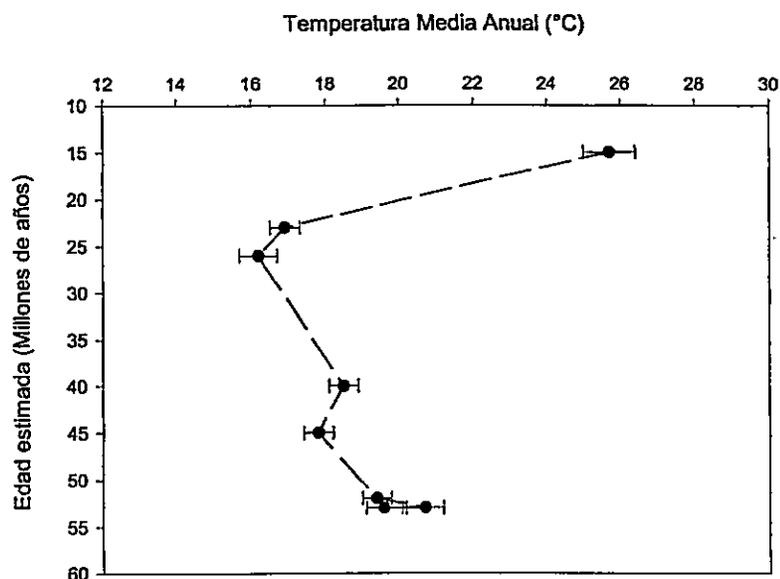


Figura 3.4. Estimación de la temperatura media anual para las taflofloras Mixtas, de acuerdo al modelo multivariado y usando la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA. Barras indican el intervalo de confianza al 95%.

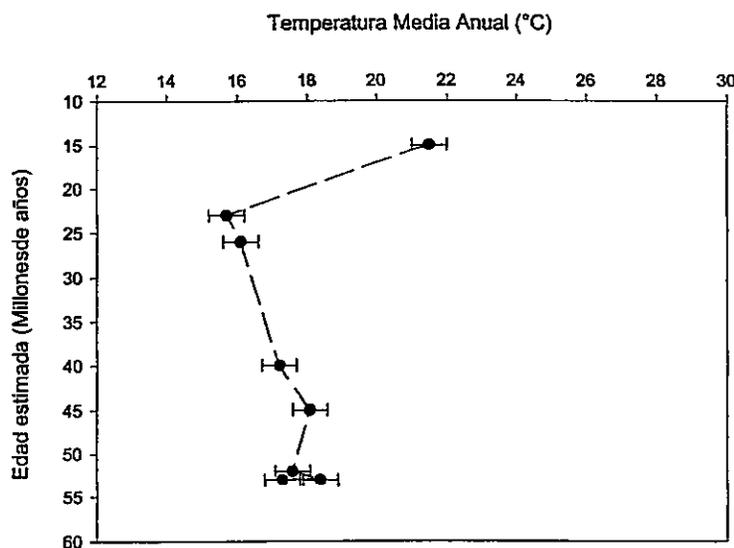


Figura 3.5. Temperaturas medias del mes más frío de las tafloras mixtas, usando la base de datos CLAMP3B (5 A) y CLAMP3B+BOLIVIA (5 B).

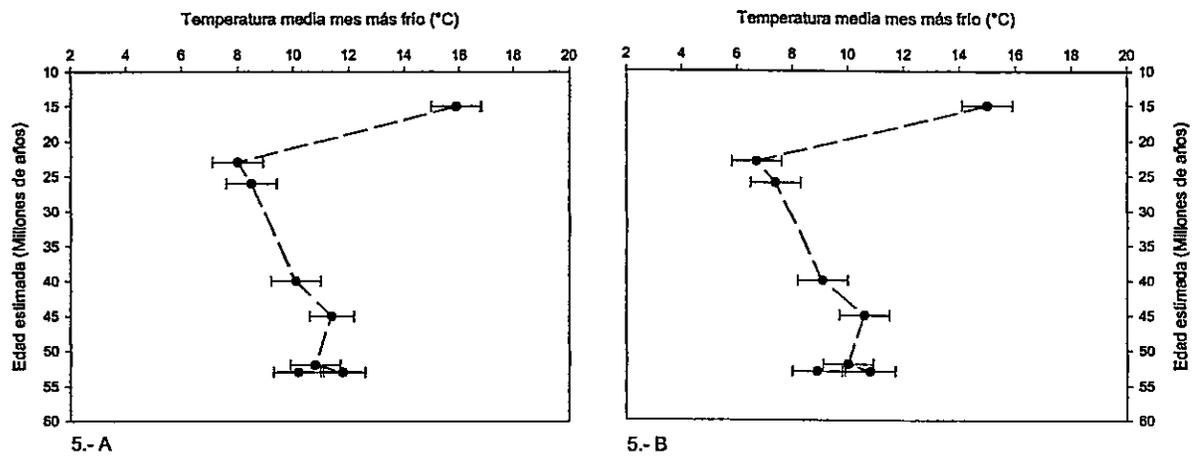


Figura 3.6. Temperaturas medias del mes más cálido de las tafloras mixtas, usando las bases de datos CLAMP3B (6 A) y CLAMP3B+BOLIVIA (6 B).

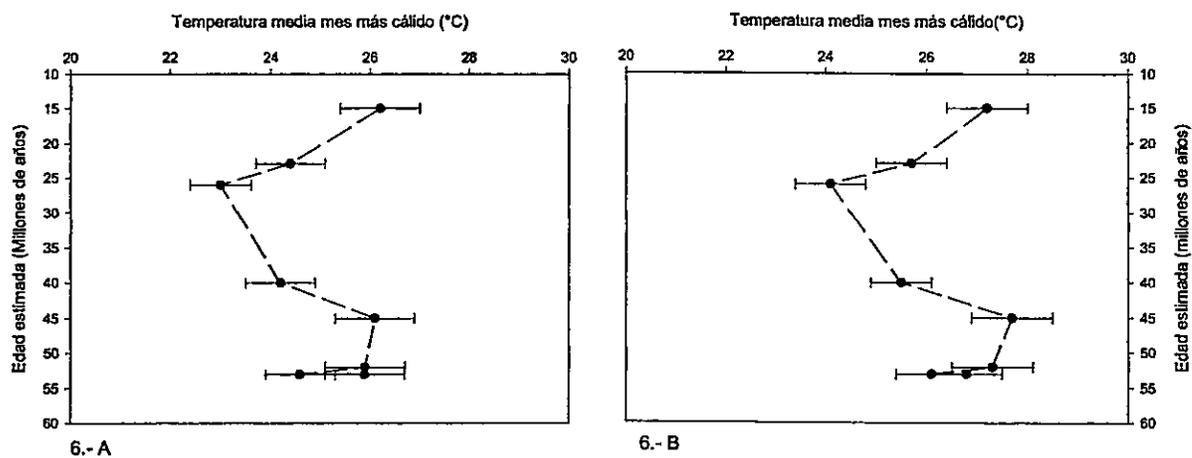


Figura 3.7. Temperaturas medias máximas (cuadrados negros), mínimas (círculos negros) y diferencia entre ambas (triángulos negros), sobre la base de datos CLAMP3B + BOLIVIA.

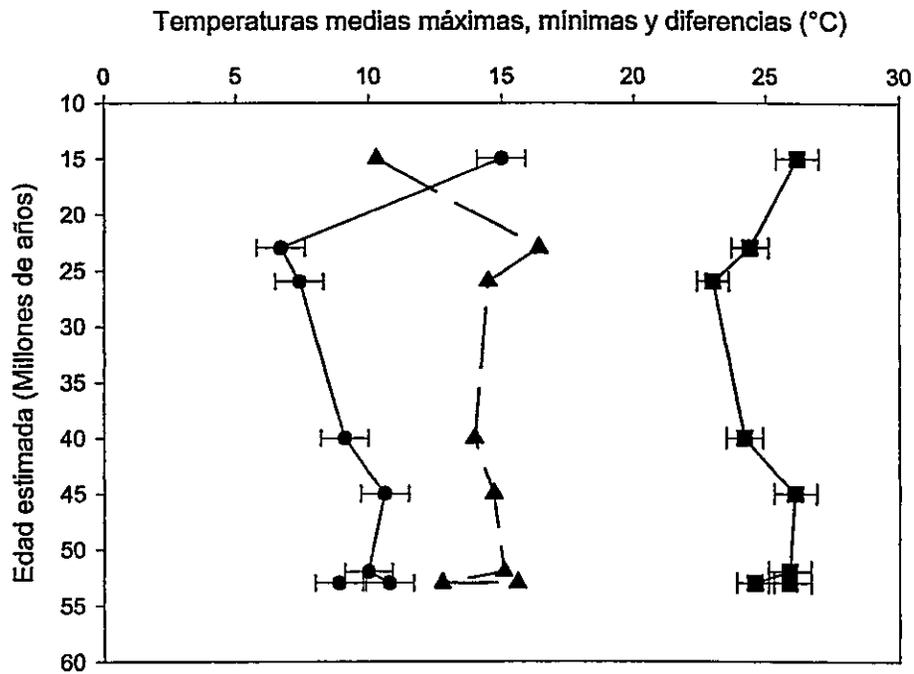


Figura 3.8. Precipitación media anual durante el desarrollo de Floras Mixtas del Terciario del sur de Sudamérica (base de datos WILF). Barras indican el intervalo confianza al 95%.

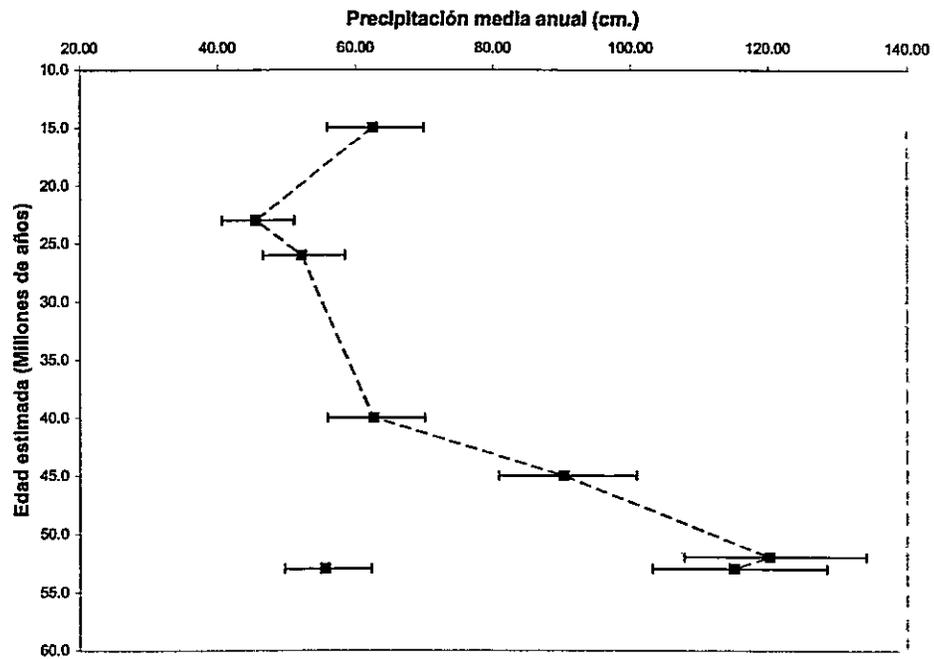


Figura 3.9. Precipitación media anual durante el desarrollo de Floras Mixtas del Terciario del sur de Sudamérica (base de datos CLAMP3A+BOLIVIA). Barras indican el intervalo confianza al 95%.

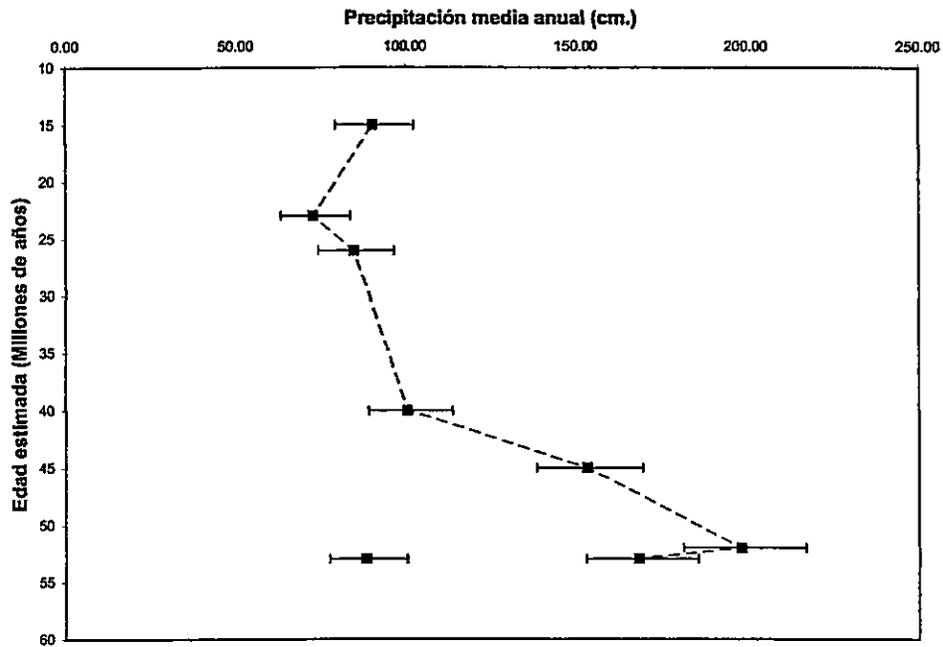


Figura 3.10 Precipitación media durante la estación de crecimiento, de las tafofloras mixtas terciarias. A.- CLAMP3B; B.- CLAMP3B+BOLIVIA. Barras indican el intervalo confianza al 95%.

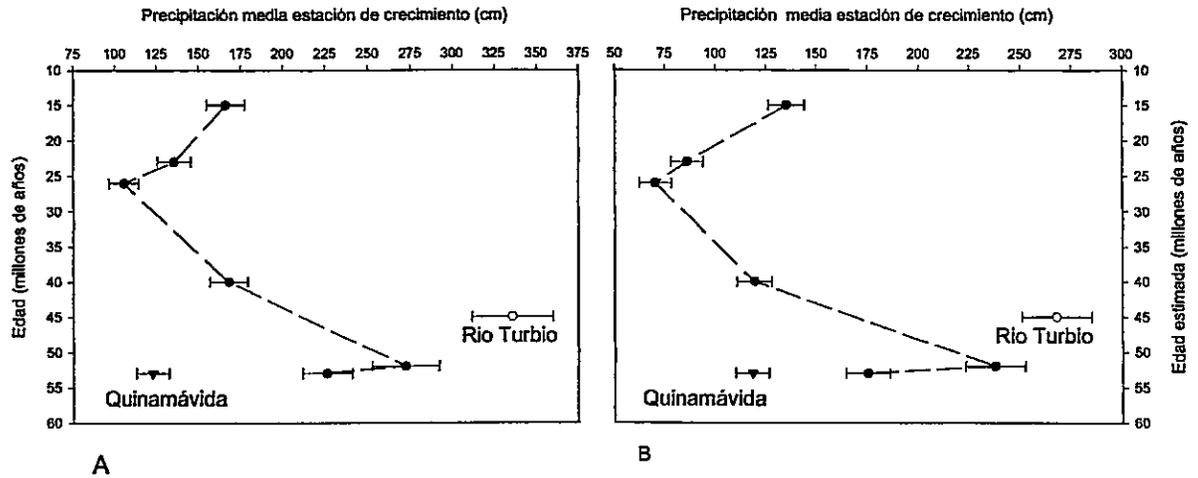


Figura 3.11 Precipitación de tres meses consecutivos más secos de tafofloras mixtas terciarias. A.- CLAMP3B; B.- CLAMP3B+BOLIVIA. Barras indican el intervalo confianza al 95%.

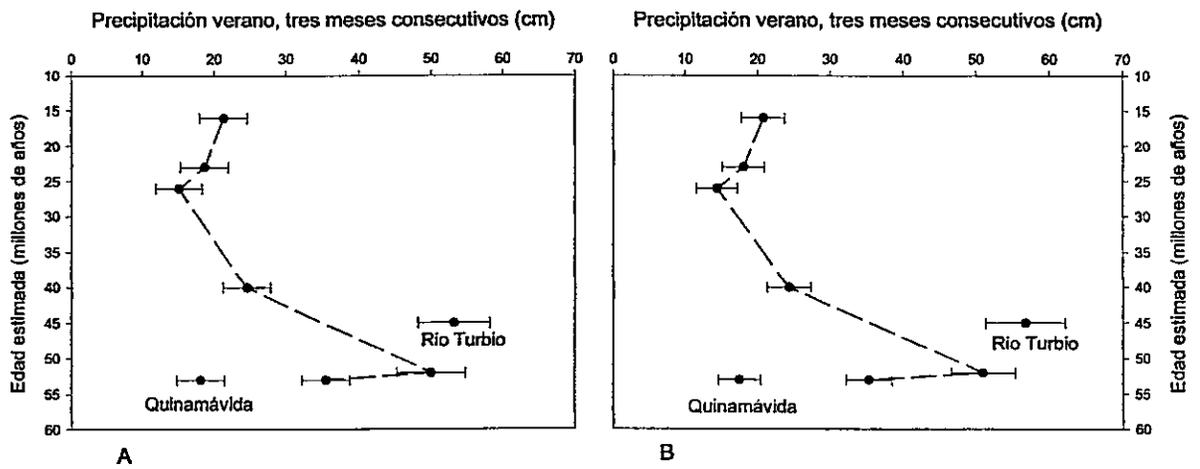


Figura 3.12. Precipitación de la estación húmeda versus la estación seca y diferencia entre ambas, para las floras mixtas terciarias (datos según CLAMP3B+BOLIVIA). En el lado derecho se muestra los montos de precipitación equivalentes para distintas estaciones de Sudamérica.

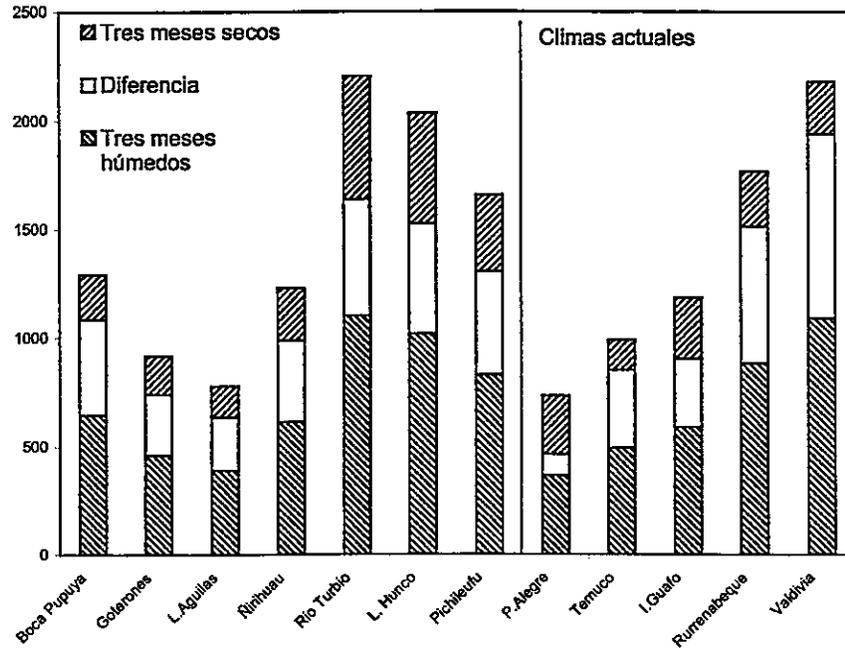


Figura 3.13. Análisis de correspondencia considerando las características fisionómica-foliaras de taxa actuales (cuadrados negros) y fósiles (símbolos de colores) del género *Nothofagus*. P= *N. pumilio*; B= *N. betuloides*; O= *N. obliqua*; A= *N. antarctica*; D= *N. dombeyi*; AL= *N. alpina*; G= *N. glauca*; ALE= *N. alessandrii*; L= *N. leonii*.

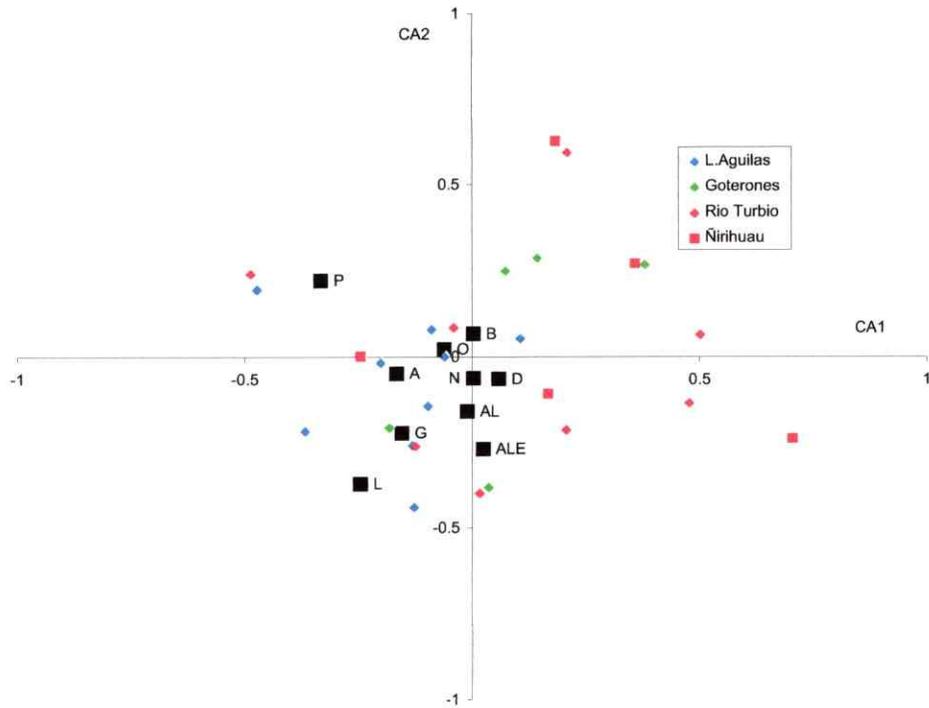


Figura 3.14. Dendrograma mostrando la distancia euclídeana sobre los taxa de *Nothofagus* actuales y fósiles. La línea punteada define el límite que separa los agrupamientos de taxa actuales (< 0.7) de los agrupamientos de taxa fósiles, presentes en las localidades con floras de mezcla del sur de Sudamérica. El límite de 0.7 fue obtenido a partir de una análisis de re-muestreo con reemplazo (Bootstrap).

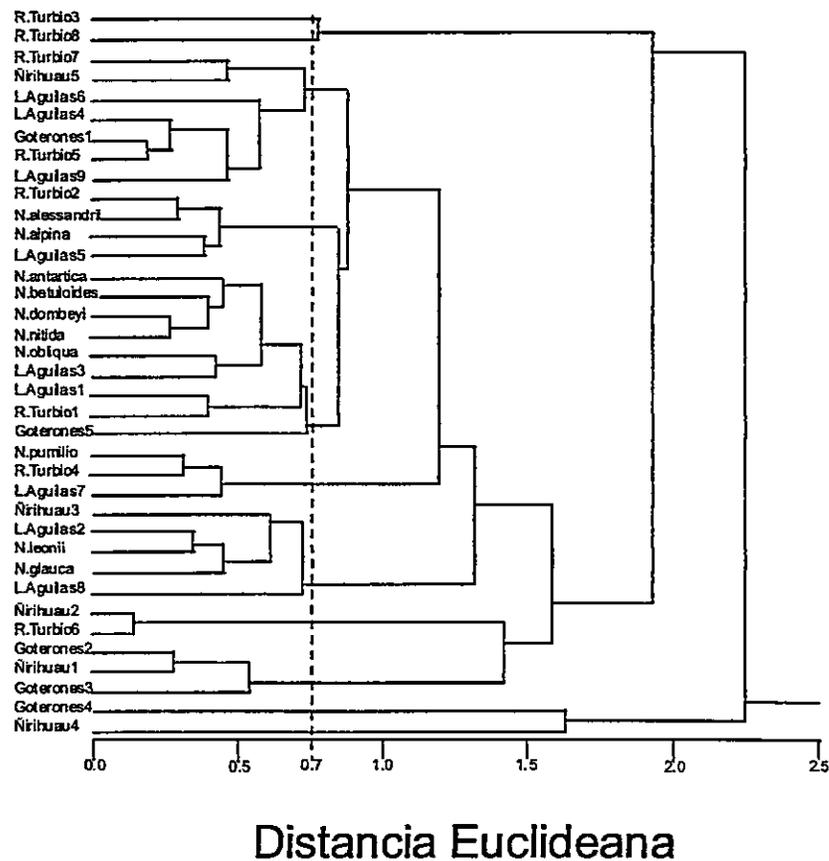


Figura 3.15. Nomograma de ecuabilidad térmica de acuerdo a Axelrod (1992). Con símbolos de colores las diferentes floras mixtas del Terciario de Sudamérica. Círculos blancos corresponde a floras Neotropicales, mientras que triángulos blancos a floras Subtropicales, y cuadrados blancos a Floras Antárticas, de acuerdo a Hinojosa & Villagrán (1997) y al Capítulo 2 (Esta tesis). Datos según CLAMP3B+BOLIVIA.

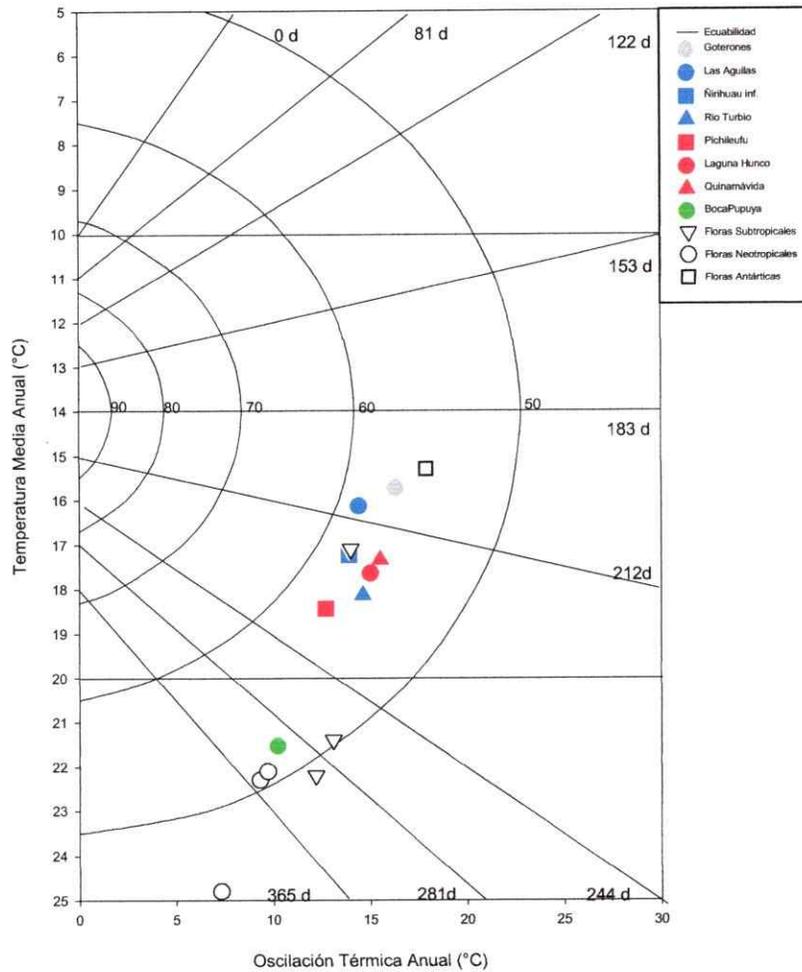


Figura 3.16 Relación entre la temperatura media anual y la precipitación de verano en el sur de Sudamérica, incluyendo datos climáticos de la costa chilena (círculos azules, 42-55°S; círculos verdes 30°-41°S), y las estimaciones basadas en las floras mixtas terciarias (1-8) (estimaciones basadas en CLAMP3B+BOLIVIA).

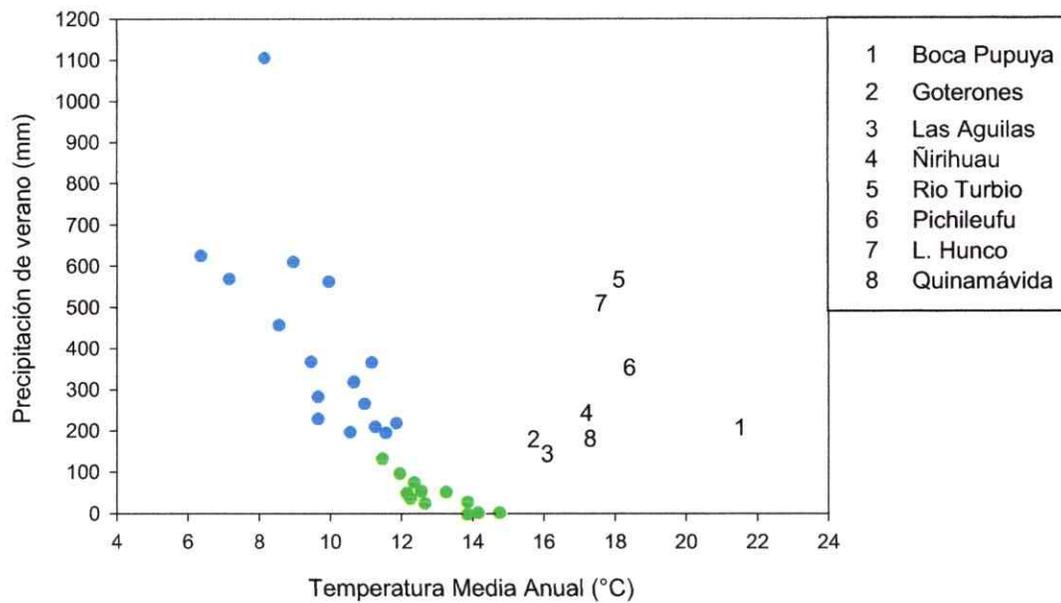
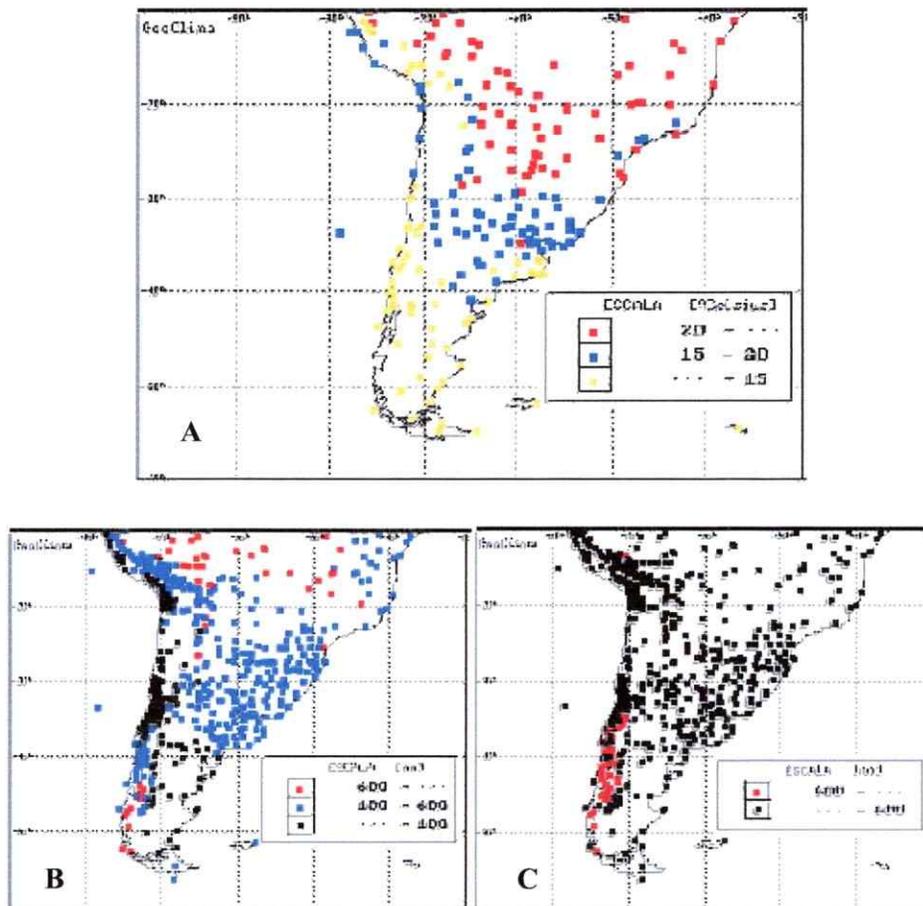


Figura 3.17. Distribución de las temperaturas medias anuales en el rango de 15° a 20°C (A); de las lluvias de verano (Enero a Marzo) en el rango de 100 a 600 mm. (B); y la distribución de lluvias de invierno (Julio a Agosto) por sobre 600 mm. (C), de acuerdo a la base de datos publicadas por López & Aceituno (1998).



LITERATURA CITADA

- ACEITUNO P (1988) On the functioning of the southern oscillation in the South American sector. Part I: surface climate. *Monthly Weather Review* 116:505-524.
- ARROYO MTK, LA CAVIERES, C MARTICORENA & M MUÑOZ-SCHICK (1995) Convergence in the Mediterranean floras in Central Chile and California: Insights from comparative biogeography. En ARROYO MTK P ZEDLER & M FOX (eds) *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystem in Chile, California and Australia*, vol 108: 43-88. *Ecological Studies*, Springer-Verlaq, NY.
- AXELROD D, MT KALIN-ARROYO & P RAVEN (1991) Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:413-446.
- AXELROD D (1992) What is an equable climate? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 91:1-12.
- BAILEY IW & EW SINNOT (1916) The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany* 3:24-39.
- BERRY E (1925) A Miocene flora from Patagonia. En *Johns Hopkins University*, vol 4: 183-233. *Studies in Geology*, Baltimore.
- BERRY E (1928) Tertiary fossil plants from the Argentine Republic. *Proceedings U. S. National Museum* 73:1-27.
- BERRY E (1938) Tertiary flora from the Rio Pichileufu, Argentina. *Geological Society of America Special paper*:1-149.
- DENTON G, CJ HEUSSER, TV LOWEL, PI MORENO, BJ ANDERSEN, L HEUSSER, C SCHLÜCHTER & DR MARCHANT (1999) Interhemispheric linkage of paleoclimate during the last glaciation. *Geografiska Annaler* 81 A:107-154.
- DILCHER DL (1973) A paleoclimatic interpretation of the Eocene floras of southeastern North America. En GRAHAM A (ed) *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*: 39-59. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- DOLPH GE & DL DILCHER (1979) Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Palaeontographica* 170:151-172.
- DUSÉN P (1916) Über die Tertiäre flora der Seymour-Insel. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903*. 3:1-27.
- ENGELHARDT H (1891) Über Tertiärpflanzen von Chile. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gessellschaft* 16:629-692.
- FIORI A (1931) Filliti terziarie della Patagonia, I. Fillite della riva meridionale del Lago Nahuel Huapi. *Giornale di Geologia* 13:41-68.
- FIORI A (1940) Filliti terziarie della Patagonia, III. Fillite del Rio Cheuqueñiyen. *Giornale di Geologia* 14:94-143.
- GREENWOOD DR (1992) Taphonomic constraints on foliar physiognomic interpretations of late Cretaceous and Tertiary palaeoclimates. *Reviews of Palynology and Palaeobotany* 71:149-190.

- GREGORY-WODZICKI KM & WC MCINTOSH (1996) Paleoclimate and paleoelevation of the Oligocene Pitch-Pinnacle flora, Sawatch Range, Colorado. *Geological Society of America Bulletin* 108:545-561.
- GREGORY-WODZICKI KM, WC MCINTOSH & K VELASQUEZ (1998) Paleoclimate and paleoelevation of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences* 11:533-560.
- GREGORY-WODZICKI KM (2000a) Uplift history of the central and northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin* 112:1091-1105.
- GREGORY-WODZICKI KM (2000b) Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology* 26:668-688.
- HERMAN AB, RA SPICER, J WOLFE & ME COLLINSON (1996) A guide to obtaining a CLAMP analysis. In:
- HEUSSER CJ, L HEUSSER & TV LOWEL (1999) Paleocology of the southern Chilean Lake District - Isla Grande de Chiloé, Chile. *Geografiska Annaler* 81 A:231 - 284.
- HINOJOSA LF. 1996. Estudio Paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la precordillera de Santiago de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica. Magister (Unpublished) thesis, Universidad de Chile 156 p.
- HINOJOSA LF & C VILLAGRÁN (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:225-239.
- HÜNICKEN M (1967) Flora terciaria de los estratos de Rio Turbio, Santa Cruz (Niveles Plantíferos del Arroyo, Santa Flavia). *Revista Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales Universidad Nacional de Córdoba* 27:139-227.
- JACOBS BF (1999) Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145:231-250.
- KOVACH WL & RA SPICER (1996) Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool. *Paleoclimates* 2:125-138.
- LENTERS JD & KH COOK (1995) Simulation and diagnosis of the regional summertime precipitation climatology of South America. *Journal of Climate* 8:2988-3005.
- LÓPEZ B & P ACEITUNO (1998) Geoclima. In, 1.1 edn. Departamento Geofísica, Universidad de Chile. Programa Explora, Santiago, Chile
- MARTINEZ-PARDO R (1990) Major Neogene events of Southeastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77:263-278.
- MAZZONI M, K KAWASHITA, S HARRISON & E ARAGÓN (1991) Edades radiométricas eocenas. Borde occidental del macizo nordpatagónico. *Revista Asociación Geológica Argentina* 46:150-158.
- MENÉNDEZ C (1971) Floras terciarias de la Argentina. *Ameghiniana* 8:357-370.

- MILLER A (1976) The Climate of Chile. En SCHWERDTFEGER W (ed) *Climates of Central and South America*: 113-145. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- MORENO PI, TV LOWEL, GLJ JACOBSON & G DENTON (1999) Abrupt vegetation and climate changes during the last glacial maximum and last termination in the Chilean Lake District: a case study from Canal de la Puntilla (41°S). *Geografiska Annaler* 81 A:285 - 312.
- ROMERO EJ (1978) Paleocología y paleofitogeografía de las taofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15:209-227.
- ROMERO EJ (1986) Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 73:449-461.
- SCHMITHÜSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17:1-86.
- SCHWERDTFEGER W (1976) *Climates of Central and South America*. En SCHWERDTFEGER W (ed) *World Survey of Climatology*, vol 12: 145. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam - Oxford - New York.
- SELLES D & LF HINOJOSA (1997) Niveles sedimentarios y paleofloras del Oligoceno superior-Mioceno inferior en la Formación Abanico, noreste de Santiago. In: VIII Congreso Geológico Chileno, vol. 1, pp 580-584.
- SEWALL J, L SLOAN, M HUBER & S WING (2000) Climate sensitivity to changes in land surface characteristics. *Global and Planetary Change* 26:445-465.
- SINNOTT EW & IW BAILEY (1915) Foliar evidence as to the ancestry and early climatic environment of the angiosperms. *American Journal of Botany* 2:1-22.
- SLOAN L, M HUBER & A EWING (1999) Polar stratospheric cloud forcing in a greenhouse world: A Climate modeling sensitivity study. En ABRANTES AND MIX KA (ed) *Reconstructing Ocean History: A Window into the future*: Plenum, New York.
- TAGGART RE & AT CROSS (1990) Plant successions and interruptions in Miocene volcanic deposits, Pacific Northwest. *Volcanism and fossil biogas Geological Society of America, Special Paper 244*.:57-68.
- TER BRAAK C & P SMILAUER (1998) Canoco Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). In. *Microcomputer Power*, Ithaca, N.Y., USA, p 352.
- TRONCOSO A (1991) Paleomegaflora de la Formación Navidad, miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental. *Boletín Museo Historia Natural* 42:131-168.
- TRONCOSO A (1992) La taoflora terciaria de Quinamávida (7 Región, Chile). *Boletín Museo Historia Natural* 43:155-178.
- TRONCOSO A & EJ ROMERO (1998) Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. En FORTUNATO R & N BACIGALUPO (eds) *Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica*, vol 68: 149-172. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*.

- TRONCOSO A, M SUAREZ, R DE LA CRUZ & S PALMA-HELDT (2002) Paleoflora de la Formación Ligorio Márquez (XI Región, Chile) en su localidad tipo: sistemática, edad e implicancias paleoclimáticas. *Revista Geológica de Chile* 29:113-135.
- VAN HUSEN C (1967) Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen. *Feriburger Geographische Hefte* 4:0-113.
- VILLAGRÁN C (1995) Quaternary history of the Mediterranean vegetation of Chile. En KALIN ZEDLER & FOX (eds) *Ecology and Biogeography of Mediterranean ecosystem in Chile, California and Australia*: 3-20. Springer Verlag, New York.
- VILLAGRÁN C & LF HINOJOSA (1997) Historia de los Bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis Fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:241-267.
- VOLKHEIMER W (1971) Aspectos paleoclimatológicos del Terciario Argentino. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 8:241-264.
- WIEMANN MC, SR MANCHESTER, DL DILCHER, LF HINOJOSA & EA WHEELER (1998) Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 85:1796-1802.
- WILF P, SL WING, DR GREENWOOD & CL GREENWOOD (1998) Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology* 26:203-206.
- WILF P, R CÚNEO, K JOHNSON, J HICKS, S WING & J OBRADOVICH (2003) High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science* 300:122-125.
- WING SL & DR GREENWOOD (1993) Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 341:243-252.
- 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. U. S Geological Survey Professional Paper 1106, Washington, DC.:27 p.
- WOLFE J (1993) A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. U. S Geological Survey Bulletin 2040:71 p.
- WOLFE J (1995) Paleoclimatic estimates from tertiary leaf assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Science* 23:119-142.

CAPITULO 4

Historia Terciaria de la Cordillera de la Costa:

Fisionomía foliar y fitogeografía de la Cordillera de la Costa de Chile central y su relación con las Paleofloras Terciarias del sur de Sudamérica

RESUMEN

En este trabajo se realiza una comparación entre la fisionomía - foliar y fitogeografía, de cinco localidades actuales de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur, entre 33° y 40 ° S, y quince taofloras del Terciario del sur de Sudamérica. Se espera poder inferir cuales son los bosques actuales de la Cordillera de la Costa que representan el antecedente más próximo a las floras terciarias. Finalmente se compara las estimaciones paleoclimáticas entre bases de datos que incluyen o no las actuales localidades de Chile central.

Nuestro resultados sugieren que las Paleoflora Mixta y Subtropical Neógena podrían ser las antecesoras directas de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur. La Paleoflora Mixta estaría más relacionada con la actual formación de bosque deciduo Maulino, en este trabajo con la vegetación de Los Ruiles y Los Queules. La Paleoflora Subtropical Moderna se relacionaría directamente con la actual vegetación esclerófila de Chile central, en este estudio con el bosque de Cerro La Campana.

La comparación entre los resultados de los análisis fisionómicos que incluyen o no a la vegetación actual de Chile central, muestran que las estimaciones no son significativamente diferente entre ambas bases de datos. Esto sustentaría la proposición del carácter climáticamente único en el que se desarrolló la vegetación de bosques durante el período Terciario.

INTRODUCCION

Una de las singularidades de la distribución actual de la vegetación de bosques de Chile reside en su aislamiento geográfico de otros bosques de Sudamérica, producto del desarrollo de extensas formaciones áridas y semiáridas que forman parte de la denominada Diagonal Árida de Sudamérica (Villagrán 1993, Villagrán 1995, Villagrán & Hinojosa 1997). El desarrollo de la Diagonal Árida tendría un origen relativamente reciente, durante el Plioceno-Pleistoceno, como efecto de la sombra de lluvias ejercida por la cordillera de los Andes, durante su levantamiento final en este tiempo (Villagrán 1993, Villagrán 1995, Villagrán & Hinojosa 1997). Durante las repetidas glaciaciones del Pleistoceno, los bosques de Chile central sur experimentaron fuertes contracciones de sus áreas de distribución, determinadas por: 1) cobertura directa de glaciares (Hollin & Schilling 1981), que afectaron los Andes y eliminaron gran parte de los hábitats de bosques al sur de 43°S, y efectos periglaciales asociado a la depresión de las temperaturas (6-8 °C, Heusser et al. 1999), que afectaron el valle longitudinal de la región de los Lagos y los niveles intermedios y superiores de la Cordillera de la Costa (Garleff et al. 1991, Veit & Garleff 1996, Villagrán et al. 1998). 2) Aumento de condiciones áridas al norte de 33°S, como producto de la vigorización del Anticiclón del Pacífico Sur y de la surgencia de aguas frías

(Climap 1981, Garleff et al. 1991). Como consecuencia de la disminución areal de los bosques chilenos, debido a los cambios climáticos del Pleistoceno, gran parte de la flora se habría refugiado en los niveles bajos de la Cordillera de la Costa y en el litoral de Chile central-sur, entre 35° y 40° S, región que actualmente concentra numerosos endemismos de estrecho rango geográfico y además exhibe la mayor riqueza de taxa forestales en el territorio chileno (Villagrán 1993, Villagrán 1995, Villagrán 2001, Villagrán & Hinojosa 1997).

Otra de las singularidades de los bosques de Chile, reside en el carácter fitogeográfico mixto de su flora genérica (Schmithüsen 1956). Así, los elementos florales incluyen géneros relacionados con otras regiones del globo, como los territorios Austral - Antárticos, Australasia y el Neotrópico, además de una fuerte proporción de elementos Endémicos (Villagrán e Hinojosa 1997). La más equilibrada mezcla de elementos de distintas procedencias geográficas se da en la transición climática mediterráneo-templada, entre 36° y 40° S, área correspondiente al límite sur de la región subtropical del continente (Van Husen 1967). Al norte de 35° S tiende a aumentar la proporción de elementos cálidos de distribución Neotropical, mientras que al sur de 40° S se incrementa la proporción del elemento templado, Austral - Antártico. La mezcla fitogeográfica que caracteriza la flora actual de Chile tendría sus antecedentes en las Paleofloras que ocuparon el Cono Sur durante el período Terciario, integrándose así distintos linajes que habrían llegado al territorio en diferentes edades del Terciario, bajo condiciones geográficas y climáticas distintas a las actuales (Hinojosa & Villagrán 1997, Schmithüsen 1956). Si bien todas las Paleofloras Terciarias se desarrollaron bajo condiciones geológicas y climáticas únicas, sin análogos actuales (Fig. 4.1), todas ellas

aportaron los linajes cuyos descendientes componen los bosques actuales. El propósito de este trabajo es identificar las regiones más representativas para la conservación de las comunidades producto de la evolución remanentes de las floras terciarias en el litoral chileno. De acuerdo a los antecedentes paleoclimáticos , la Cordillera de la Costa de Chile central-sur habría sido la menos afectada por las repetidas glaciaciones del Cuaternario y los cambios climáticos asociados, y habrían servido de refugios a los bosques chilenos durante este período (Villagrán & Armesto 2003). Por lo tanto, el presente análisis se basa en una comparación de la fisionomía foliar de cinco localidades actuales de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur, entre 33° y 40 ° S y quince taofloras del Terciario del sur de Sudamérica. Adicionalmente, se analiza la composición de elementos fitogeográficos de todas las floras incluidas en el análisis. De los resultados se espera poder inferir cuales son los bosques actuales de la Cordillera de la Costa que constituyen el antecedente más próximo a las floras terciarias.

METODOS

Análisis fisionómico - foliar

Los análisis fisionómico - climáticos se basan en la correlación que existe entre caracteres morfológicos de las hojas de dicotiledóneas leñosas y variables climáticas , básicamente, las temperaturas y las precipitaciones. Esta relación permite usar análogos modernos para las reconstrucciones paleoclimáticas, en especial del clima Terciario (Bailey & Sinnot 1916, Dilcher 1973, Dolph & Dilcher 1979, Kovach & Spicer 1996, Sinnott & Bailey 1915, Wolfe 1979).

El muestreo del material foliar actual se realizó en un gradiente latitudinal entre 33° y 40° S, incluyendo cinco sitios de la Cordillera de la Costa de Chile central – sur (Tabla 4.1). El rango altitudinal muestreado fue seleccionado de acuerdo a la cercanía de estaciones meteorológicas, considerando una unidad de vegetación homogénea. La selección de un área relativamente restringida permite mejorar la comparación con las Paleofloras terciarias, debido al sesgo espacial que representa toda localidad fosilífera por el proceso tafonómico y de colección (Gregory-Wodzicki et al. 1998, Taggart & Cross 1990). Las unidades de vegetación muestreadas fueron: Bosque esclerófilo, Bosque decíduo Maulino, Bosque decíduo de *Nothofagus* y Bosques laurifolio siempreverde (Tabla 4.1; Schmithüsen 1956).

En cada localidad se colectó el material foliar de dicotiledóneas leñosas, cada 100 metros de altitud, hasta completar un número mínimo de 30 especies. Todas las muestras herborizadas (3 por especie, mezclando hojas de sol y de sombra) fueron digitalizadas. A partir de las fotos digitales, se registraron 31 caracteres foliares (Tabla 4.2). El área foliar y la relación Largo / Ancho se obtuvieron utilizando el programa SigmaScan v5.0. El total de muestras colectadas para las cinco localidades fue de 1168 y el total de hojas medidas fue de 11755.

La tabla 4.3 resume los datos de las estaciones meteorológicas aledañas a cada localidad.

Los caracteres foliares utilizados en los análisis de las improntas fósiles fueron tomados del Capítulo 2, esta Tesis, los cuales incluyen taofloras de Bolivia, Chile central-sur y de Argentina. En la tabla 4.4 se muestran las localidades fosilíferas consideradas, edades relativas, fechados radioisotópicos, latitud sur, número de

morfogéneros y autores. En la tabla 4.5 se listan los caracteres foliares registrados para cada una de estas Paleofloras.

Relación entre la fisionomía actual y de los fósiles

Los datos morfológicos - foliares y climáticos de las localidades actuales chilenas fueron añadidos a la base de datos CLAMP3B+BOLIVIA, la cual contiene información de localidades de América del Norte, Asia, Sudamérica y Bolivia (Gregory-Wodzicki 2000b, Wolfe 1993). Esta nueva base de datos que incluye la información de Chile la hemos denominado CLAMP4. Sobre esta base de datos se realizó un análisis de correspondencia canónica utilizando las primeras ocho variables climáticas de la tabla 4.3. Los caracteres foliares de las taofloras fósiles fueron añadidos a la base CLAMP4, como muestras pasivas. El análisis de correspondencia canónica fue efectuado con el programa CANOCO versión 4 para Windows (Ter Braak & Smilauer 1998). La significancia estadística de la relación entre morfología foliar y variables ambientales del análisis de correspondencia canónica se obtuvo a través de la prueba de Montecarlo. Esta prueba utiliza la razón de F^* (F^* -ratio) parcial, donde la suma de cuadrados de la regresión y de los residuos están acumulados en todos los caracteres foliares de la matriz morfológica. En la prueba de Monte Carlo se permutó la matriz de morfología mil veces generándose un igual número de F^* -ratio. Para determinar el nivel de significancia del F^* -ratio observado, este es comparado con los nuevos F^* -ratio calculados en cada permutación. Si el F^* -ratio observado se encuentra entre el 5% más altos, entonces la hipótesis nula de no existencia de relación entre variables morfológicas y climáticas es rechazada con valores de $p < 0.05$ (Ter Braak & Smilauer 1988). El cálculo del valor de p para cada base de datos CLAMP, de la Prueba de Montecarlo, se realizó con el programa

CANOCO 4 (Ter Braak & Smilauer 1988). Paralelamente se evaluó la asociación entre morfología foliar y variables climáticas utilizando la Prueba de Mantel (Manly 1991), en la cual se estimó la significancia de la correlación entre matrices de distancias morfológicas-foliare y la matriz de distancia variables ambientales, la primera de ella ocupa los valores estandarizados de todas las variables ambientales por sitio de la base de datos CLAMP (diferencia de variables ambientales por sitio), y la segunda el arcoseno de la raíz cuadrada de las frecuencias de los caracteres foliares por sitios de CLAMP (diferencia de caracteres foliares por sitio). A partir de ambas matrices de distancia se calculó un coeficiente de correlación (r). La significancia de r fue obtenida permutando diez mil veces una de las matrices, recalculando cada vez r , y observando cuantas veces nuestro r original excede los valores de r permutado. El nivel de significancia se determinó con un alfa (α) de 0.01.

Sobre la base del resultado del análisis de correspondencia canónico se compararon las posiciones de las localidades actuales y fosilíferas a través de un análisis de conglomerados. También se compararon las posiciones relativas de las localidades actuales y fosilíferas a lo largo de los vectores ambientales de temperatura media anual (TMA), precipitación durante la estación de crecimiento (precipitación durante los meses en que TMA supera los 10 °C, P MEC) y precipitación de la estación seca (tres meses consecutivos más secos, PMS). La posición de ambas localidades en cada vector se realizó con un procedimiento de rotación de ejes (Pielou 1984).

Considerando que el área foliar es un buen estimador de precipitación media anual (PMA; Tabla 4.3; Wilf et al. 1998), se comparó también el área foliar promedio de las localidades actuales y fosilíferas. Finalmente, se realizaron análisis de regresión para

evaluar las estimaciones obtenidas con las bases de datos CLAMP3B+BOLIVIA y CLAMP4.

Análisis Fitogeográfico

Para las floras de las cinco localidades actuales se realizó un análisis de la distribución de los géneros, de acuerdo a los diccionarios Mabberly (1987) y Willis (1985). Se definieron los siguientes elementos fitogeográficos según Villagrán e Hinojosa (1997) y Gayó et al (2003):

Elemento Austral-Antártico (AA): Incluye los géneros de bosques del sur de Sudamérica que exhiben disyunciones con otros territorios continentales del hemisferio sur, al sur del trópico de Capricornio, como los bosques templados y subtropicales de Nueva Zelanda, Tasmania; Nueva Caledonia y SE y sur de Australia, incluyendo *Nothofagus*.

Elemento Australasiano (AU): Integra los géneros de bosques del sur de Sudamérica que además de estar presentes en los territorios austral- antárticos, extienden sus distribuciones hacia los trópicos y subtropicos del NE y norte de Australia, Nueva Guinea, Malasia, Indomalasia, SE de Asia e islas del Pacifico occidental y Sudamérica, además de presentarse a veces en el Neotrópico.

Elemento Neotropical (N): Incluye los géneros de bosques del sur de Sudamérica que además se distribuyen, en forma discontinua, en los trópicos del continente americano, incluyendo taxa de bosques subtropicales de la costa atlántica de Brasil, como asimismo de la vertiente andina oriental de Perú y Bolivia.

Elemento Pantropical (P): Incluye los géneros de bosques del sur de Sudamérica, disyuntos con los bosques de la franja circuntropical del globo, incorporando el

continente Africano y/o la isla de Madagascar. Algunos taxa de este elemento están ausentes en Australasia tropical.

Elemento Amplio (A): Incluye los géneros de bosques del sur de Sudamérica que además se distribuyen en amplias regiones del globo, integrando territorios situados en las franjas tropical, subtropical y templada. Se incluyen en esta categoría elementos cosmopolitas.

Elemento endémico (E): Incluye los géneros de bosques del sur de Sudamérica restringidos a los bosques subtropicales y templados de Chile, al sur de los 30° y a la vertiente oriental Argentina, al sur de los 37°.

RESULTADOS

Análisis Fisionómico-climático

De acuerdo a las pruebas de Monte Carlo y de Mantel, la asociación entre morfología foliar y variables climáticas de la base de datos CLAMP4 fue significativa con valor de $p = 0.001$ (Prueba de Monte Carlo) y $r = 0.632$, $p < 0.0001$, $\alpha 0.001$ (Prueba de Mantel). Los dos primeros ejes del análisis de correspondencia canónica, el cual representa una combinación lineal de las ocho variables climáticas utilizadas, explican el 87.7 % de la varianza total (Fig. 4.2). El eje uno discrimina diferencias en temperaturas mientras que el eje dos lo hace respecto de la precipitación (Tabla 4.6). En la Fig. 4.6, se observa que las Paleofloras terciarias con un clima más próximo al de las localidades modernas corresponden a las Paleofloras Mixtas. Por otra parte, las localidades modernas se separan claramente de las localidades fosilíferas del Paleógeno (Paleoflora Tropical Gondwánica y Subtropical Gondwánica), siendo estas últimas más cálidas y húmedas durante todo el año. Las Paleofloras Subtropicales del Neógeno también se

separan de las actuales por sus condiciones de clima más cálido y menos húmedo. Estos resultados se replican en el análisis de conglomerados mostrado en la figura 4.3 y realizado sobre la base de las posiciones de las localidades fosilíferas y actuales en el diagrama de la figura 4.2. El dendrograma de la figura 4.3 agrupa, en primer instancia las Paleofloras Gondwánicas, más cálidas y húmedas, separadas de las restantes localidades por una distancia euclidiana de 1.7. La segunda agrupación principal discrimina, con distancias euclidianas entre 0.8 y 0.9, las taofloras subtropicales modernas de Boca Pupuya, Potosí y Jakakkota, además de la taoflora mixta de Ñirihuau inferior. Finalmente, las localidades modernas se agrupan con las taofloras mixtas, además de la taoflora Subtropical Gondwánica de Quinamávida.

Distribución de las floras en los vectores ambientales.

En las figuras 4.4 – 4.6 se muestra la disposición de cada flora de acuerdo a su ubicación en cada uno de los vectores ambientales principales: temperatura media anual (Fig. 4.4), precipitación media durante la estación de crecimiento (Fig. 4.5) y precipitación de la estación seca (Fig. 4.6).

En la figura 4.4 se observa que las localidades modernas se distribuyen en el vector de temperaturas medias, de acuerdo a su latitud, desde las más frías y australes (C. Pelada) hasta las más cálidas y boreales (Los Queules y La Campana). Concordantemente, las Paleofloras fósiles se distribuyen en un gradiente térmico acoplado al eje temporal, que va desde la Paleoflora Gondwánica del Paleógeno, las más cálidas, hasta las Paleofloras Mixtas las más templadas y análogas en su posición a las floras de Los Ruiles y Los Queules. Las Paleofloras Subtropicales del Neógeno se desvían de la tendencia temporal de temperatura media decreciente y exhiben valores en

el gradiente térmico que son equivalentes en su posición a la Paleoflora tropical Gondwánica.

En la figura 4.5 se observa que las localidades modernas se integran a las Paleofloras Subtropicales Neógenas y Mixtas en su disposición a lo largo del vector de precipitación media durante la estación de crecimiento, sin exhibir ninguna tendencia particular. En contraste, las Paleofloras Gondwánicas se sitúan en las posiciones más húmedas del vector. Algunas anomalías se observan en la tafoflora Subtropical Neógena de Boca Pupuya y en la Tafoflora Mixta de Ñirihuau inferior, las cuales se desvían hacia posiciones más húmedas que sus análogas.

En la figura 4.6 se observa que las localidades modernas se integran a las tafofloras Mixtas en sus posiciones en el vector de precipitación durante la estación seca. Nuevamente las tafofloras Gondwánicas del Paleógeno se ubican en las posiciones más húmedas del vector. En contraste, las Tafofloras Subtropicales Neógenas de Bolivia y Cerro Los Litres se posicionan en el sector más seco del vector, con la excepción de la Tafoflora costera de Boca Pupuya.

En la figura 4.7 se compara el área foliar promedio, carácter relacionado con la precipitación media anual (Wilf et al. 1998), entre las floras modernas y fosilíferas. También sobre la base de este parámetro, las localidades actuales se integran con las Tafofloras Mixtas y con las Tafofloras Subtropicales Neógenas de Chile central (Boca Pupuya y los Litres), además de la Tafoflora Subtropical Gondwánica de Quinamávida. Nuevamente las Tafofloras Gondwánicas del Paleógeno exhiben los mayores tamaños foliares promedios. En contraste, las Paleofloras subtropicales de Bolivia exhiben tamaños foliares notoriamente menores que las floras mixtas y modernas.

Reconstrucción del clima Terciario incluyendo la fisionomía foliar de Chile central actual a la base de datos.

En las figuras 4.8 y 4.9 se comparan las estimaciones obtenidas para la temperatura media anual (TMA), precipitación media anual (PMA), precipitación durante la estación de crecimiento (PMC) y la precipitación de la estación seca (PMS); utilizando CLAMP4 y CLAMP3B + Bolivia, junto a sus errores estandar para ambos set de datos. Según estas figuras, la adición de la fisionomía foliar de las localidades de Chile central no genera estimaciones, en cuanto a temperatura y humedad, significativamente distintas entre ambos set de datos. No se observa diferencias en los valores de TMA (Fig. 4.8 A). Los valores de PMA tienden a ser más elevados durante el Oligoceno – Mioceno (4.8 B); mientras que PMC y PMS registran valores levemente más bajos durante el Paleoceno y Eoceno (Fig. 4.9 A y B).

Análisis Fitogeográfico.

En la figura 4.10 se muestra las proporciones de elementos fitogeográficos representadas en las cinco localidades actuales consideradas, ordenadas de norte a sur entre (33° a 40° S). Se observa que en la localidad más boreal, Cerro La Campana (Fig. 4.10 A) el elemento dominante es el Neotropical (27%), seguido por el Amplio (24%) y el Endémico (22%). Los elementos Australasianos y Pantropical no sobrepasan el 14% cada uno. El elemento Austral –Antártico no está representado en esta flora. En la localidad que sigue hacia el sur, Los Ruiles (Fig. 4.10 B), nuevamente el elemento dominante es el Neotropical (32%) seguido del Endémico (24%) y del Austral-Antártico (19%). Los elementos Amplio; Australasiano y Pantropical exhiben proporciones entre el 5% y 11%. La localidad que sigue, los Queules (Fig. 4.10 C)

domina ampliamente el elemento endémico (36%), seguido de una distribución equiparada de los restantes elementos (14%) a excepción del elemento amplio menormente representado (7%). En Nahuelbuta (Fig. 4.10 D), existe una distribución equilibrada de los elementos Austral-Antárticos (23%), Australasianos (20%), Pantropical (17%) y Amplio (17%). En menor proporción se encuentran el elemento Endémico (13%) y el Neotropical (10%). La localidad más austral, Cordillera Pelada (Fig. 4.10 E), nuevamente domina el elemento Endémico (38%), seguido en importancia por los elementos Australasianos y Neotropical (19% y 17%, respectivamente). Con 12 % se registran los elementos Austral – Antártico y Amplio, mientras que el Pantropical se reduce a un 2%.

DISCUSION

Comparación de las fisionomias foliares entre localidades modernas y Paleofloras terciarias

La idea que la vegetación actual de bosques de Chile corresponde a la integración de los diferentes linajes que llegaron al territorio chileno durante el Terciario fue planteada ya en 1956 por Schmitüsen y ha sido apoyada por diferentes autores (Arroyo et al. 1995, Landrum 1981, Romero 1978, 1986, Troncoso & Romero 1998, Villagrán 1995, Villagrán & Armesto 2003, Villagrán et al. 2003, Villagrán & Hinojosa 1997). El escenario geológico en que se desarrollaron estas floras terciarias ha sido sintetizado por Hinojosa & Villagrán (1997) y el clima ha sido reconstruido sobre la base del análisis fisionómico foliar por Hinojosa (Capítulos 2 y 3, esta Tesis).

Los resultados de los análisis comparativos de las fisionomías foliares de floras modernas y fósiles sugieren algunas analogías entre algunas regiones boscosas de la costa chilena con las Paleofloras terciarias. De acuerdo al análisis de correspondencia canónica (Fig. 4.2) y a la distribución de floras a lo largo de distintos vectores climáticos (Fig. 4.4, 4.5, 4.6) existe una notoria divergencia entre los caracteres foliares de las Paleofloras terciarias Paleógenas y las localidades actuales. Estas diferencias pueden ser atribuidas a las condiciones muy cálidas y húmedas que imperaron durante el Terciario inferior, determinadas por condiciones climáticas y geológicas muy distintas a las actuales (Capítulos 2 y 3, esta Tesis). En contraste, los resultados muestran algunas convergencias entre los caracteres foliares de las localidades modernas de la Cordillera de la Costa con algunas taofloras mixtas analizadas. Los resultados del análisis de conglomerados (Fig. 4.3) muestran que las mayores relaciones fisionómicas se dan entre las taofloras Mixtas de Goterones, Ñirihuau medio y Cerro Las Aguilas, y las localidades modernas de Los Ruiles y Los Queules, ambas en el ámbito del bosque deciduo Maulino de Chile central, en torno a 36° S. Esta área destaca por el interés biogeográfico y el carácter relictual de su flora. Así lo indica el elevado porcentaje de especies forestales, por sobre el 50% de la flora total de bosques y la concentración de endemismos (Villagrán 1995), como es el caso de la Familia monotípica Gomortegaceae (Marticorena & Rodríguez 2001) y la restringida distribución de la especie endémica *Nothofagus alesandrii*, uno de los taxa considerado más primitivos del género (Gandolfo 1994, Humphries 1981, Manos 1997, Melville 1973, Tanai 1986).

Pese a las convergencias fisionómicas observadas entre las floras Mixtas y las floras modernas de la Cordillera de la Costa, las reconstrucciones de las temperaturas y

precipitaciones terciarias (Fig. 4.1) muestran que el clima terciario habría sido distinto y no tendría análogos actuales con ninguna de las regiones climáticas actuales del cono sur de Sudamérica (Capítulos 2 y 3, esta Tesis). Así, las convergencias fisionómicas observadas entre las taofloras Mixtas y las localidades del Bosque deciduo Maulino, podrían ser explicadas por una “inercia” relacionada con la historia evolutiva de los linajes componentes. Esta “inercia” ya ha sido reconocida como un factor que puede afectar la relación actual establecida entre la fisionomía foliar y clima, debido al sesgo que introducen las distintas historias evolutivas y ambientales particulares a que han estado sometidas distintas áreas (Gregory-Wodzicki 2000b, Stranks & England 1997). En nuestro caso, la inercia puede apreciarse comparando las desviaciones de las localidades actuales de los modelos de temperatura y humedad obtenidos en los análisis de regresión de la base de datos CLAMP (Fig. 4.11). Para el caso de la temperatura media anual, los valores reales de las localidades chilenas tienen una buena correspondencia con los valores estimados en el modelo (Fig. 4.11 A). Para los casos de la precipitación media durante la estación de crecimiento y la precipitación media de la estación seca (Fig. 4.11 B y C), las estimaciones de las localidades chilenas muestran desviaciones de los modelos actuales, tendiendo a sobrestimar los valores reales, a excepción del caso de la Cordillera Pelada, donde los valores son subestimados. Para el caso de la precipitación media anual (inferida del área foliar, Fig. 4.11 D), los valores de las localidades de Los Queules y La Campana están sobreestimados, mientras los valores de la Cordillera Pelada están subestimados. Para las localidades de Nahuelbuta y los Ruiles los valores tienden a ajustarse al análisis de regresión. De acuerdo a estos resultados, la “inercia” morfológica se expresaría especialmente en las

sobreestimaciones de las precipitaciones, afectando principalmente a aquellas localidades actualmente con regímenes hídricos con sequía estival, propios del clima mediterráneo, como son los casos de los tres sitios más boreales estudiados (Miller 1976, Van Husen 1967).

Reconstrucción del clima Terciario utilizando la fisionomía foliar de Chile centro - sur actual

Las estimaciones de las variables ambientales en el pasado son afectadas por la adición de nuevas localidades a las bases de datos publicadas (Gregory-Wodzicki 2000a, Wilf et al. 1999, Wilf et al. 1998, Wolfe 1993). Por lo tanto es posible que cuando se agreguen las localidades actuales de Chile central, las estimaciones de temperatura y humedad de las Paleofloras del sur de Sudamérica, pierdan la distintividad hasta ahora sugerida (Fig. 4.1; Capítulos 2 y 3, esta Tesis). De acuerdo a nuestros resultados, las estimaciones entre ambas bases de datos no difieren significativamente entre sí, lo que sustentaría el carácter único en que se desarrollaron las Paleofloras terciarias del sur de Sudamérica (Fig. 4.12; Capítulos 2 y 3, esta Tesis).

Patrones fitogeográficos

La distribución de los elementos fitogeográficos de las localidades modernas consideradas sigue el mismo patrón general descrito por Villagrán e Hinojosa (1997). En las localidades situadas entre 35°- 36° S se observa una distribución equilibrada entre distintos elementos fitogeográficos. En contraste, al norte de 35° S dominan el elemento Neotropical cálido y está ausente el elemento Austral – Antártico, mientras que al sur de 36°, dominan los elementos Austral – Antártico y Endémicos. De la comparación de los patrones del este espectro fitogeográfico actual con los espectros

correspondientes a las distintas Paleofloras Terciarias consideradas (Fig. 4.13) es posible concluir que ninguna de estas tafofloras estudiadas corresponde exactamente a la fitogeografía actual. Sin embargo existen algunas convergencias interesantes. Por ejemplo, la localidad actual más boreal considerada, Cerro La Campana y la localidad fosilífera de Cerro Los Litres, del Mioceno de Chile central comparten la presencia importante de los elementos Neotropical y Endémico y la ausencia del elemento Austral – Antártico (Fig.4.1 y 4.5). Concordantemente, la composición florística del registro Los Litres muestra la presencia de elementos esclerófilos, tales como los géneros *Persea*, *Peumus*, *Beilschmiedia* y *Cryptocarya*, taxa actualmente dominantes en los bosques esclerófilos méxicos de la Cordillera de la Costa, representados por la localidad de Cerro La Campana. Así, esta tafoflora representaría la antecesora directa del bosque Subtropical de Chile central (Hinojosa 1996, Hinojosa & Villagrán 1997, Selles & Hinojosa 1997, Villagrán & Hinojosa 1997). Pese a esta convergencia florística y fitogeográfica, las Paleofloras Subtropicales Neógenas, que incluyen la tafofloras de Cerro Los Litres, se desarrollaron bajo condiciones climáticas diferentes a las actuales. Así lo indican las reconstrucciones paleoclimáticas que sugieren ambientes más cálidos que los actuales, presumiblemente asociados al evento de calentamiento del Mioceno medio, y precipitaciones no tan afectadas por el efecto de sombra de lluvias actual de Los Andes, los cuales presentaba alturas con elevaciones al menos la mitad de las presentes (Gregory-Wodzicki 2000a, Hinojosa 1996, Hinojosa & Villagrán 1997, Villagrán & Hinojosa 1997, Capítulo 2, esta Tesis).

Por otra parte, la composición fitogeográfica de las tafofloras mixtas de Goterones y Cerro Las Aguilas del Oligoceno superior y Mioceno temprano de Chile

central (Troncoso 1991; Hinojosa 1996; Selles & Hinojosa 1997) puede ser relacionada con las localidades actuales de Los Queules y Nahuelbuta por la distribución más equilibrada de los distintos elementos fitogeográficos, a excepción del elemento Endémico, que es más propio de las floras actuales aisladas.

CONCLUSION

A la pregunta planteada en este trabajo, acerca de cuáles son los análogos actuales más cercanos a las Paleofloras terciarias, nuestros resultados sugieren que las Paleoflora Mixta y Subtropical Neógena podrían ser antecesoras directas de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur. Así lo sugieren las convergencias en fisionomía y fitogeografía ya mostradas.

La Paleoflora Mixta se desarrolló en Chile central durante el lapso Oligoceno – Mioceno, bajo condiciones climáticas subtropical-templadas. Esta Paleoflora pareciera estar más relacionada con la actual vegetación del área mediterráneo-templada, particularmente con la formación de bosque deciduo Maulino (Los Ruiles – Los Queules).

La Paleoflora Subtropical Neógena se desarrolló en Chile central durante el Mioceno- temprano a medio, bajo un clima cálido, determinado por un evento de calentamiento global, y un régimen de precipitación estacional marcado por la incipiente influencia de sombra de lluvias que ejercía una Cordillera de los Andes con alturas equivalentes a la mitad de las actuales durante el Mioceno (Gregory-Wodzicki 2000a, Capítulo 2, esta Tesis). Esta Paleoflora estaría directamente relacionada con la

actual vegetación esclerófila de Chile central, representada en nuestro estudio por el bosque de Cerro La Campana.

Ambas Paleofloras habrían configurado la composición florística de los bosques subtropicales de Chile central- sur y determinado las convergencias fitogeográficas, fisionómicas y singularidades florísticas que caracterizan la flora de esta región, pese a los dramáticos procesos tectónicos y cambios climáticos que marcaron el final del Terciario y el Cuaternario.

El carácter climáticamente único en que se desarrollaron las Paleofloras terciarias es reafirmado por la adición de nuevos datos provenientes de la Cordillera de Costa de Chile central. Sin embargo mayores estudios deben ser llevados a cabo para precisar las reconstrucciones, tomando en cuenta las características fitogeográficas e históricas de los análogos modernos. Esta necesidad ya ha sido reconocida en otras regiones de Sudamérica (Gregory-Wodzicki 2000b, Kowalski 2002) y los datos presentados aquí permitirán mejorar nuestra comprensión de la relación fisionomía-clima y la evolución de la biota en el continente Sudamericano.

Tabla 4.1. Localidades de la Cordillera de la Costa entre 33° y 40°S consideradas en este estudio. Se muestran el tipo de vegetación al que pertenecen, posición latitudinal, rango altitudinal de proveniencia de las muestras, exposición, n° muestras colectadas y n° hojas colectadas.

Localidad	Tipo Vegetación	Latitud °S	Rango Altitudinal (msnm)	Exposición	N° muestras	N° hojas
La Campana	Esclerófila	33°	400-800	Este	261	2610
Los Ruiles	Deciduo Maulino	35°50'	200-400	Este	213	2451
Los Queules	Deciduo Maulino	35°59'	400-500	Este	292	3242
Nahuelbuta	Deciduo <i>Nothofagus</i>	37°49'	400-800	Este	186	1971
Cordillera Pelada	Laurifolio Siempre verde	40°13'	0-400	Oeste	216	1481

Tabla 4.2. Proporción de caracteres foliares registrados en cinco localidades actuales de la Cordillera de la Costa en Chile central.

	Localidad	L. Campana	L. Ruiles	L. Queules	Nahuelbuta	C. Pelada	
Tipos Dientes	Hojas Lobadas	5	10	4	10	13	
	Borde entero	50	54	50	37	43	
	Regulares	32	29	30	42	33	
	Cercanos	30	26	26	39	43	
	Redondeados	26	22	25	31	32	
	Agudos	24	24	25	32	25	
Tamaño foliar	Compuestos	18	17	12	13	16	
	Nanofila	5	3	2	2	1	
	Leptofila1	0	11	5	5	6	
	Leptofila2	4	19	15	20	23	
	Microfila1	25	28	23	27	24	
	Microfila2	35	24	25	25	24	
	Microfila3	17	11	19	12	13	
	Mesofila1	7	4	9	7	6	
	Mesofila2	2	0	1	3	1	
	Mesofila3	0	0	1	0	2	
	Tipo Apice	Emarginado	17	18	13	6	3
		Redondeado	33	31	37	35	20
		Agudo	58	61	56	58	69
		Atenuado	6	7	7	6	11
	Tipo Base	Cordada	15	12	9	4	15
		Redondeada	32	23	23	20	28
		Aguda	52	67	68	76	57
Relación Largo:Ancho	L:A <1:1	5	0	0	0	0	
	L:A 1-2:1	40	41	44	32	39	
	L:A 2-3:1	32	33	35	37	36	
	L:A 3-4:1	15	15	17	21	30	
	L:A >4:1	8	9	3	10	6	
Forma foliar	Obovada	21	20	20	13	9	
	Elíptica	37	32	43	47	44	
	Ovada	41	48	36	39	47	

Tabla 4.3. Variables ambientales usadas en el análisis de correspondencia canónica (ocho primeras) y el análisis de regresión simple (Precipitación media anual). Las localidades fueron asociadas a las estaciones meteorológicas más cercanas (Di Castri y Hajeck 1976). TMA: Temperatura media anual; TMC: Temperatura media más cálida; TMF: Temperatura media más fría; DEC: Duración de la estación de crecimiento (número de meses con temperaturas superiores a 10°C); PMC: Precipitación media durante la estación de crecimiento; PPMC: Precipitación media mensual durante la estación de crecimiento; PMH: Precipitación durante la estación húmeda (tres meses consecutivos más húmedos); PMS: Precipitación durante la estación seca (tres meses consecutivos más secos); PMA: Precipitación media anual.

Localidad	TMA	TMC	TMF	DEC	PMC	PPMC	PMH	PMS	PMA	Estación	Años
La Campana	14.4	19.1	10.0	12.0	50.1	4.2	32.8	1.4	50.1	Quilpue	27
Los Ruiles	15.3	22.0	8.7	9.0	28.9	3.2	39.5	3.0	67.1	Cauquenes	63
Los Queules	15.3	22.0	8.7	9.0	28.9	3.2	39.5	3.0	67.1	Cauquenes	63
Nahuelbuta	12.8	19.0	7.9	9.0	27.6	3.5	55.2	6.2	95.3	Angol	28
C. Pelada	11.3	13.8	9.0	8.0	104.9	13.1	95.5	25.6	214.4	Pta. Galera	48

Tabla 4.4. Localidades fosilíferas consideradas, edad, ubicación geográfica, número de morfo-géneros y autores.

Tafloras	Edad relativa	Fechaados (millones de años)	Lat. Sur	Morfo-géneros	Autores
Jakokkolia	Mioceno superior	10.6 (Ar/Ar)	17°17'	31	Gregory-Wodzicki y col. (1998); Hinojosa & Villagrán (1997); Villagrán & Hinojosa (1997)
Potosí	Mioceno inferior a medio	20-13 (Ar/Ar)	19°61'	35	Gregory-Wodzicki y col. (1998); Hinojosa & Villagrán (1997); Villagrán & Hinojosa (1997)
Boca Pupyra	Mioceno medio	?	33°57'	27	Martínez-Pardo (1990); Troncoso (1991); Hinojosa & Villagrán (1997); Troncoso & Romero (1998)
Los Litres	Mioceno inferior	21 (Ar/Ar)	33°18'	20	Hinojosa (1996); Hinojosa & Villagrán (1997); Selles & Hinojosa (1997); Hinojosa (inédito)
Gotarones	Mioceno inferior	23 (Sr)	33°57'	28	Martínez-Pardo (1990); Troncoso (1991); Hinojosa & Villagrán (1997); Troncoso & Romero (1998); Gregory (com. pers)
Las Águilas	Oligoceno superior	26-23 (Ar/Ar)	33°19'	42	Hinojosa (1996); Hinojosa & Villagrán (1997); Selles & Hinojosa (1997); Hinojosa (inédito)
Fm. Nirihuanu medio	Oligoceno	?	41°19'	18	Fiori (Fiori 1940); Romero (1978 1986); Romero & Dibern 1984; Troncoso y Romero (1998)
Fm. Nirihuanu inferior	Eoceno sup/Olig inferior	?	41°15'	33	Berry (1928); Fiori (1931, 1939); Romero (1978, 1986) Romero & Dibern (1984); Troncoso & Romero (1998)
Río Turbio	Eoceno medio	?	51°33'	72	Hunicken (1967); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998)
Laguna del Hunco	Eoceno inferior	52 (Ar/Ar)	42°27'	30	Berry (1925); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998); Wiff et al (2003)
Quinamávida	Eoceno inferior	?	35°7'	29	Troncoso (1992); Troncoso & Romero (1998)
Pichileufu	Eoceno inferior	?	41°7'	120	Berry (1938); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998)
Cocholigüe	Paleoceno/Eoceno?	?	36°35'	30	Gayó (2001); Moreno-Chacón (2000); Moreno-Chacón y col. (2001)
Lota-Coronel	Paleoceno superior	?	37°	94	Engelhardt (1891) Hinojosa & Villagrán (1997); Romero (1978, 1986); Troncoso & Romero (1998)
Ligorio Márquez	Paleoceno superior	<57 (K/Ar)	46°45'	19	Suarez y col (2000); Troncoso y col. (2002)

Tabla 4.5. Proporción de caracteres foliares de quince tafloforas fósiles del Terciario del sur de Sudamérica

	Edad	10	13	15	21	23	26	35	40	45	52	53	53	56	57	58	
	Localidad	Takakora	Potosí	Boca Puyyo	Los Litres	Geteones	Las Aguilas	Nirihuan m	Nirihuan I	Rio	Turbio	L'Huenco	Quimandá	Pichitáfu	Cochique	Leta - Coronel	L. Matruquez
Tipos Dientes	Hojas Lobadas	2	8	4	6	0	0	0	5	4	7	0	0	3	1	0	0
	Borde entero	70	80	86	86	54	52	44	60	57	63	64	64	69	90	72	89
	Regulares	18	11	12	9	30	23	29	10	28	32	21	21	21	9	18	89
	Cercanos	8	7	8	8	23	24	38	19	26	27	29	29	18	10	11	5
	Redondeados	17	7	6	14	34	31	36	27	27	20	4	4	21	5	16	5
	Agudos	17	13	6	0	13	17	19	13	18	18	17	32	9	5	12	11
	Compuestos	0	0	0	0	0	10	0	18	0	7	0	2	1	0	0	0
	Nerofilia	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lepifolia1	8	8	4	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
	Lepifolia2	15	14	4	6	9	0	0	0	13	1	0	0	0	0	0	0
Tamaño foliar	Lepifolia1	33	35	42	28	64	45	44	24	15	0	17	36	2	0	0	0
	Lepifolia2	39	24	42	14	23	37	47	52	56	43	40	40	37	7	4	11
	Microfilia3	6	16	50	14	0	4	8	0	0	8	8	36	17	47	37	66
	Microfilia1	0	8	0	19	0	0	0	9	1	22	7	7	30	30	38	18
	Mesofilia1	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	6	0
	Mesofilia2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	12	10	14	5
	Mesofilia3	0	0	0	6	0	0	0	0	0	1	3	0	2	0	0	0
	Emergnado	4	18	0	6	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Redondeado	54	58	31	25	0	0	0	0	3	0	3	13	8	0	4	0
	Agudo	48	44	63	69	78	41	83	59	30	53	54	20	19	14	8	10
Tipo Base	Altenado	0	0	0	0	7	6	0	11	5	38	3	77	19	7	36	20
	Cerdada	1	3	0	6	2	9	0	0	0	1	0	3	4	4	0	0
	Redondeada	28	42	19	47	14	28	15	30	22	22	21	21	34	4	18	10
	Aguda	71	55	81	47	84	65	85	70	75	77	79	79	62	7	89	0
	L.A <1:1	0	0	0	8	4	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
	L.A 1-2:1	21	24	52	69	48	82	39	43	22	16	27	4	29	0	15	5
	L.A 2-3:1	41	23	38	11	31	25	28	44	39	40	42	42	41	42	55	37
	L.A 3-4:1	21	20	10	0	13	8	11	10	28	12	9	12	17	10	23	28
	L.A >4:1	18	33	30	11	13	6	22	3	7	5	0	19	12	13	7	32
	Obovada	19	15	0	6	10	18	8	9	3	12	0	20	5	17	18	8
Forma foliar	Elíptica	64	74	65	24	71	57	74	65	63	46	56	56	48	63	42	6
	Ovada	16	12	4	71	23	26	18	28	33	54	24	24	47	20	40	28

Tabla 4.6. Correlación de las distintas variables ambientales utilizadas en el análisis de correspondencia canónica, con los dos primeros ejes de canónicos. Las variables de temperatura se correlacionan con el eje 1 (CCA1), mientras que las variables de humedad con el eje 2 (CCA2). TMA= Temperatura media anual; TMC= Temperatura media mes más calido; TMF= Temperatura media mes más frío; DEC= Duración de la estación de crecimiento (n° meses en que la temperatura supera los 10° C); PMC= Precipitación media durante la estación de crecimiento; PMMC= Precipitación media mensual durante la estación de crecimiento; PMH= Precipitación de los tres meses consecutivos más húmedos; PMS= Precipitación media de los tres meses consecutivos más secos.

	TMA	TMC	TMF	DEC	PMC	PMMC	PMH	PMS
CCA1	-0.88	-0.66	-0.84	-0.86	0.01	0.35	0.15	0.53
CCA2	0.25	0.15	0.25	0.25	0.84	0.75	0.81	0.58

Figura 4.1. Relación de la temperatura media anual y la precipitación de la estación seca (precipitación de verano) en el sur de Sudamérica, incluyendo datos de la costa chilena (círculos azules, 30°-42°S) y las estimaciones para las Paleofloras Terciarias. Las Paleofloras no tendrían análogo climático moderno. La línea negra separa claramente las localidades actuales y fósiles (modificado Capítulo 3, esta Tesis)

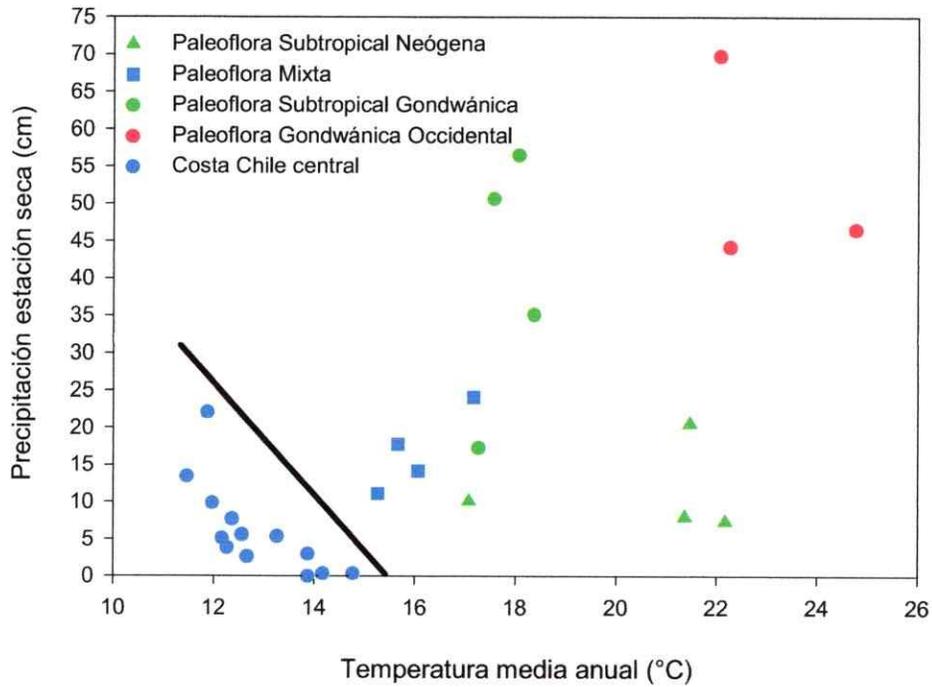


Figura 4.2. Análisis de correspondencia canónica entre la base de datos CLAMP4 (n= 161), los dos primeros ejes canónicos explican el 87.7 % de la varianza total. El eje uno discrimina básicamente por temperatura mientras que el eje dos por humedad. Se muestran los vectores de temperatura media anual ($r = -0.88$ con el eje 1) y los vectores de precipitación media de la estación de crecimiento ($r = 0.84$ con el eje 2) y la precipitación de la estación seca ($r = 0.58$ con el eje 2). Se muestran las posiciones de las localidades actuales de Chile central y , como muestras pasivas, las taofloras terciarias del sur de Sudamérica. La asociación entre caracteres foliares y variables ambientales fue significativa con $p = 0.001$, Prueba de Monte Carlo y $r = 0.632$, $p < 0.0001$, con un $\alpha = 0.001$, Prueba de Mantel.

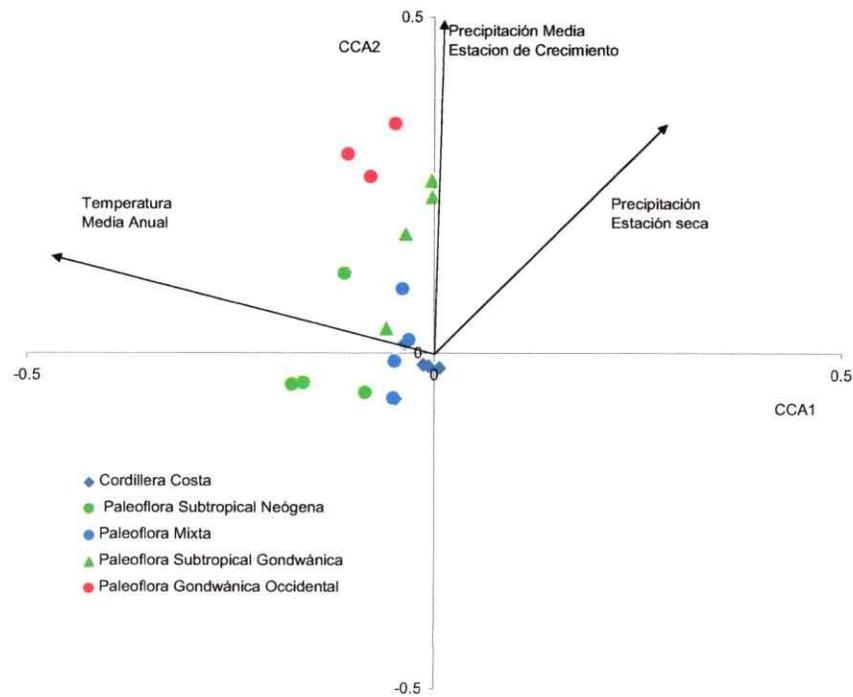


Figura 4.3. Dendrograma de distancia euclidea entre las posiciones de las Paleofloras del sur de Sudamérica y 5 localidades de la Cordillera de la Costa, del análisis de correspondencia canónica de la figura 4.2. En negro se muestra el tipo de Paleofloras, SN= Paleoflora Subtropical Neógena; M= Paleoflora Mixta; S.G= Subtropical Gondwánica; G.O.= Paleoflora Gondwánica Occidental. Se destacan las distancias de las mayores divergencias discutidas en el texto.

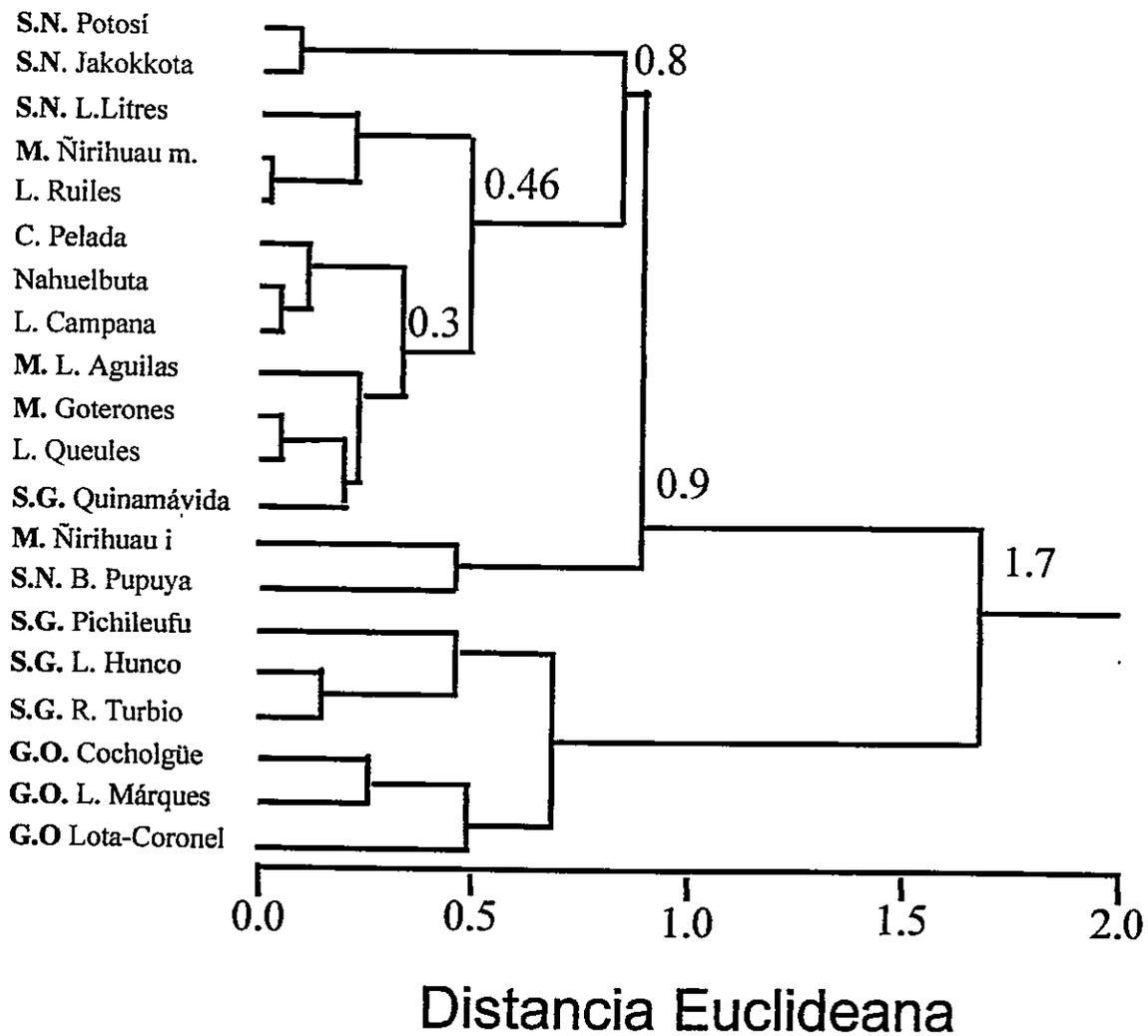


Figura 4.4. Distribución de las localidades del Cordillera de la Costa y las Paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, en el vector de temperatura media anual de la Fig. 4.2.

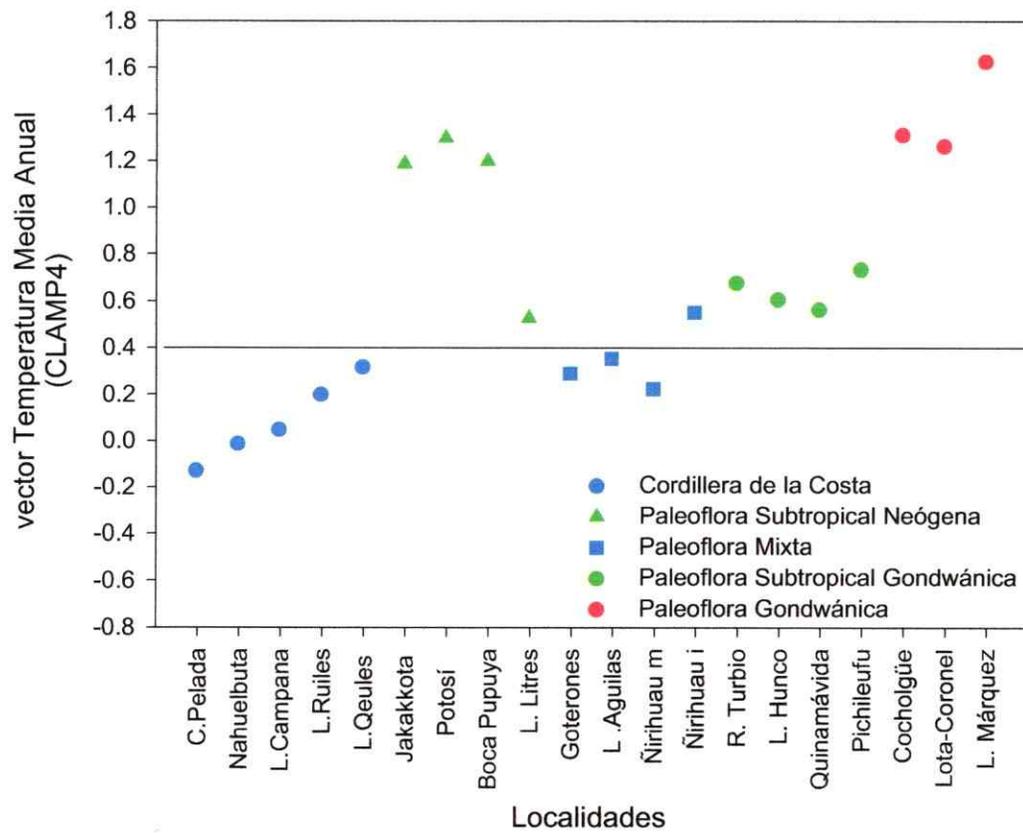


Figura 4.5. Distribución de las localidades del Cordillera de la Costa y las Paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, en el vector de precipitación media durante la estación de crecimiento (precipitación de los meses con temperatura media superior a 10 °C), de la Fig. 4.2. El área achurada corresponde al ámbito en que se distribuyen las localidades de la Cordillera de la Costa.

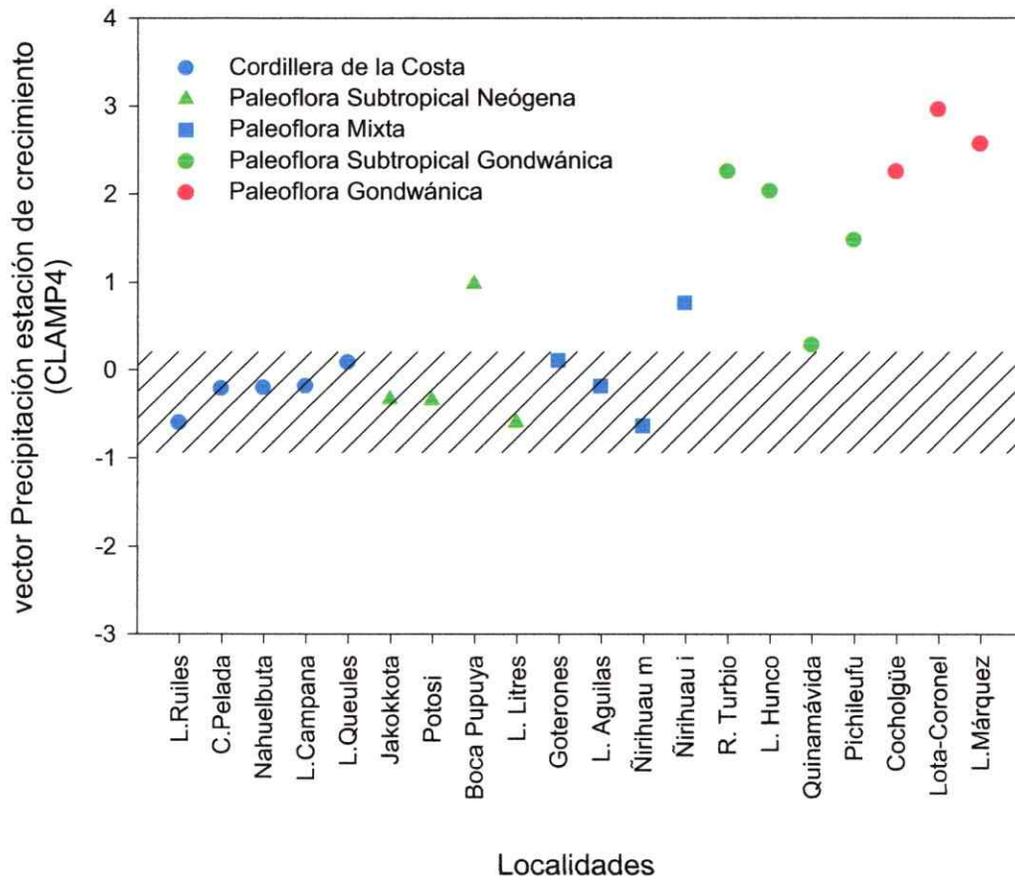


Figura 4.6. Distribución de las localidades del Cordillera de la Costa y las Paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, en el vector de precipitación durante la estación seca (tres meses consecutivos más secos), de la figura 4.2. El área achurada corresponde al ámbito en que se distribuyen las localidades de la Cordillera de la Costa.

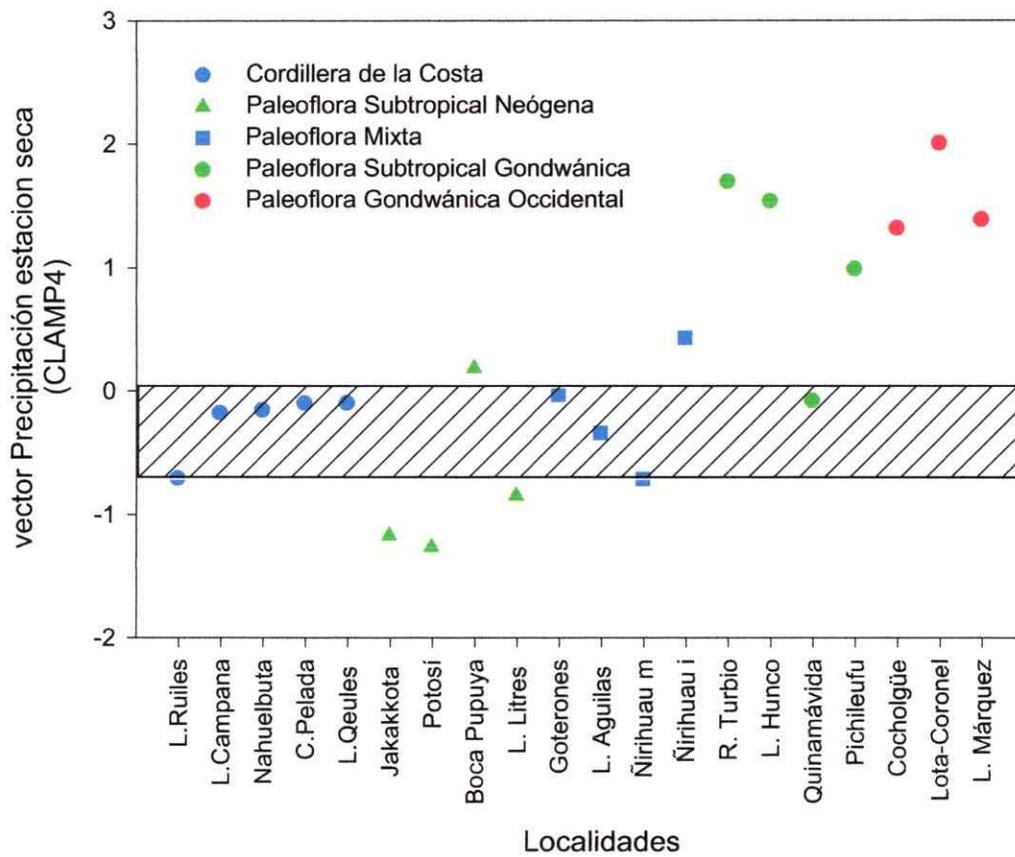


Figura 4.7. Distribución de las localidades del Cordillera de la Costa y las Paleofloras fósiles del sur de Sudamérica, en relación del área (tamaño) foliar promedio, según Wilf (1998). El área achurada corresponde al ámbito en que se distribuyen las localidades de la Cordillera de la Costa.

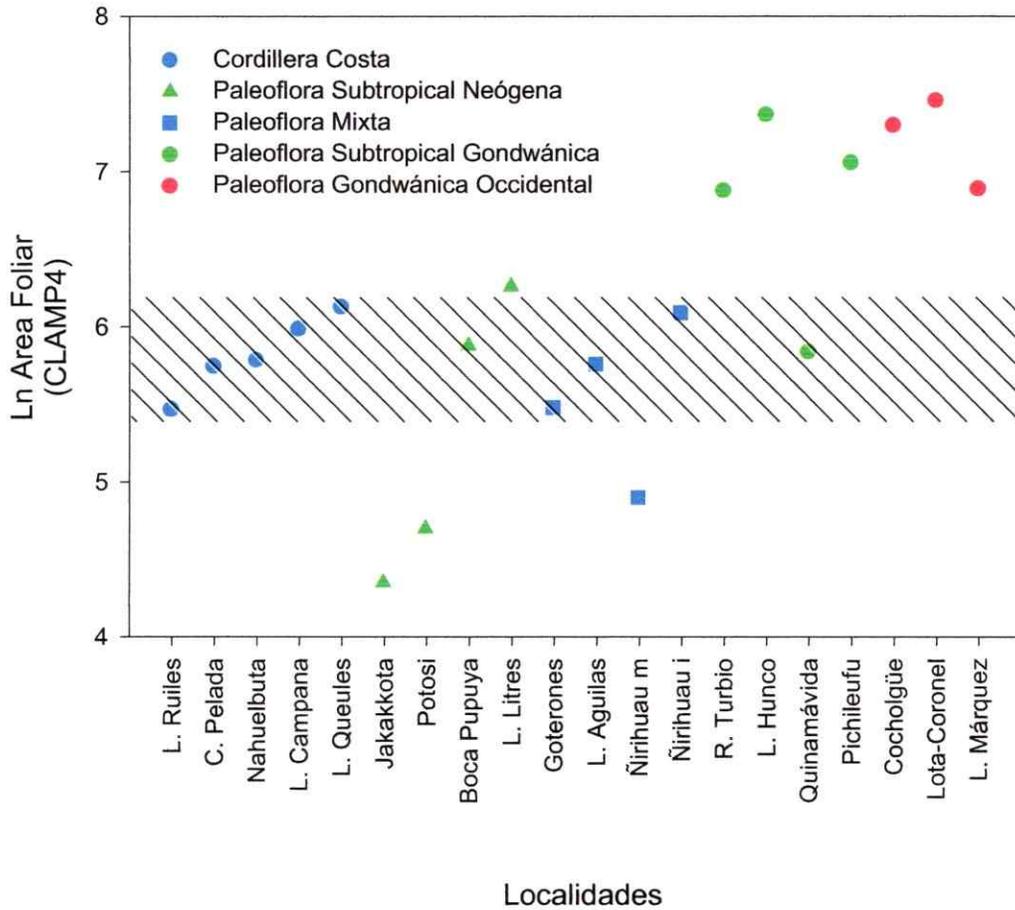


Figura 4.8. Comparación entre las estimaciones de variables ambientales entre dos bases de datos que incluyen las localidades chilenas (CLAMP4, en verde) y que las excluyen (CLAMP3B+BOLIVIA, en rojo). A.- Estimaciones de temperatura media anual; B.- Estimaciones de la precipitación media anual. Las barras indican los errores estandar de ambos modelos.

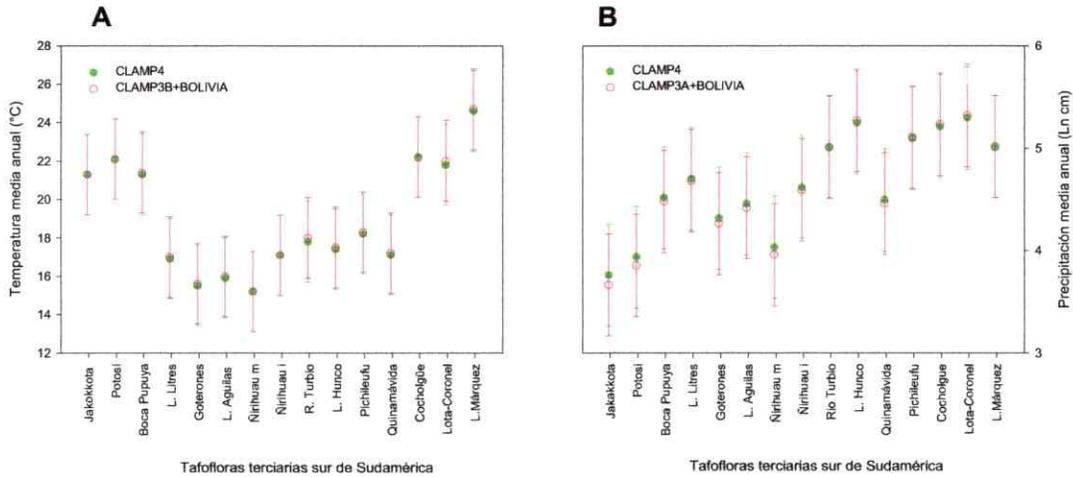


Figura 4.9. Comparación entre las estimaciones de variables ambientales entre dos bases de datos que incluyen (CLAMP4, en verde) las localidades chilenas y que las excluyen (CLAMP3B+BOLIVIA, en rojo). A.- Estimaciones de precipitación durante la estación de crecimiento; B.- Estimaciones de la precipitación durante la estación seca. Las barras indican los errores estandar de ambos modelos.

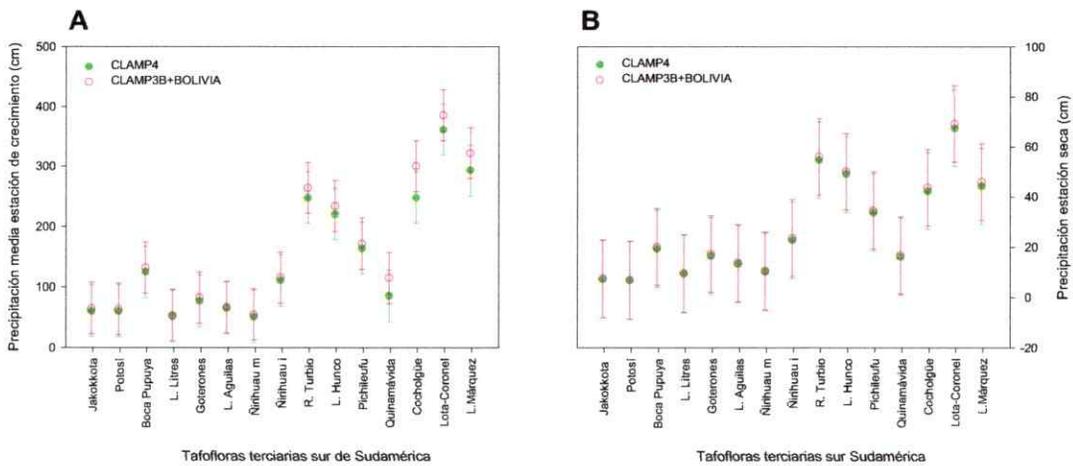


Figura 4.10. Frecuencia de elementos fitogeográficos en 5 localidades de la Cordillera de la Costa de Chile central, en un gradiente latitudinal. Elementos según Villagrán e Hinojosa (1997) y Gayó et al (2003).

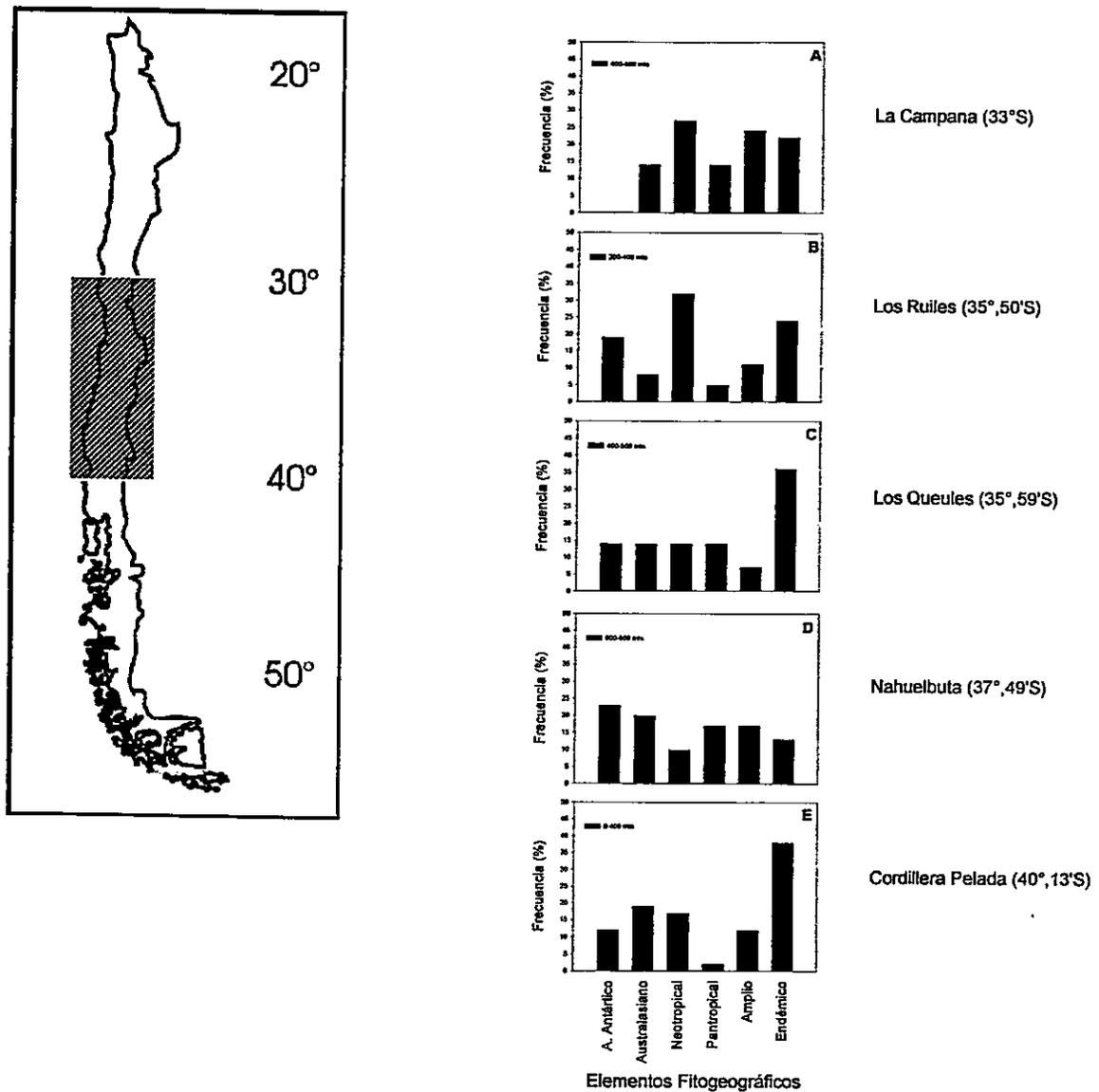


Fig. 4.11. Relación entre los valores reales y estimados de las localidades de la Cordillera de la Costa. La regresiones fueron calculadas a partir del análisis de correspondencia canónica sobre la base de datos CLAMP4 (n= 161). A.- Análisis de Temperatura media anual (TMA); B.- Análisis de la precipitación media durante la estación de crecimiento (PMC); C.- Análisis de la precipitación durante la estación seca (PMS); D.- Análisis de la precipitación media anual, considerando el área foliar promedio según Wilf et al (1998).

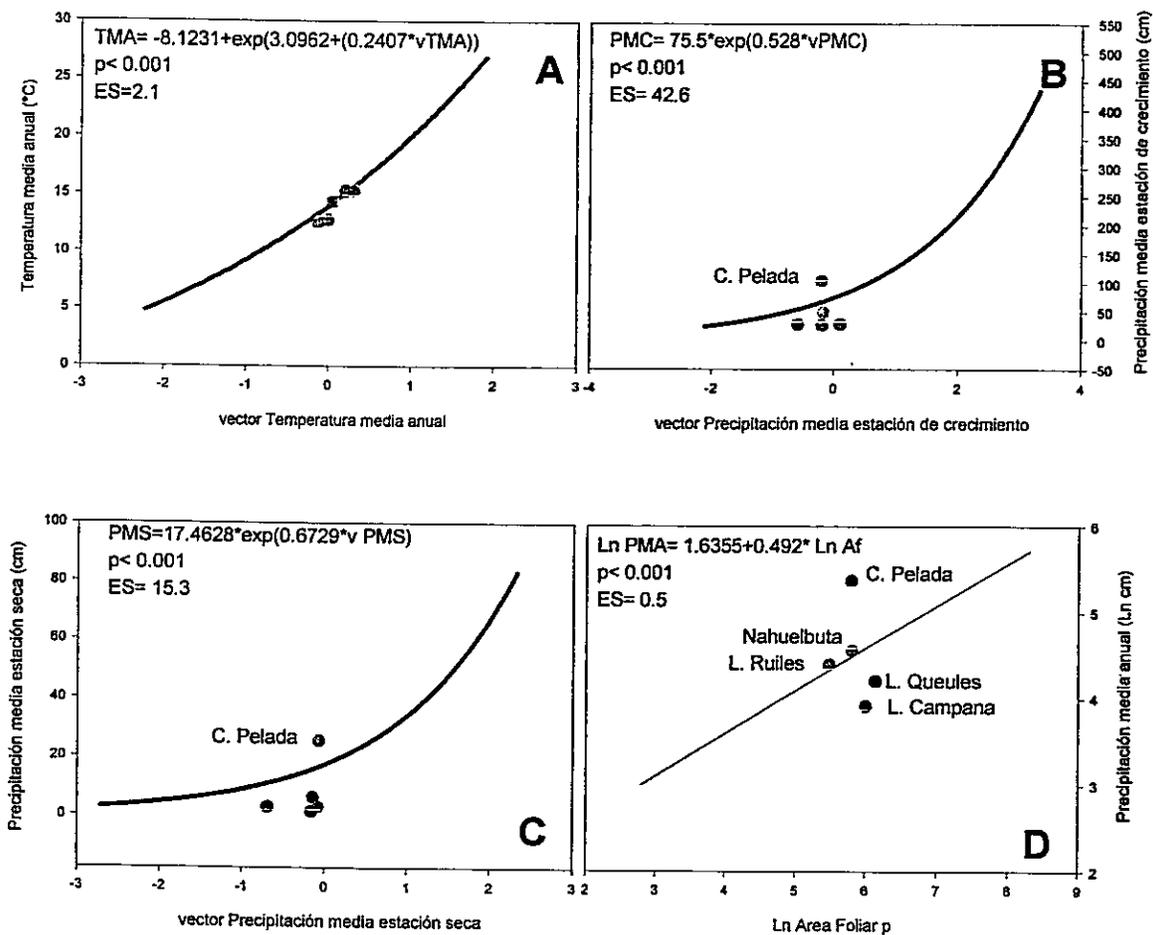


Figura 4.12. Relación de la temperatura media anual y la precipitación de la estación seca (precipitación de verano) en el sur de Sudamérica, incluyendo datos de la Cordillera de la Costa chilena (círculos azules, 30°-42° S, este trabajo) y las estimaciones para las Paleofloras Terciarias del Cono Sur, usando CLAMP4. Las Paleofloras no tendrían análogo climático moderno. La línea negra separa claramente las localidades actuales y fósiles.

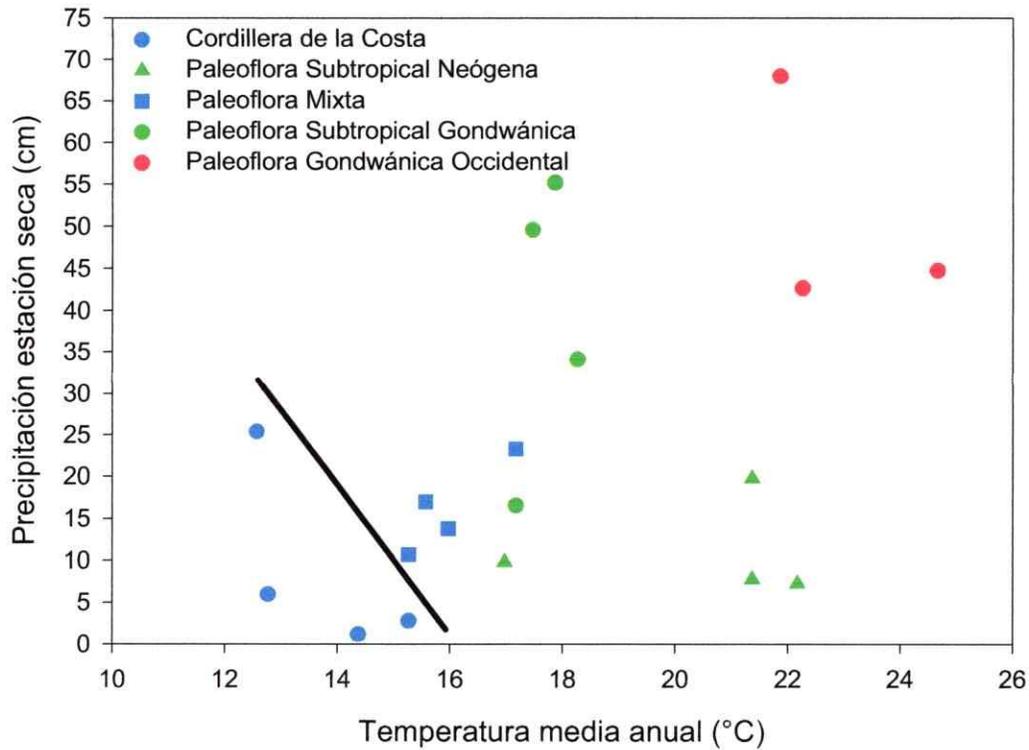
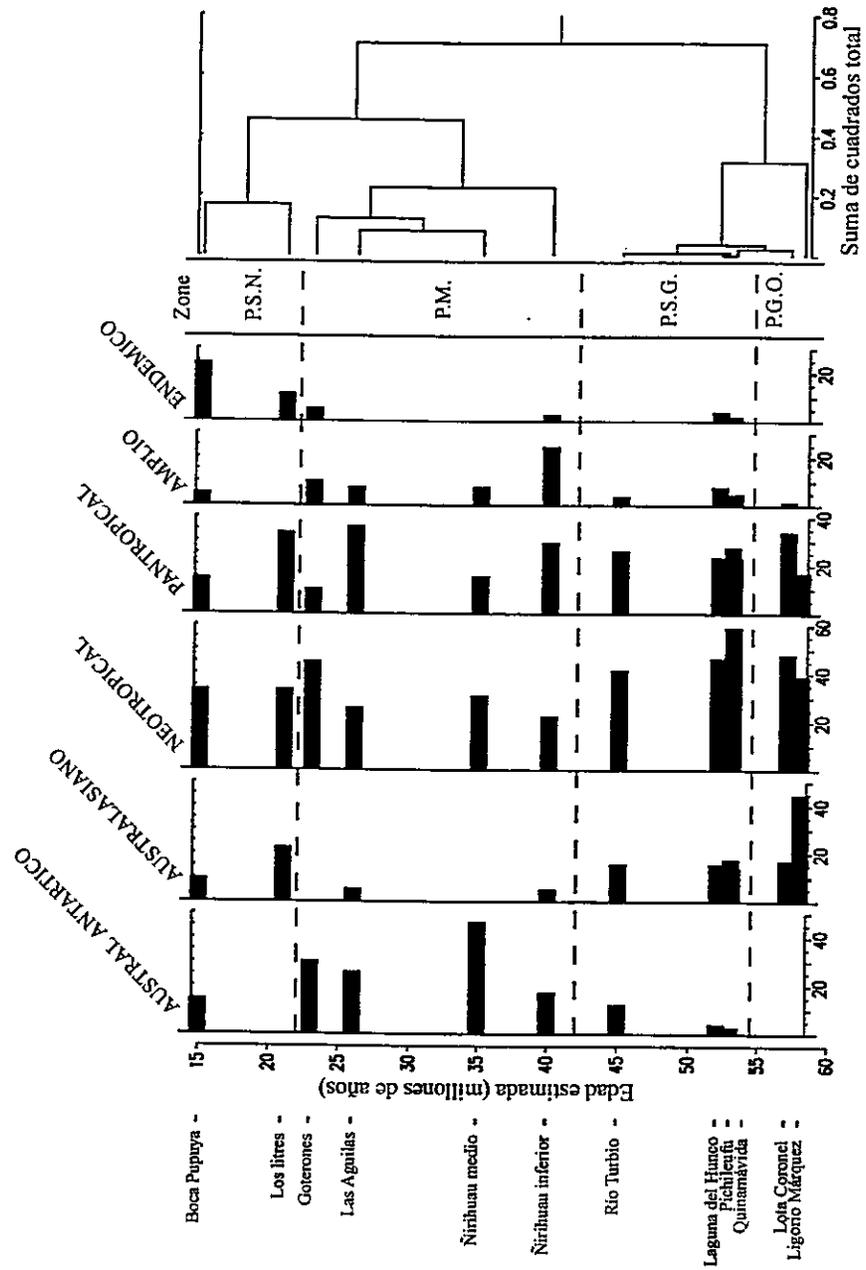


Figura 4.13. Distribución de elementos fitogeográficos en las taflooras terciarias consideradas en este trabajo. PGO: Paleoflora Gondwánica occidental; PSG: Paleoflora Subtropical Gondwánica; PM: Paleoflora Mixta; PSN: Paleofloras Subtropical Neógena.



LITERATURA CITADA

- ARROYO M, LA CAVIERES, A PEÑALOZA, M RIVEROS & AM FAGGI (1995) Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En ARMESTO JJ C VILLAGRÁN & MTK ARROYO (eds) Ecología de los bosques nativos de Chile: 71-99. Comité de publicaciones científicas, Vicerrectoría Académica, Universidad de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.
- BAILEY IW & EW SINNOT (1916) The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany* 3:24-39.
- BERRY E (1925) A Miocene flora from Patagonia. En Johns Hopkins University, vol 4: 183-233. *Studies in Geology*, Baltimore.
- BERRY E (1928) Tertiary fossil plants from the Argentine Republic. *Proceedings U. S. National Museum* 73:1-27.
- BERRY E (1938) Tertiary flora from the Rio Pichileufu, Argentina. *Geological Society of America Special paper*:1-149.
- CLIMAP (1981) Seasonal reconstruction of the Earth's surface at the last glacial maximum. *Geological Society of America, Map and Chart Series* c36
- DILCHER DL (1973) A paleoclimatic interpretation of the Eocene floras of southeastern North America. En GRAHAM A (ed) *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*: 39-59. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- DOLPH GE & DL DILCHER (1979) Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Palaeontographica* 170:151-172.
- ENGELHARDT H (1891) Über Tertiärpflanzen von Chile. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gessellschaft* 16:629-692.
- FIORI A (1931) Filliti terziarie della Patagonia, I. Fillite della riva meridionale del Lago Nahuel Huapi. *Giornale di Geologia* 13:41-68.
- FIORI A (1939) Filliti terziarie della Patagonia, II. Fillite del Rio Ñirihuau. *Giornale di Geologia* 13:1-27.
- FIORI A (1940) Filliti terziarie della Patagonia, III. Fillite del Rio Cheuqueñiyen. *Giornale di Geologia* 14:94-143.
- GANDOLFO MA. 1994. Evolución del género *Nothofagus* Blume basada en su morfología foliar comparada. Doctorado (Unpublished) thesis, Universidad de Buenos Aires 159 p.
- GARLEFF K, F SACHÄBITZ, H STINGL & H VEIT (1991) Jungquartäre landschaftsentwicklung und klimagestichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas. *Bamberg Geographische Schriften* Bd.:359-394.
- GAYÓ E. 2001. Estudio de improntas terciarias y estimaciones paleoclimáticas en la zona de Concepción, VIII Región del Bio-Bio, Chile. Seminario de título para

- optar al título profesional de Biólogo (Unpublished) thesis, Universidad de Concepción 52 p.
- GAYÓ E, LF HINOJOSA & C VILLAGRÁN (2003) Análisis Fitogeográfico de las Paleocomunidades Cretácicas y Terciarias del sur de Sudamérica. In: Manuscrito
- GREGORY-WODZICKI KM, WC MCINTOSH & K VELASQUEZ (1998) Paleoclimate and paleoelevation of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences* 11:533-560.
- GREGORY-WODZICKI KM (2000a) Uplift history of the central and northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin* 112:1091-1105.
- GREGORY-WODZICKI KM (2000b) Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology* 26:668-688.
- HEUSSER CJ, L HEUSSER & TV LOWEL (1999) Paleoecology of the southern Chilean Lake District - Isla Grande de Chiloé, Chile. *Geografiska Annaler* 81 A:231 - 284.
- HINOJOSA LF. 1996. Estudio Paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la precordillera de Santiago de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica. Magister (Unpublished) thesis, Universidad de Chile 156 p.
- HINOJOSA LF & C VILLAGRÁN (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:225-239.
- HOLLIN JT & DH SCHILLING (1981) Late Wisconsin - Weichselian mountain glaciers and small ice caps. En DENTON G & TJ HUGHES (eds) *The last great ice sheets*: Wiley, New York.
- HUMPHRIES TM (1981) Biogeographical methods and the southern Beeches (Fagaceae: *Nothofagus*). En FUNKS VA & DR BROOKS (eds) *Advances in Cladistics*: 177-207. New York Botanical Garden, New York.
- HÜNICKEN M (1967) Flora terciaria de los estratos de Río Turbio, Santa Cruz (Niveles Plantíferos del Arroyo, Santa Flavia). *Revista Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales Universidad Nacional de Córdoba* 27:139-227.
- KOVACH WL & RA SPICER (1996) Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool. *Paleoclimates* 2:125-138.
- 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.
- MABBERLEY DJ (1987) *The plant book. A dictionary of higher plants*. In: Cambridge University press, New York - Melbourne
- MANLY BF (1991) Randomization and Monte Carlo methods in biology. In: CHAMPMAN & HALL (eds), London, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, p 281.

- MANOS P (1997) Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequence (ITS): Taxonomic congruence with morphology and plastid sequence. *American Journal of Botany* 84:1137-1155.
- MARTICORENA C & R RODRIGUEZ (2001) Flora de Chile. In, vol. Winteraceae - Ranunculaceae. Universidad de Concepción, Concepción, p 99.
- MARTINEZ-PARDO R (1990) Major Neogene events of Southeastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77:263-278.
- MELVILLE R (1973) Continental Drift and Plant Distribution. En TARLING DH & SK RUNCORN (eds) *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*, vol 1: 439-446. Academy Press, London.
- MILLER A (1976) The Climate of Chile. En SCHWERDTFEGER W (ed) *Climates of Central and South America*: 113-145. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- MORENO-CHACÓN M. 2000. Estudio de la arquitectura foliar de Angiospermas fósiles del Paleógeno de Cocholegüe, VIII región (Chile). Unidad de Investigación para optar al Grado Académico de Licenciado en Biología (Unpublished) thesis, Universidad de Concepción 30 p.
- MORENO-CHACÓN M, M LEPPE & S PALMA-HELDT (2001) Arquitectura foliar y aproximaciones paleoclimáticas de improntas del Paleógeno de Cocholegüe, VIII Región, Chile. In: XIII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile, vol. 58. *Gayana Botánica*, p 71.
- PIELOU EC (1984) The interpretation of Ecological Data. In: WILEY JS (ed). Wiley-Interscience Publication, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore
- ROMERO EJ (1978) Paleoecología y paleofitogeografía de las tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15:209-227.
- ROMERO EJ & M DIBBERN (1984) Floras fósiles Cenozoicas. In: IX Congreso Geológico Argentino, vol. Relatorio II, S.C. de Bariloche, pp 373-382.
- ROMERO EJ (1986) Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 73:449-461.
- SCHMITHÜSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17:1-86.
- SELLES D & LF HINOJOSA (1997) Niveles sedimentarios y paleofloras del Oligoceno superior-Mioceno inferior en la Formación Abanico, noreste de Santiago. In: VIII Congreso Geológico Chileno, vol. 1, pp 580-584.
- SINNOTT EW & IW BAILEY (1915) Foliar evidence as to the ancestry and early climatic environment of the angiosperms. *American Journal of Botany* 2:1-22.
- STRANKS L & P ENGLAND (1997) The use of a resemblance function in the measurement of climatic parameters from the physiognomy of woody dicotyledons. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 131:15-28.
- SUAREZ M, R DE LA CRUZ & A TRONCOSO (2000) Tropical/Subtropical upper Paleocene - lower Eocene fluvial deposits in eastern central Patagonia, Chile (46°45'S). *Journal of South American Earth Sciences* 13:527-536.

- TAGGART RE & AT CROSS (1990) Plant successions and interruptions in Miocene volcanic deposits, Pacific Northwest. *Volcanism and fossil biogas Geological Society of America, Special Paper 244.*:57-68.
- TANAI T (1986) Phytogeographic and phylogenetic history of the genus *Nothofagus* BL. (Fagaceae) in the southern hemisphere. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series IV* 21:505-582.
- TER BRAAK C & P SMILAUER (1998) Canoco Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). In: *Microcomputer Power, Ithaca, N.Y., USA*, p 352.
- TRONCOSO A (1991) Paleomegafloora de la Formación Navidad, miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental. *Boletín Museo Historia Natural* 42:131-168.
- TRONCOSO A (1992) La tafloora terciaria de Quinamávida (7 Región, Chile). *Boletín Museo Historia Natural* 43:155-178.
- TRONCOSO A & EJ ROMERO (1998) Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. En FORTUNATO R & N BACIGALUPO (eds) *Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica*, vol 68: 149-172. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*.
- TRONCOSO A, M SUAREZ, R DE LA CRUZ & S PALMA-HELDT (2002) Paleoflora de la Formación Ligorio Márquez (XI Región, Chile) en su localidad tipo: sistemática, edad e implicancias paleoclimáticas. *Revista Geológica de Chile* 29:113-135.
- VAN HUSEN C (1967) Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen. *Feriburger Geographische Hefte* 4:0-113.
- VEIT H & K GARLEFF (1996) Evolución del paisaje Cuaternario y los suelos en Chile central-sur. En ARMESTO JJ C VILLAGRÁN & M KALIN (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 23-49. Editorial Universitaria, Santiago.
- VILLAGRÁN C (1993) Ujna interpretación climática del registro palinológico del último ciclo glacial-postglacial en Sudamérica. *Bulletin de l' Institut Francais d'Etudes Andines* 22:243-258.
- VILLAGRÁN C (1995) Quaternary history of the Mediterranean vegetation of Chile. En KALIN ZEDLER & FOX (eds) *Ecology and Biogeography of Mediterranean ecosystem in Chile, California and Australia*: 3-20. Springer Verlag, New York.
- VILLAGRÁN C & LF HINOJOSA (1997) Historia de los Bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis Fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:241-267.
- VILLAGRÁN C, C LE-QUESNE, JC ARAVENA, H JIMÉNEZ & LF HINOJOSA (1998) El rol de los cambios de clima del Cuaternario en la distribución actual de la vegetación de Chile central - sur. *Bamberg Geographische* 15:227 - 242.
- VILLAGRÁN C (2001) Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de La Costa de Chile central-sur: la hipótesis glacial de Darwin. *Revista Chilena de Historia Natural* 74:793-803.

- VILLAGRÁN C & JJ ARMESTO (2003) *Fitogeografía Histórica de la Cordillera de la Costa de Chile*. En SMITH C JJ ARMESTO & C VALDOVINOS (eds) *Biodiversidad y Ecología de los Bosques de la Cordillera de la Costa de Chile*: Editorial Universitaria, Santiago.
- VILLAGRÁN C, JJ ARMESTO, LF HINOJOSA, J CUVERTINO, C PÉREZ & C MEDINA (2003) *El Enigmático Origen del Bosque de Fray Jorge*. En SQUEO FA JR GUTIÉRREZ & IR HERNANDEZ (eds) *Historia Natural del Parque Nacional Fray Jorge, Región de Coquimbo, Chile*: Ediciones Universidad de La Serena, La Serena.
- WILF P, SL WING, DR GREENWOOD & CL GREENWOOD (1998) Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology* 26:203-206.
- WILF P, S WING, D GREENWOOD & CL GREENWOOD (1999) Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example: Reply. *Geology* 27:92.
- WILF P, R CÚNEO, K JOHNSON, J HICKS, S WING & J OBRADOVICH (2003) High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science* 300:122-125.
- WILLIS JC (1985) *A dictionary of flowering plants and ferns*. In: STUDENT (ed), 8^o edn. Cambridge University press, London - New York - New Rochelle - Melbourne - Sydney
- WOLFE J (1979) Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the northern hemisphere and Australasia. U. S Geological Survey Professional Paper 1106, Washington, DC.:27 p.
- WOLFE J (1993) A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. U. S Geological Survey Bulletin 2040:71 p.

CAPITULO 5

DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES

En el sur de Sudamérica, el problema del origen y desarrollo de taofloras con mezcla de elementos florales de distintas procedencias geográficas, ha sido una preocupación importante para los paleobotánicos, desde cuando fueran registradas por primera vez a principios del siglo XX (Dusén 1916). Se han desarrollado diversos argumentos para explicar la coexistencia de elementos fitogeográficos distintos encontrados en los afloramientos del período Terciario, incluyendo explicaciones que adjudican estos hallazgos a procesos tafonómicos, con depositación de improntas procedentes de distintas comunidades en una misma cuenca fosilífera (Dusén 1916, Menéndez 1971). Sin embargo, la amplia extensión temporal y espacial que exhiben los registros de floras de mezcla en el sur de Sudamérica, bajo condiciones climáticas y geomorfológicas diferentes, invalidarían esta sugerencia (Hinojosa & Villagrán 1997, Romero 1978, 1986, Troncoso & Romero 1998). Dos principales hipótesis permanecen vigentes para explicar el desarrollo de floras mixtas durante el Terciario. La primera, fue postulada por Romero (1978), quien invoca cambios en los requerimientos ecológicos de los taxa componentes de las floras de mezcla. De esta manera existiría la posibilidad de que linajes con requerimientos actualmente cálidos y fríos hubiesen podido co-habitar un

mismo sitio. Axelrod et. al (1991) y Axelrod (1992) La segunda hipótesis adjudica la mezcla de elementos fitogeográficos a condiciones de estabilidad o “ecuabilidad” de las temperaturas. De acuerdo a este planteamiento, la ecuabilidad térmica se expresaría en temperaturas medias anuales en torno a 14°C y una oscilación térmica cercana a 0°C. Recientemente, Troncoso y Romero (1998) combinaron ambas hipótesis y postularon que las llamadas floras de mezcla se habrían desarrollado bajo condiciones de clima “ecuable” y los taxa componentes de la flora habrían tenido requerimientos ecológicos distintos a los actuales.

El origen, desarrollo tempo-espacial y clima asociado a las llamadas floras de mezcla terciarias resultan ser problemas fundamentales para la comprensión de la historia evolutiva de las floras terciarias (*sensu lato*) del sur de Sudamérica. Más aún importa establecer su conexión con las floras actuales ya que, prácticamente, todos los tipos de bosques modernos del sur de Sudamérica exhiben también una mezcla de diferentes elementos fitogeográficos en su composición florística (Arroyo et al. 1995, Schmithüsen 1956, Villagrán 1995, Villagrán & Armesto 2002, Villagrán et al. 2003, Villagrán & Hinojosa 1997).

El objetivo principal de esta tesis fue poner a prueba las hipótesis propuestas por Romero (1978) y nuestra versión modificada de Axelrod y colaboradores (1991), sobre la base del análisis fisionómico foliar de las tafofloras mixtas del Terciario del sur de Sudamérica. Nuestro primer objetivo fue reconstruir el clima continental terciario, en función de variables de temperatura y precipitación. Por otra parte, nos propusimos una comparación de las características morfo-fisionómicas de las especies actuales y fósiles de un taxon clave, *Nothofagus*, análisis que nos permite discriminar las tolerancias

climáticas características de las especies incluidas y, de esta manera, poner a prueba la hipótesis de Romero. Por último, en la búsqueda de análogos modernos para las floras mixtas terciarias, hemos también llevado a cabo una comparación fisionómica-climática entre las floras de actuales de Chile central-sur y las Paleofloras del Terciario del sur de Sudamérica. Considerando todos estos análisis, se revisan críticamente los modelos de evolución paleovegetacional propuestos en la literatura para el Terciario del sur de Sudamérica. Estos objetivos fueron considerados en las tres publicaciones que se adjunta. A continuación, se sintetizan los principales resultados de esta tesis.

En la Figura 5.1 se muestran las estimaciones de temperatura y precipitaciones Terciarias obtenidas sobre la base de los análisis fisionómico-climáticos. Estos resultados han sido discutidos en el contexto de la información paleoclimática documentada en la literatura (Zachos et al. 1993, Zachos et al. 2001). Las condiciones tropicales-cálidas y muy húmedas estimadas para fines del Paleoceno y principio del Eoceno en esta tesis, han sido asociados en la literatura acerca de resultados radio isotópicos en el océano (Zachos 2001) a un evento de calentamiento ocurrido en el límite Paleoceno/Eoceno; este clima fue sucedido por condiciones subtropicales todavía cálidas y un régimen de lluvias algo menos húmedo durante el Eoceno; la tendencia de descenso de temperaturas y precipitaciones observadas culmina hacia fines del Eoceno y principios del Oligoceno. Esta tendencia ha sido asociada a un evento de enfriamiento ocurrido durante el límite Eoceno-Oligoceno y registrado en testigos marinos (Dingle & Lavelle 2000, Zachos et al. 2001), como consecuencia del comienzo de la glaciación en Antártica (Hinojosa & Villagrán 1997, Zachos et al. 2001). Durante el Oligoceno superior se observa, en nuestra reconstrucción paleoclimática, un leve repunte de las

precipitaciones y temperaturas, concordante con un calentamiento documentado en la literatura para el Oligoceno superior (Zachos 2001). Durante el Mioceno, según el análisis fisonómico-foliar, se registró un nuevo evento de calentamiento, marcado por un abrupto aumento de las temperaturas por sobre los 5° C. Las precipitaciones también aumentaron hasta alcanzar niveles equivalentes a las del Eoceno superior. De acuerdo a nuestros datos, el máximo de temperaturas y precipitaciones tuvo lugar en el lapso Mioceno medio a superior. Este evento ha sido también registrado a nivel global y local para este mismo tiempo (Martínez-Pardo 1990, Zachos et al. 2001).

En este escenario paleoclimático, se habrían desarrollado las así llamadas taofloras mixtas, a partir del Eoceno temprano, que habrían persistido en Chile central hasta el Mioceno medio a superior (Romero 1978; 1986; Hinojosa & Villagrán 1997; Troncoso y Romero 1998). La larga persistencia temporal de las llamadas floras mixtas y las condiciones paleoclimáticas asociadas constituyen el tema del Capítulo 3. De acuerdo a las predicciones de estabilidad de las temperaturas ($M > 50$) que se desprenden de la hipótesis de Axelrod (1991, 1992), nuestros resultados indican que todas las taofloras de mezcla quedan incluidas en el rango propuesto en la hipótesis, con índices de ecuabilidad (M) que oscilan entre 50-60 (Fig. 5.2). Este resultado pareciera consistente con la hipótesis de ecuabilidad térmica para explicar el desarrollo de las floras mixtas terciarias. Sin embargo, subsiste el hecho de que en este mismo rango de ecuabilidad térmica se integran otras taofloras terciarias que no corresponden a la definición original de Taoflora Mixta (Romero 1978), como es el caso de las así llamadas Paleoeflora Neotropical, Antártica y Subtropical (Fig. 5.2, Hinojosa & Villagrán 1997, Romero 1978).

De este resultado se desprende que no es posible designar a la ecuabilidad térmica como única causal del desarrollo de las llamadas Paleofloras Mixtas, ya que este parámetro se aplica igualmente a la mayor parte de las Paleofloras que poblaron el sur de Sudamérica durante el Terciario. Una situación similar ocurre con este parámetro M, al analizar las condiciones actuales, registrándose altos índices de ecuabilidad térmica ($M > 60$) prácticamente a todo lo largo del gradiente latitudinal costero de Chile. Pese a ello, a lo largo del litoral chileno se da una notable heterogeneidad vegetacional, desde formaciones áridas - semiáridas hasta templado-lluviosas. Por todo ello, ha de concluirse que no es posible, de esta manera, discriminar las paleofloras por la ecuabilidad y, por ende, no nos está permitido negar su eventual influencia sobre éstas; pero del mismo modo, no es posible señalar a esta variable como causa única y directa de las Paleofloras Mixtas.

Considerando que no es posible señalar a la ecuabilidad térmica, como único y directo factor causal para el desarrollo de las paleofloras mixtas, se examinó el posible papel de la distribución de las precipitaciones, especialmente en la estación de verano. Esta hipótesis se trabajó, sobre el máximo equilibrio en la mezcla de elementos fitogeográficos observados en la actual zona de transición mediterráneo-templada de Chile. Esta zona corresponde al límite sur del subtropico de Sudamérica (Van Husen 1967), con temperaturas mésicas y un mínimo de precipitación estival, además de las precipitaciones regulares de invierno (Fig. 5.3). Ambas variables climáticas (temperatura y precipitaciones de verano), asociadas a una mezcla equiparada de elementos fitogeográficos, pueden ser consideradas como condiciones análogas a las que experimentaron las así llamadas Paleofloras Mixtas durante el Terciario. Las Figuras 5.1

y 5.3 muestran que todas nuestras estimaciones sobre la distribución de las lluvias terciarias exhiben una tendencia sostenida de descenso, tanto de las precipitaciones medias como las de la estación estival, durante el período de desarrollo de las llamadas paleofloras mixtas. De este resultado se desprende que no existiría una condición estable de las precipitaciones durante el desarrollo de las llamadas Paleofloras Mixtas, sino que las condiciones difieren sustancialmente para cada flora fósil estudiada.

Frente al enigma de la persistencia temporal y espacial, de las llamadas Paleofloras Mixtas, llegamos a la conclusión de que la debilidad de todos los planteamientos explicativos acerca de su existencia reside en la visión actualística con que se ha enfocado el problema, sin considerar la posible singularidad del paleoambiente Terciario, en las hipótesis explicativas. En efecto, un Cono Sur sin una cadena montañosa andina ejerciendo un significativo efecto de sombra de lluvias a los dos grandes sistemas climáticos que dominan actualmente el continente, los vientos del oeste y del este, debería haber tenido una impronta significativa en el régimen climático Terciario. Los antecedentes de la literatura documentan alturas montañosa bajas durante el Terciario, llegando a alcanzar la mitad de las elevaciones actuales durante el Mioceno, último lapso en que se reconocen paleofloras mixtas en el documento fósil (Gregory-Wodzicki 2000). Esta singularidad topográfica, nos lleva a postular la hipótesis alternativa que las llamadas Paleofloras Mixtas en el sur de Sudamérica fue posibilitada por la combinación de temperaturas relativamente cálidas y húmedas imperantes durante gran parte del Terciario, condiciones que no presentan en la región en la actualidad. Nuestros resultados (Figura 5.4), son concordantes con esta hipótesis y muestran que las llamadas Paleofloras Mixtas terciarias se distribuyen en un rango de temperaturas

medias anuales relativamente altas, asociadas a precipitaciones de verano. De acuerdo a este resultado, larga extensión tempo-espacial de las llamadas Paleofloras mixtas durante el terciario fue posibilitada por la existencia de un clima subtropical, que persistió entre el Eoceno y el Mioceno inferior, con influencia de dos regímenes hídricos, los vientos del este de fuente amazónica y vientos del oeste de las latitudes templadas. La comparación con otras regiones del sur de Sudamérica actual muestra que este escenario climático no tendría análogos modernos, y fue posible porque los Andes aun no ejercían un severo efecto de sombra de lluvias en los sistemas climáticos que controlan las precipitaciones del sur del continente.

Con respecto a la hipótesis original de Romero (1978), quien adjudica la mezcla de elementos florales a tolerancias ecológicas distintas de los taxa componentes, la comparación entre las características morfo-fisionómicas de las especies actuales y fósiles terciarios del género *Nothofagus* muestran lo siguiente (Fig 5.5): las morfo-especies fósiles de *Nothofagus* se asocian con un ámbito de condiciones climáticas más amplias que las que exhiben las especies modernas. Este resultado apoyaría la hipótesis de cambio de tolerancias ecológicas de los linajes planteadas por Romero (1978) y es concordante con un clima Terciario sin análogos en la actualidad.

La conclusión de que las así llamadas Paleofloras Mixtas terciarias tendrían un carácter único, sin equivalente actual, en lo que respecta a su régimen climático, nos llevó a preguntarnos por aquellas situaciones más próximas a este régimen, que podrían conservar en mejor forma los remanentes actuales de las floras mixtas terciarias en Chile. Como se dijo anteriormente, la zona de Chile central correspondiente a la transición Mediterráneo-Templada (36° S-40° S) posee en la actualidad temperaturas

más místicas junto a precipitación estival, y mantiene la mas equilibrada mezcla de elementos fitogeográficos distintos (Villagrán & Hinojosa 1997).

En el Capítulo 4 exploramos los bosques de esta zona, comparando la fisionomía y fitogeografía de los taxa presentes en cinco localidades de la Cordillera de la Costa, entre 30° y 40° S, con las tafofloras terciarias estudiadas en esta tesis. De acuerdo a nuestros resultados, la máxima analogía fisionómica y fitogeográfica se da entre las tafofloras del Oligoceno y Mioceno de Chile central (Cerro Las Aguilas y Goterones) y las localidades actuales con bosque decido Maulino de Los Ruiles y Los Queules (en torno a 36° S) A partir de estas convergencia fisionómicas es posible postular a ambas floras como los antecedentes paleobotánicos más próximos a las tafofloras terciarias, en particular las llamadas tafofloras mixtas. Por otra parte, se muestra una analogía fisionómica y fitogeográfica entre la tafoflora Subtropical de Cerro Los Litres del Mioceno de Chile central y la vegetación esclerófila de Cerro La Campana (33°). Este resultado nos lleva a concluir que las floras neógenas de la pre-cordillera de Chile central ya empezaban a experimentar el efecto de sombra de lluvia a la influencia de los vientos del este, que caracterizan el clima mediterráneo actual.

¿Es útil concepto de Paleoflora Mixta?

Como ya fue mencionado en la introducción de esta Tesis, el concepto de Paleoflora Mixta involucra la reunión de géneros subtropicales - cálidos y templados-fríos, los cuales habrían integrado una paleoflora por inmigración de plantas antárticas (que pudo haber provisto sólo los elementos fríos pero también otros elementos cálidos), o por la

inmigración de una corriente floral del norte, que habría aportado parte de los elementos cálidos (Romero 1978).

Sin embargo, cuando analizamos la composición fitogeográfica de las tafofloras terciarias consideradas en este estudio, podemos observar que esta “mezcla” de distintos elementos fitogeográficos no es una condición exclusiva de las llamadas Paleofloras Mixtas, definidas por Romero. Otras Paleofloras del Terciario también exhiben mezclas de elementos en distintas proporciones (Fig. 5.6). De igual forma, esta mezcla de elementos es un carácter propio de la flora de la región mediterránea de Chile central actual (Fig. 5.7), lo que corrobora lo expuesto por Villagrán e Hinojosa (1997), quienes enfatizan la condición de mezcla como una característica de la composición fitogeográfica de los bosques de Chile. Así, la mezcla de distintos elementos fitogeográficos en la flora fósil y actual, sería una condición inherente a la evolución vegetacional del cono sur de Sudamérica, y no una propiedad de un grupo específico de floras fósiles. La mezcla de elementos fitogeográficos, registrada en los afloramientos estudiados por Romero (1978), podría ser explicada entonces, por la incorporación de taxa Austral-Antárticos que diversificaron a partir del elemento Australasiano en la porción austral del Gondwana occidental. Este elemento Australasiano formó parte de la vegetación tropical – subtropical que ocupaba la región a comienzos del Terciario (Fig. 5.6). La creciente presencia de taxa Austral – Antárticos a través del período (Fig. 5.6), sería una consecuencia de los cambios climáticos y tectónicos acaecidos durante ese período, como son el descenso de las temperaturas medias y de las precipitaciones a través del Terciario, la separación de Australia de Sudamérica – Antártica y el consecuente inicio de la glaciación Antártica (Fig. 5.1).

El ejemplo más significativo de este proceso de diversificación florística a través del Terciario correspondería al género *Nothofagus*, taxa considerado como icono de taxa Austral – Antártico, y asociado a condiciones templadas-frías (Romero 1978, 1986, Troncoso & Romero 1998). El género *Nothofagus* tendría un extenso biocron en Sudamérica, desde el período Cretácico hasta la actualidad (Troncoso & Romero 1998), cuyo probable centro de diversificación se encontraría en la región austral del Gondwana (citas en Manos 1997), probablemente a partir de linajes Australasianos (Hill 1992). Su presencia, aunque con muy bajas proporciones, en Paleofloras dominadas por elementos tropicales-subtropicales (incluyendo elementos australasianos), bajo condiciones cálidas y húmedas durante el Terciario (Fig. 5.6, esta tesis; Troncoso & Romero 1998), es coherente con la idea de la diversificación del género a partir de elementos con tolerancias ecológicas diferentes a las de las especies actuales (capítulo 4). Además, es concordante con las relaciones a nivel molecular y morfológico entre los actuales *Nothofagus* sudamericanos, del subgénero *Nothofagus*, y los taxa tropicales-subtropicales de Nueva Guinea – N. Caledonia, del subgénero *Brassospora* (Manos 1997).

Los picos de abundancia y diversidad del elemento Austral-Antártico (donde domina *Nothofagus*) durante el Eoceno al Oligoceno, con persistencia de elevadas proporciones de elementos cálidos como el Neotropical, Australasiano, etc.(Fig. 5.6), estarían asociados a los descensos en las paleotemperaturas a nivel global (Fig. 5.1), y relacionados con el mayor evento de vicarianza de ese período, como fue la separación de Australia de Sudamérica – Antártica y el inicio de la glaciación Antártica (Hinojosa & Villagrán 1997). El resultado de este evento de enfriamiento climático y el fuerte

aumento en las proporciones del elemento Austral – Antártico en las floras fósiles terciarias, fue la estructuración de una mezcla más equilibrada entre los diferentes elementos fitogeográficos (Fig. 5.6), que tendría relación con los actuales bosques de la región central de Chile entre los 35° y 40° S (Capítulo 4).

Así, considerando en forma conjunta la distribución de elementos fitogeográficos de las paleofloras consideradas en esta tesis y nuestras estimaciones paleoclimáticas, es posible re-plantear la evolución paleovegetacional del Terciario del sur de Sudamérica a través del siguiente modelo (Fig. 5.6):

Durante el Paleoceno, el cono sur habría sido ocupado por una **Paleoflora Gondwánica**, bajo condiciones climáticas tropicales, cálidas y muy húmedas. Esta Paleoflora se caracterizaba por la mezcla de elementos fitogeográficos (Australasiano, Neotropical, Pantropical), distribuidos actualmente en regiones cálidas del mundo. El elemento austral – antártico estaba ausente. Desde comienzos del Eoceno hasta el Eoceno medio el cono sur habría estado poblado por una **Paleoflora Subtropical Gondwánica**, bajo condiciones climáticas algo menos cálidas que la Paleoflora anterior y un régimen de lluvias bi-estacional, con aportes de humedad provenientes tanto de vientos del este como del oeste. Los elementos florístico característicos de esta Paleoflora tienen actualmente distribución Neotropical y Pantropical con una menor proporción del elemento Australasiano y una representación muy baja del elemento Austral-Antártico. Desde finales del Eoceno hasta comienzos del Mioceno, se conformaría una **Paleoflora Mixta**, bajo condiciones climáticas más frías y menos húmedas que las imperantes anteriormente, una consecuencia del enfriamiento global del clima provocado por la glaciación Antártica. El rasgo más relevante de la composición

fitogeográfica de esta Paleoflora reside en el aumento sustancial del elemento de distribución actual Austral-Antártica, aunque persisten proporciones equivalentes de los elementos cálidos Neotropical y Pantropical, y algo menores del elemento Amplio, hecho que nos lleva a postular a esta flora como verdaderamente "Mixta", es decir caracterizada por una mezcla equiparada de elementos florales de distintas procedencias y tolerancias a las nuevas condiciones climáticas desarrolladas en el período. Desde el Mioceno inferior al superior, Chile central habría sido ocupado por una **Paleoflora Subtropical Neógena**, bajo condiciones climáticas relativamente más cálidas y lluviosas que en el período precedente, aunque con tendencia hacia la sequía estival. El desarrollo de esta Paleoflora se correlaciona con un evento de calentamiento global, con aumento de las temperaturas medias por sobre 5° C. Sin embargo, la creciente sombra de lluvia de los Andes, con alturas al menos la mitad de las actuales (Gregory-Wodzicki 2000), probablemente estaba afectando negativamente la influencia de la lluvia procedentes del este. En la composición fitogeográfica de esta Paleoflora destaca la dominancia de elementos cálidos (Neotropical , Pantropical y Australasiano), disminución del elemento Austral – Antártico y significativo aumento de elementos actualmente endémicos de los bosques del sur de Sudamérica. En consecuencia, esta Paleoflora exhibe un carácter más "moderno" en su composición florística, con bastante cercanía a la composición fitogeográfica de los bosques actuales del sur de Sudamérica.

Figura 5.1. Estimaciones de temperaturas y precipitaciones para el sur de Sudamérica. A.- Temperatura media anual. B.- Precipitación media anual. Barras indican intervalo de confianza al 95%.

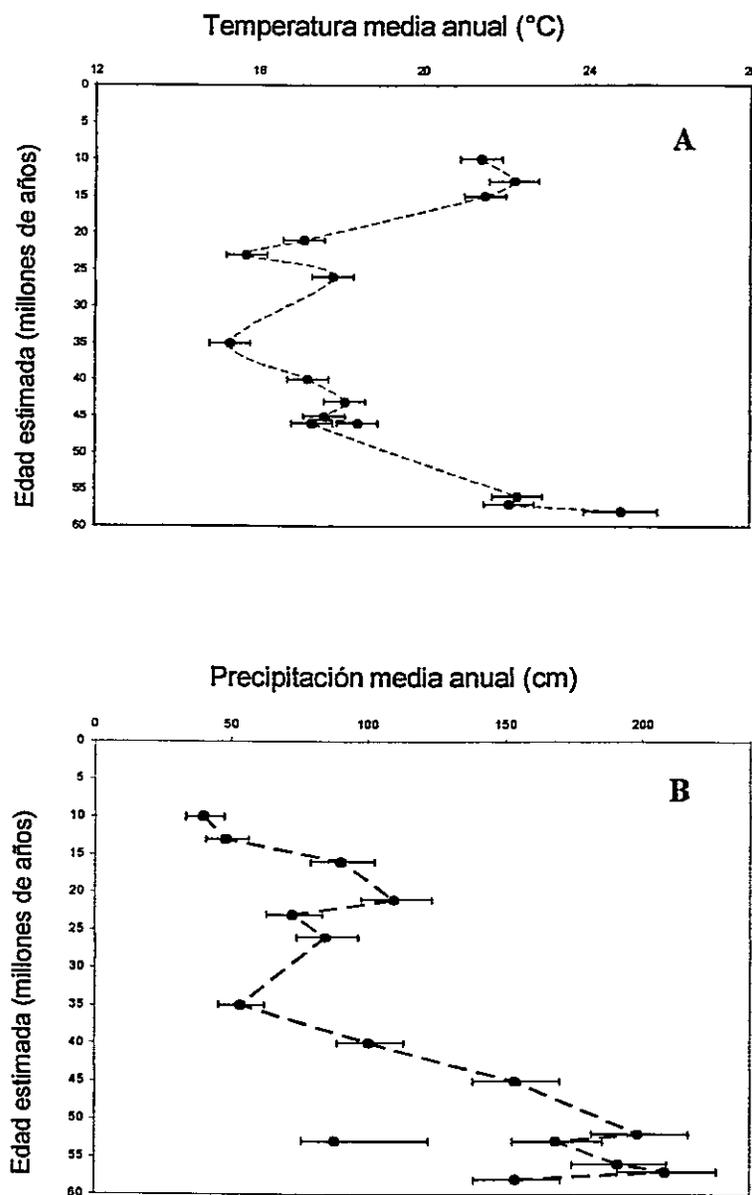


Figura 5.2. Nomograma de ecuabilidad térmica de acuerdo a Axelrod (1992). Con símbolos de colores se indican las diferentes Floras Mixtas del Terciario de Sudamérica. Círculos blancos corresponde a Paleofloras Neotropicales, mientras que triángulos blancos a Paleofloras Subtropicales y cuadrados blancos a Paleofloras Antárticas.

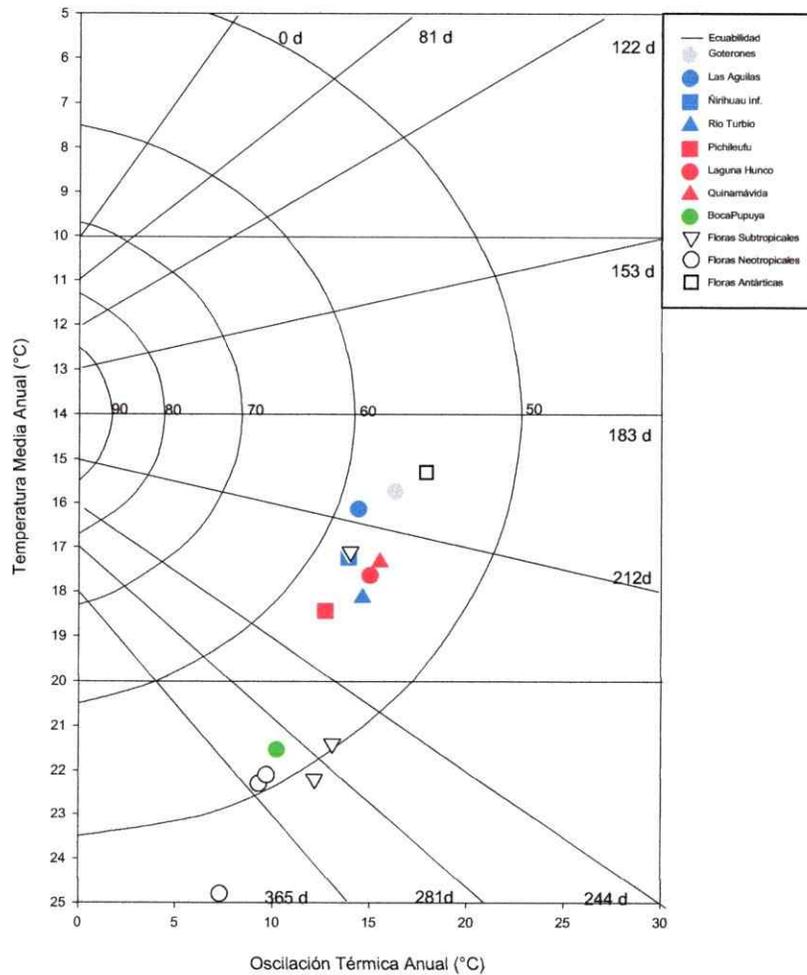


Figura 5.3 Precipitación de los tres meses consecutivos más secos de Tafofloras Mixtas terciarias, de acuerdo a las base de datos CLAMP3B (A) y CLAMP3B+BOLIVIA (B).

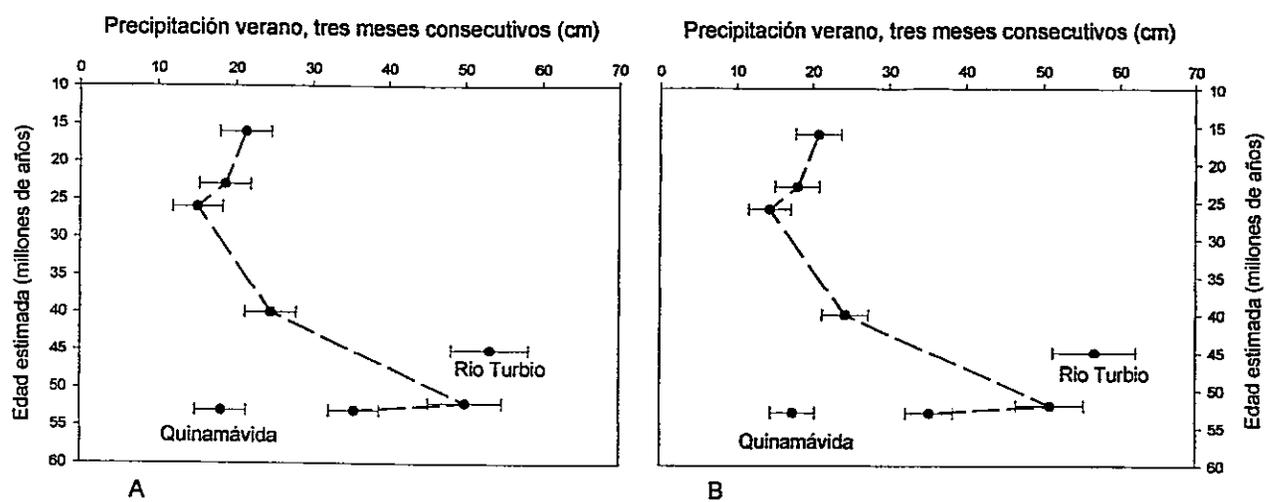


Figura 5.5. Análisis de correspondencia considerando las características fisionómica-foliaras de taxa actuales (cuadrados negros) y fósiles (símbolos de colores) del género *Nothofagus*. P= *N. pumilio*; B= *N. betuloides*; O= *N. obliqua*; A= *N. antartica*; D= *N. dombeyi*; AL= *N. alpina*; G= *N. glauca*; ALE= *N. alessandrii*; L= *N. leonii*.

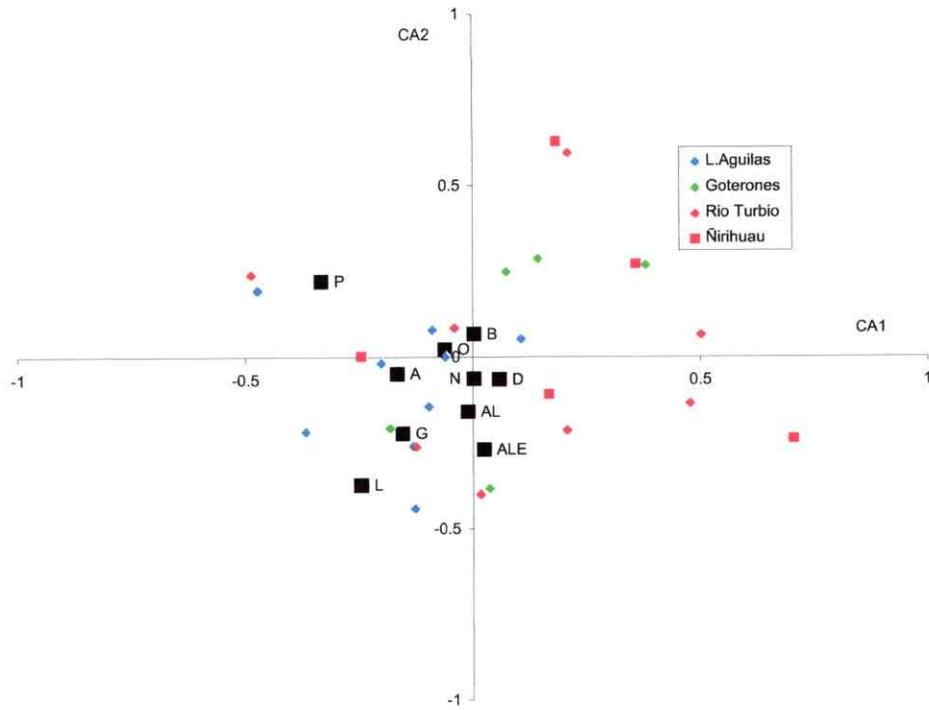


Figura 5.6. Distribución de elementos fitogeográficos en las tafofloras terciarias. PGO: Paleoflora Gondwánica occidental; PSG: Paleoflora Subtropical Gondwánica; PM: Paleoflora Mixta; PSN: Paleofloras Subtropical Neógena.

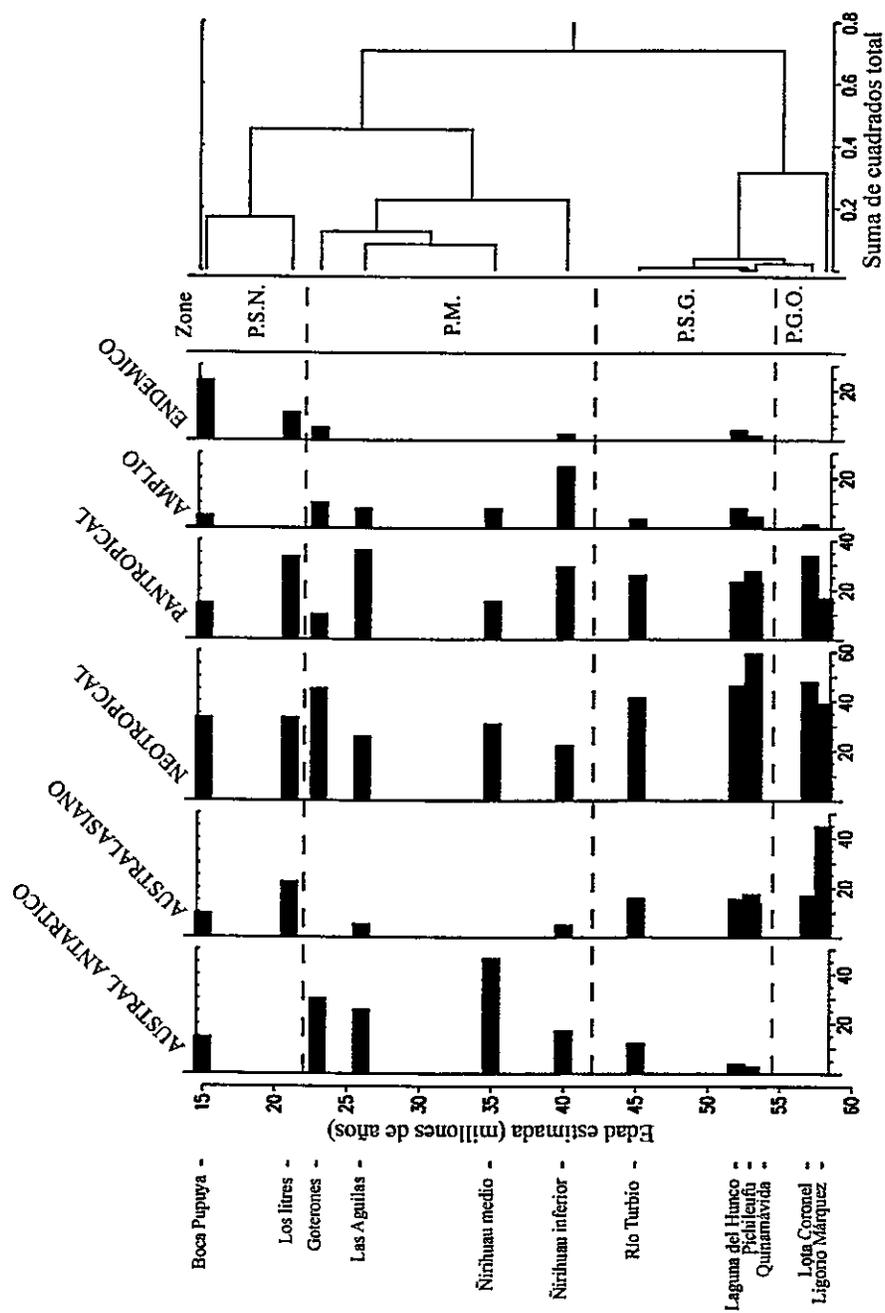
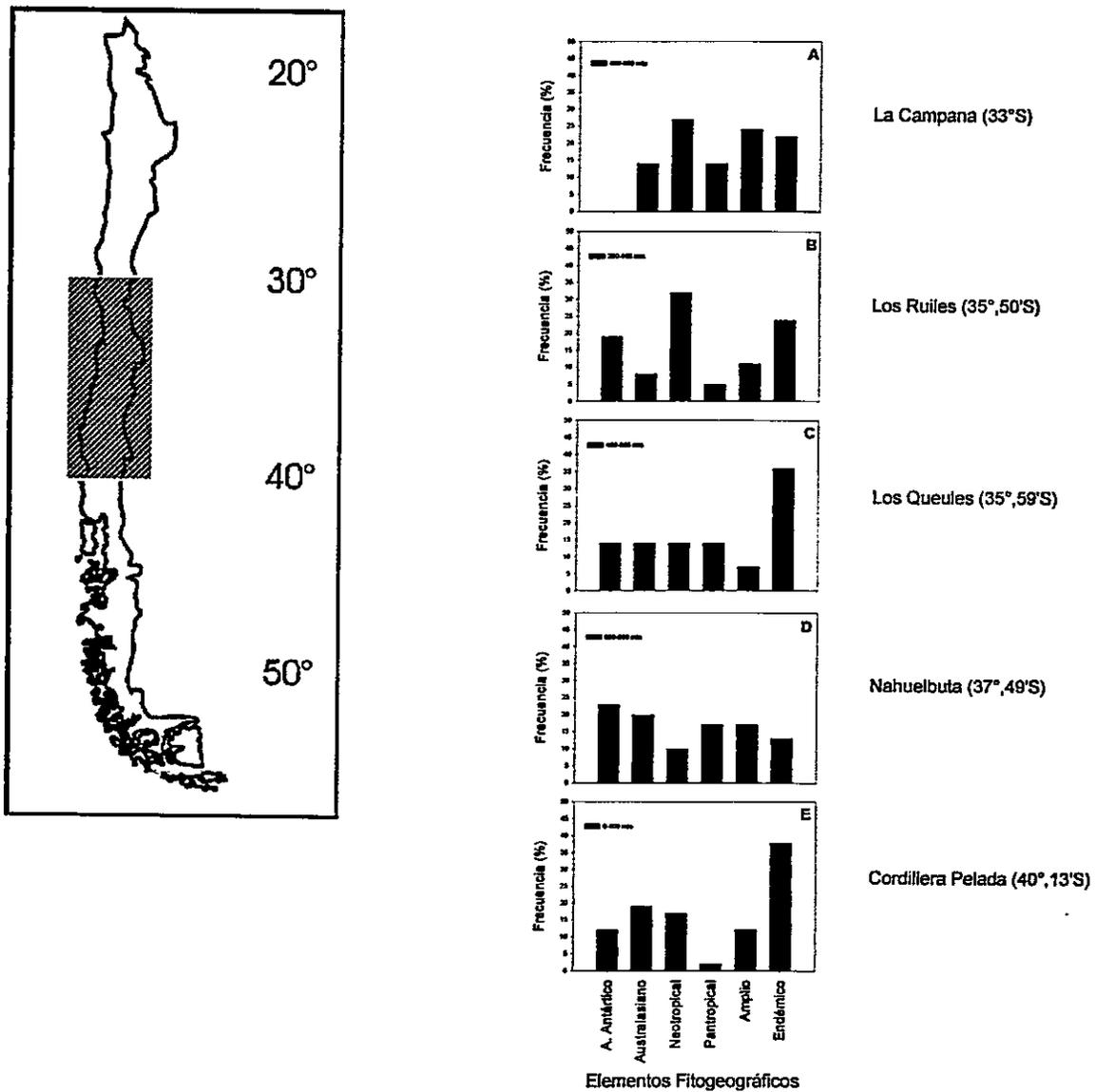


Figura 5.7. Frecuencia de elementos fitogeográficos en 5 localidades de la Cordillera de la Costa de Chile central, en un gradiente latitudinal, entre 33° y 40° S.



LITERATURA CITADA

- ARROYO M, LA CAVIERES, A PEÑALOZA, M RIVEROS & AM FAGGI (1995) Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En ARMESTO JJ C VILLAGRÁN & MTK ARROYO (eds) Ecología de los bosques nativos de Chile: 71-99. Comité de publicaciones científicas, Vicerrectoría Académica, Universidad de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.
- DINGLE RV & M LVELLE (2000) Antarctic Peninsula Late Cretaceous-Early Cenozoic palaeoenvironments and Gondwana palaeogeographies. *Journal of African Earth Sciences* 31:91-105.
- DUSÉN P (1916) Über die Tertiäre flora der Seymour-Insel. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903*. 3:1-27.
- GREGORY-WODZICKI KM (2000) Uplift history of the central and northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin* 112:1091-1105.
- HILL R (1992) *Nothofagus*: Evolution from a Southern Perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 7:190-194.
- HINOJOSA LF & C VILLAGRÁN (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:225-239.
- MANOS P (1997) Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequence (ITS): Taxonomic congruence with morphology and plastid sequence. *American Journal of Botany* 84:1137-1155.
- MARTINEZ-PARDO R (1990) Major Neogene events of Southeastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77:263-278.
- MENÉNDEZ C (1971) Floras terciarias de la Argentina. *Ameghiniana* 8:357-370.
- ROMERO EJ (1978) Paleoecología y paleofitogeografía de las taofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15:209-227.
- ROMERO EJ (1986) Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 73:449-461.
- SCHMITHÜSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17:1-86.
- TRONCOSO A & EJ ROMERO (1998) Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. En FORTUNATO R & N BACIGALUPO (eds) Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica, vol 68: 149-172. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- VAN HUSEN C (1967) Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen. *Feriburger Geographische Hefte* 4:0-113.
- VILLAGRÁN C (1995) Quaternary history of the Mediterranean vegetation of Chile. En KALIN ZEDLER & FOX (eds) Ecology and Biogeography of Mediterranean ecosystem in Chile, California and Australia: 3-20. Springer Verlag, New York.

- VILLAGRÁN C & LF HINOJOSA (1997) Historia de los Bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis Fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:241-267.
- VILLAGRÁN C & JJ ARMESTO (2002) Fitogeografía Histórica de la Cordillera de la Costa de Chile. En.
- VILLAGRÁN C, JJ ARMESTO, LF HINOJOSA, J CUVERTINO, C PÉREZ & C MEDINA (2003) El Enigmático Origen del Bosque de Fray Jorge. En SQUEO FA JR GUTIÉRREZ & IR HERNANDEZ (eds) *Historia Natural del Parque Nacional Fray Jorge, Región de Coquimbo, Chile: Ediciones Universidad de La Serena, La Serena.*
- ZACHOS J, K LOHMANN, J WALKER & S WISE (1993) Abrupt climate change and transient climates during the Paleogene: A marine perspective. *Journal of Geology* 101:191-213.
- ZACHOS J, M PAGANI, L SLOAN, E THOMAS & K BILLUPS (2001) Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* 292:686-693.