

UCH-FC
B. Ambiental
D 542
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS –ESCUELA DE PREGRADO

Diversidad del género *Nothofagus* en la taoflora de Matanzas, Formación Navidad,
Durante el Mioceno Inferior.

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los
requisitos para optar al Título de:

Biólogo con mención en Medio Ambiente

Por

CAMILO FERNANDO EMILIO DÍAZ CISTERNAS

Director del Seminario de Título

Dr. Luis Felipe Hinojosa

Septiembre 2016

Santiago – Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, que el Seminario de Título presentado por el candidato:

CAMILO FERNANDO DÍAZ CISTERNAS

“Diversidad del género *Nothofagus* en la taoflora de Matanzas, Formación Navidad, Durante el Mioceno Inferior”

Ha sido aprobado por la Comisión evaluadora y revisora, como requisito parcial, para optar al título profesional de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo
Director Seminario de Título

Firma manuscrita en azul del Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo, sobre una línea horizontal.

Comisión Revisora y Evaluadora

Dr. Patricio Moreno Moncada
Presidente

Firma manuscrita en azul del Dr. Patricio Moreno Moncada, sobre una línea horizontal.

Dra. Alejandra González Vásuwez
Integrante

Firma manuscrita en azul de la Dra. Alejandra González Vásuwez, sobre una línea horizontal.



BIOGRAFÍA



Camilo Díaz Cisternas nació el 21 de junio de 1988 en la ciudad de Santiago, viviendo toda su infancia y adolescencia en la casa de su abuela junto a su madre y su hermana. Cursó la educación media en su querido y glorioso Liceo Manuel Barros Borgoño. A la edad de 20 ingresó a la Universidad de Chile a estudiar Biología con mención en Medio Ambiente en la Facultad de Ciencias. En su estancia en la universidad ingresó al laboratorio de paleología del Dr. Luis Felipe Hinojosa.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, deseo agradecer a mi tutor el Dr. Felipe Hinojosa por su apoyo y retos para que lograra obtener mi título profesional, por su paciencia y sus valiosas críticas y sugerencias. Además le agradezco por haberme abierto las puertas del Laboratorio de Paleoecología, lo que me permitió adquirir mis primeros conocimientos sobre biogeografía y macrofósiles.

Agradecer a mi familia, mamá, tía, hermana y primos que me apoyaron en todo.

Por supuesto agradecer a mis compañeros y amigos de carrera Jhonatan Alarcón, Juan Pablo Pino, Francisco Salinas y Daniel Zamorano, con los cuales pase momentos inolvidables.

Agradecer también a todos mis compañeros de laboratorio con los cuales compartí.

INDICE DE CONTENIDOS

Índice de tablas.....	vi
Índice de figuras.....	vii
Resumen.....	ix
Abstract.....	x
1. Introducción.....	1
1.2 Hipótesis y objetivos.....	11
2. Materiales y métodos.....	11
2.1 Área de estudio.....	11
2.2 Tratamiento de las muestras.....	12
2.3 Análisis de las hojas fósiles.....	12
2.4 Análisis estadístico.....	14
3. Resultados.....	14
3.1 Material fósil.....	14
3.1.1 Muestras fósiles.....	14
3.1.2 Descripción de los morfoespecies.....	16
3.1.3 Análisis de componentes principales de las muestras fósiles.....	24
3.1.4 Análisis conglomerado de las muestras fósiles.....	26
3.2 Imágenes computarizadas de las muestras fósiles.....	28
3.2.1 Análisis de componentes principales del total de muestras con imágenes computarizadas.....	28
3.2.2 Análisis conglomerado del total de muestras con imágenes computarizadas.....	32
3.2.3 Análisis de componentes principales con los valores promedio de cada morfoespecie.....	33
3.2.4 Análisis conglomerado con los valores promedio de cada morfoespecie.....	37
4. Discusión.....	38

4.1 Muestras fósiles.....	38
4.2 Imágenes computarizadas.....	41
4.2.1 Análisis de componentes principales.....	41
4.2.2 Análisis conglomerado.....	42
5. Conclusiones.....	43
Bibliografía.....	44
Anexos.....	51

INDICE TABLAS

Tabla 1: 21 rasgos foliares medidos mediante análisis digital.....	12
Tabla 2: Número de muestras bien conservadas por morfoespecie y asociación a cada uno de los morfoespecies definidos por Troncoso (1995).....	14
Tabla 3: Número de muestras totales para cada morfoespecie obtenido según (Ellis y col., 1999).....	15
Tabla 4: Matriz de Eigenvalue del análisis de componentes principales de los rasgos de (Ellis y col., 1999).....	25
Tabla 5: Matriz de peso vectorial de cada variable del análisis de componentes principales de los rasgos de (Ellis y col., 1999).....	26
Tabla 6: Medición de los 21 caracteres para el total de las muestras.....	28
Tabla 7: Matriz de Eigenvalue del análisis de componentes principales de los 21 caracteres para el total de las muestra.....	30
Tabla 8: Matriz de peso vectorial de cada variable del análisis de componentes principales de los 21 caracteres para el total de las muestra.....	31
Tabla 9: Promedios de la medición de los 21 caracteres de cada morfoespecie.....	33
Tabla 10: Matriz de Eigenvalue del análisis de componentes principales con el promedio de los 21 caracteres de cada morfoespecies.....	35
Tabla 11: Matriz de peso vectorial de cada variable del análisis de componentes principales con el promedio de los 21 caracteres de cada morfoespecies.....	36
Tabla 12: Diversidad de macrofósiles afines al género <i>Nothofagus</i> durante el terciario del sur de Sudamérica.....	40

INDICE FIGURAS

Figura 1: Muestra mejor conservada de la morfoespecie NMLFH-1, obtenido mediante (Ellis y col., 1999).....	16
Figura 2: Muestra mejor conservada de la morfoespecie NMLFH-2, obtenido mediante (Ellis y col., 1999).....	17
Figura 3: Muestra mejor conservada de la morfoespecie NMLFH-3, obtenido mediante (Ellis y col., 1999).....	18
Figura 4: Muestra mejor conservada de la morfoespecie NMLFH-4, obtenido mediante (Ellis y col., 1999).....	19
Figura 5: Muestra mejor conservada de la morfoespecie NMLFH-5, obtenido mediante (Ellis y col., 1999).....	20
Figura 6: Muestra mejor conservada de la morfoespecie NMLFH- 6, obtenido mediante (Ellis y col., 1999).....	21
Figura 7: Muestra mejor conservada de la morfoespecie NMLFH- 7, obtenido mediante (Ellis y col., 1999).....	22
Figura 8: Muestra mejor conservada de la morfoespecie NMLFH- 8, obtenido mediante (Ellis y col., 1999).....	23
Figura 9: Análisis de componentes principales con los rasgos foliares de (Ellis y col., 1999).....	24
Figura 10: Análisis de conglomerado para las 8 morfoespecies definidas en el presente trabajo con los rasgos foliares de (Ellis y col., 1999).....	27

Figura 11: Análisis de componentes principales de los 21 caracteres para el total de las muestras con imagen computarizada.....	29
Figura 12: Análisis de conglomerado para el total de las muestras.....	32
Figura 13: Análisis de componentes principales con el promedio de los 21 caracteres de las imágenes computarizadas para de cada morfoespecies.....	34
Figura 14: Análisis de conglomerado para el promedio de los 21 caracteres de las imágenes computarizadas de cada morfoespecie.....	37
Figura 15: Muestra mejor conservada del morfoespecie <i>Nothofagus sp. 2</i> , definido por Troncoso 1999. Material obtenido del Museo Chileno de Historia Natural.....	50
Figura 16: Muestra mejor conservada del morfoespecie <i>Nothofagus sp. 4</i> , definido por Troncoso 1999. Material obtenido del Museo Chileno de Historia Natural.....	51
Figura 17: Muestra mejor conservada del morfoespecie <i>Nothofagus sp. 3</i> , definido por Troncoso 1999. Material obtenido del Museo Chileno de Historia Natural.....	52
Figura 18: Muestra mejor conservada de <i>N. gonzalezii</i> , definido por Troncoso 1999. Material obtenido del Museo Chileno de Historia Natural.....	53
Figura 19: Muestra mejor conservada del morfoespecie <i>Nothofagus sp. 1</i> , definido por Troncoso 1999. Material obtenido del Museo Chileno de Historia Natural.....	54

RESUMEN

La mezcla de elementos fitogeográficos en la flora de Chile es el resultado de la interacción de la biota vegetal con los grandes cambios geológicos y climáticos ocurridos durante el Cenozoico. Los actuales bosques de la zona centro-sur de Chile tendrían su origen en las Paleofloras del Paleógeno y Neógeno. Los registros y análisis de tafoflora para el Paleógeno de Chile central han permitido entender los cambios de distribución espacial y temporal de los bosques durante este periodo. Sin embargo, la flora fósil del Neógeno de Chile central se encuentra menos estudiada. Una formación interesante de analizar corresponde a la de Navidad, debido a que alberga un amplio registro fósil asignado para al Mioceno Inferior- Mioceno Medio de este periodo. Dentro de esta formación se encuentra el nivel fosilífero de Matanzas el cual es previo al evento de calentamiento global ocurrido durante este periodo conocido como Óptimo Climático del Mioceno Medio y uno posterior al evento "Los Pololos". Esto último permitiría evaluar cambios de diversidad de taxas frente a un evento de calentamiento global. En este seminario de título se analizó la tafoflora afin al género *Nothofagus* de la sección Matanzas, debido a que es un taxa emblemático de la flora del hemisferio sur que ha seguido los cambios de vegetación en respuesta a los eventos climáticos de los últimos 80 millones de años. El análisis de esta flora fósil consistió en determinar el número de morfoespecies afines al género *Nothofagus*. Para esto se utilizó como guía el Manual of Leaf Architecture. De un total de 121 muestras de hojas fósiles analizadas se obtuvieron 8 morfoespecies. Además se realizó la medición de 21 caracteres foliares a través de imágenes computarizadas de las muestras mejor conservadas. En general, la mayor diversidad obtenida, en comparación con la actual y el periodo posterior, se podría atribuir a que durante el Mioceno Inferior se dieron mayores amplitudes espaciales de clima mesotermal, permitiendo una diversificación y expansión del género.

ABSTRACT

The Phytogeographical mixing elements in the flora of Chile is the result of the interaction of vegetative biota with large geological and climatic changes during the Cenozoic. Current forests in the central-southern part of Chile have their origin in the Neogene and Paleogene Paleoflora records and analysis on the Paleogene taphoflora of central Chile have allowed understanding the changes spatial and temporal of forests during this period. However, the fossil flora of central Chile Neogene is less studied. An interesting formation analysis corresponds to Navidad because it has a large fossil record assigned to the Lower Miocene - Middle Miocene of this period. Within this formation meet the Matanzas level which is prior to the global warming event occurred during this period is known as Middle Miocene Climate Optimum and one post-event "Los Pololos". The latter would assess changes in diversity of taxa against an event of global warming. This seminar title related taphoflora the genus *Nothofagus* of Matanzas section, was analyzed because it is an emblematic taxa of flora in the southern hemisphere that has continued to vegetation changes in response to climatic events of the last 80 million years. The analysis of this fossil flora was to determine the number of gender-related morphospecies *Nothofagus*. To this was used as a guide of Leaf Architecture Manual. Out of a total of 121 samples analyzed fossil leaves eight morphospecies were obtained. In addition was performed the measuring 21 foliar characters through computerized images in the best preserved samples. In general, the greater diversity obtained, compared with the current and subsequent period, this could be attributed to that during the lower Miocene they gave larger spatial amplitudes occurred on mesothermal climate, allowing diversification and expansion of the genus.

1. INTRODUCCIÓN

Durante el Cenozoico (últimos 65 millones de años) una serie de cambios geológicos y climáticos de escala global marcaron la distribución y composición de la flora del sur de Sudamérica (Hinojosa & Villagrán, 1997; Hinojosa, 2005; Hinojosa y col., 2006; Romero, 1978; Romero, 1986; Villagrán & Hinojosa, 1997). Como resultado de estos cambios tectónicos y climáticos la biota de bosque actual se caracteriza por una mezcla de taxa de distintos orígenes fitogeográficos: Neotropicales, Pantropicales, Australasiáticos, Australantártico, y Endémicos. Estos últimos alcanzando un 32 % a nivel de géneros para la biota forestal del sur de Sudamérica, mientras que el resto de los elementos fitogeográficos varían desde el 28% en el Neotropical a 12,7% en los Austral-Antártico y 7,3% en los Australasiáticos. Las diferentes proporciones de los elementos fitogeográficos dan cuenta de las conexiones que existieron entre el sur de Sudamérica con Sudamérica tropical y Australasia (Hinojosa & Villagrán, 1997; Villagrán & Hinojosa, 1997).

Dentro de los principales cambios geológicos y climáticos ocurridos durante este periodo destaca el inicio de la separación de Australia de la Antártida, lo cual incide en la glaciación del sector este de la Antártida y en una consecuente disminución en las temperaturas oceánicas superficiales, hace 38 Ma durante el Paleógeno en la transición Eoceno/Oligoceno (Kvasov & Verbitski, 1981; Lawver y col. 1992; Veevers & Li, 1991; Zachos y col., 2001). Para el Neógeno, específicamente en el Mioceno y Plioceno (23 a 2.6 millones de años antes del presente), los cambios geológicos más relevantes corresponden al comienzo de la separación de Sudamérica y Antártida en el Mioceno Inferior la que culmina durante el Mioceno Medio y Mioceno Superior (14-12 Ma), coetáneo con la glaciación del sector oeste de la Antártida (Kvasov & Verbitski, 1981; Lawver y col.1992; Ghidella y col., 2007; Zachos y col., 2001). Entre el Mioceno Superior y

el Plioceno se registra el máximo levantamiento de los Andes, provocando el aislamiento de la región sur de Sudamérica (Abraham y col., 2000; Gregory, 2000; Hinojosa & Villagrán, 1997; Ramos y col., 1996). Durante el Mioceno Inferior y hasta el Mioceno Superior se registra un gran evento de transgresiones marinas en el sector este de Sudamérica, afectando las regiones patagónicas y centrales de Argentina (Martínez-Prado, 1990; Uliana & Biddle, 1988). En relación a estos eventos tectónicos, se registran profundos cambios climáticos a nivel global. Durante el límite Paleoceno/Eoceno se registraron condiciones tropicales, las cuales están relacionadas con el evento cálido húmedo denominado Óptimo Climático del Eoceno, el cual comenzó hace 55 Ma y duró aproximadamente 20 Ma, estimando temperaturas superficiales del mar por sobre 12 °C en relación con la actualidad, siendo el período más cálido en la Tierra en los últimos 65 millones de años (Zachos y col., 2001). A finales del Eoceno y comienzos de Oligoceno se registran una tendencia hacia condiciones más frías (Zachos y col., 2001). Posteriormente se registran leves incrementos de temperatura y precipitación, seguido de un nuevo evento cálido húmedo durante el Mioceno Medio y Mioceno Superior, conocido como el Óptimo Climático del Mioceno Medio (producido entre los 15 y 17 Ma), en el cual se registran aumentos en la temperatura media global oceánicas de aproximadamente 2 °C (Zachos y col., 2001). Hinojosa (2005) estimó aumentos de temperatura que fluctúan entre los 6° y 9° en la transición del Mioceno Inferior al Mioceno Medio. Posteriormente durante el Mioceno Superior destaca la formación de la Diagonal Árida de Sudamérica producto del levantamiento de los Andes y la intensificación de la corriente de Humboldt contemporánea a la glaciación oeste de la Antártida (Abraham y col., 2000; Hinojosa & Villagrán, 1997). Esta Diagonal Árida consiste en una banda de precipitación por debajo de los 500 mm, la cual produce un fuerte contraste en la vegetación entre ambas vertientes de los Andes (Villagrán & Hinojosa, 1997).

Asociado a los cambios climáticos y los eventos tectónicos mencionados anteriormente, los estudios de yacimientos fósiles documentan una sucesión espacial y temporal de una serie de paleofloras en el sur de Sudamérica (Quattrocchio y col., 2013; Hinojosa & Villagrán, 1997; Hinojosa, 2005; Romero, 1986).

Romero (1978, 1986) describió una sucesión espacial y temporal de 3 paleofloras en el sur de Sudamérica durante el Paleógeno. La paleoflora Neotropical caracterizada por poseer familias leñosas tropicales-cálidas compuesta de elementos fitogeográficos Neotropicales, Pantropicales y Australasiáticos durante el Paleoceno. Esta paleoflora Neotropical fue reemplazada por una paleoflora Mixta compuesta por taxa subtropicales cálidos y subantárticos templado-fríos durante el Eoceno en el sur de Sudamérica (desde 30° S hasta el extremo sur del continente 51° S). Posteriormente la paleoflora Mixta se desplaza hacia el norte y es reemplaza por una paleoflora Antártica, de taxa subantárticos templado-fríos, en gran parte del sur de Sudamérica durante el Oligoceno.

Hinojosa (2005) reestructuró esta sucesión en 4 paleofloras, clasificadas como Gondwánica, Subtropical Gondwánica, Mixta y Subtropical Neógena. Las paleofloras Gondwánica y Subtropical Gondwánica se desarrollaron en condiciones tropicales asociado al evento cálido húmedo del Paleoceno/Eoceno (55 Ma). La composición fitogeografía de la paleoflora Gondwánica consiste en elementos Australasiáticos, Neotropicales y Pantropicales, mientras que la Subtropical Gondwánica presenta elementos Austral-Antártico manteniendo los elementos Neotropical, Pantropical y Australasiano, este último en menor proporción. La paleoflora Mixta se asociaría a condiciones más templadas y secas producto del evento de enfriamiento del límite Eoceno/Oligoceno. Esta paleoflora destaca por un aumento en la proporción del elemento Austral-Antártico, manteniendo elementos Neotropicales y Pantropicales. Finalmente la Subtropical Neógena asociada al aumento de temperaturas durante el óptimo climático

del Mioceno Medio. Caracterizada por disminución del elemento Austral-Antártico, la dominancia Neotropical, Pantropical y Australasiático con un aumento significativo del elemento endémico (Hinojosa, 2005). Resultados similares se obtuvieron de análisis palinológicos (Quattrocchio y col., 2013). Durante el Paleoceno se desarrolló una paleoflora Gondwánica caracterizada por la dominancia de elementos Australasiano, Neotropical y Pantropical. Durante el Eoceno Temprano domina una flora con taxones Neotropicales y Pantropicales, con menos presencia de elementos Australasiáticos. Para el límite Eoceno/Oligoceno destaca la presencia de palinomorfos Antárticos, perteneciente a la paleoflora Mixta. A finales del Oligoceno y comienzo del Mioceno ocurre una dispersión de elementos Neotropicales (Quattrocchio y col., 2013).

Durante el Neógeno del sur de Sudamérica (desde 30° S hasta el extremo sur del continente 51° S) se describe un reemplazo de bosques mezcla del Oligoceno a bosques Subtropicales, compuestos por elementos fitogeográficos Neotropicales, Pantropicales, Australasiáticos y elementos actualmente endémicos de los bosques de Sudamérica. El desarrollo de esta paleoflora se relaciona principalmente al Óptimo Climático del Mioceno Medio (Hinojosa, 2005).

Específicamente para Chile central, se ha descrito una sucesión espacial y temporal de una flora Neotropical a una Mixta durante el límite Paleógeno-Neógeno. Durante el Mioceno Inferior de Chile central se describe una dominancia de paleoflora Mixta con *Nothofagus*, con taxa Austral-Antártico, Neotropicales y Pantropicales, asociada a una tendencia de enfriamiento desde el Eoceno Superior hasta el límite Oligoceno-Mioceno (Hinojosa & Villagrán, 1997). Esta paleoflora fue reemplazada durante el Mioceno Medio y Superior por una Subtropical sin *Nothofagus*, la cual presenta un aumento de taxa termófilos de origen Neotropical, Pantropical y Australasiano con una

disminución de taxa criófilos Austral-Antárticos (Hinojosa, 2005; Hinojosa & Villagrán, 1997).

Uno de los primeros análisis paleobotánico para el Neógeno de la zona centro-sur de Chile corresponde al realizado por Troncoso (1991) en el Mioceno de la formación Navidad (VI región). De acuerdo a fechados Sr/Sr y K/Ar, la edad de esta formación abarca desde los 23 Ma a 12 Ma, es decir desde el Mioceno Inferior a principios del Mioceno Superior (Gutiérrez y col., 2011). Los registros de la tafloflora más antigua (Goterones) indican que esta formación alberga una flora Mixta de Podocarpaceae, Myrtaceae y Cunoniaceae, con importante presencia de *Nothofagus* asociable a un bosque húmedo. El estudio de esta sección ha sido completando recientemente con estudios palinológicos, los cuales confirman la presencia de Paleofloras Mixtas durante el Mioceno en Chile central (Barreda y col., 2011). El segundo nivel fosilífero analizado por Troncoso corresponde al de Boca Pupuya del Mioceno Medio. La tafloflora de esta localidad presenta una importante presencia de Lauraceae y una especie de *Nothofagus*, asociable a un bosque húmedo Subtropical (Hinojosa & Villagrán, 1997). En un estudio posterior realizado por Troncoso & Encinas (2006) en el cerro Centinela de la misma formación asignada al Mioceno Tardío-Plioceno Temprano se sugiere que el conjunto paleoflorístico analizado corresponde a un conjunto de diferentes paleocomunidades vegetales, un primer gran grupo corresponde a taxa de características templadas a templada-frías, representado por los géneros *Nothofagus*, *Amormyrtus* y *Austrocedrus*. El segundo gran grupo corresponde a taxa de características cálidas, dentro de las cuales destacan *Schinus*, *Acacia* y *Nectandra*. Otro estudio paleobotánico para este periodo corresponde al realizado por Hinojosa (1996) en el cual describe una tafloflora tropical-subtropical para Chile central en el cerro Los Litres (21 Ma), siendo éste el primer antecedente del espectro florístico del actual bosque esclerófilo en Chile central.

A pesar de estos esfuerzos, la paleobotánica del Neógeno de Chile central es poco conocida, en comparación a la del Paleógeno, debido a la escasez de afloramientos (Hinojosa & Villagrán, 1997).

Bajo este contexto de cambios de distribución y diversidad de taxa vegetales frente a eventos climáticos ocurridos durante el Neógeno, resulta interesante analizar la formación Navidad. Dentro de esta formación se ha registrado una abundante diversidad de fauna fósil: cangrejos (Feldmann y col., 2005), peces (Suárez y col., 2006), moluscos (Nielsen, 2005) y foraminíferos (Finger y col., 2007). Tavera (1979) dividió a esta formación en 3 miembros: Navidad, Lincancheu y Rapel. Dentro del miembro Navidad es posible identificar los niveles fosilíferos Navidad, Goterones, Matanzas, Boca Pupuya, Punta Perro y Los Pololos. Recientemente se le ha asignado una edad miocena temprana a media (Gutiérrez y col., 2011). Esta formación abarca el evento de calentamiento global de la época "Óptimo Climático del Mioceno Medio", incluyendo una sección con una previa al evento (flora fósil de Matanzas) y uno con una posterior (flora fósil de Los Pololos).

Un taxón interesante de analizar en este contexto corresponde a *Nothofagus* debido a que ha seguido los cambios de vegetación en respuesta a los eventos climáticos de los últimos 80 millones de años (Cook & Crisp, 2005). Ya en 1971 Van Steenis lo consideraba un género clave en los estudios de biogeografía, debido a su amplia distribución en el hemisferio sur y su excelente registro fósil. Perteneciente a la familia *Nothofagaceae*, presenta una distribución disyunta en los bosques templados del hemisferio sur tanto en Nueva Zelanda, Australia, Tasmania, Nueva Caledonia y Sudamérica (Cook & Crisp, 2005). *Nothofagus* se ha dividido en cuatro subgéneros (*Brassospora*, *Fuscospora*, *Lophozonia* y *Nothofagus* (Hill & Read, 1991). Este género está compuesto de 35 especies 19 pertenecientes al subgénero *Brassospora*,

distribuyéndose 14 en Nueva Guinea y 5 en Nueva Caledonia. 6 representantes de *Fuscospora*, 4 en Nueva Zelandia, 1 en Sudamérica y 1 en Australia-Tasmania. 6 del subgénero *Lophozonia*, 1 en Nueva Zelandia, 2 en Australia-Tasmania y 3 en Sudamérica. Finalmente 5 representantes del subgénero *Nothofagus* son endémicos de Sudamérica.

El patrón disyunto de distribución geográfica exhibido por este género ha sido explicado por eventos de vicarianza ocurridos durante los grandes cambios geológicos globales que tuvieron lugar durante el Cenozoico (Knapp y col., 2005), así como dispersión a larga distancia (MacGlone, 2005). Dentro de los grandes cambios tectónicos ocurridos a nivel global y que marcaron la actual distribución del género destaca en primer lugar la separación de Nueva Zelanda de Gondwana a fines del Cretácico. Posteriormente la separación de Australia de Sudamérica y la Antártica durante el Eoceno Superior hace 35 Ma (Knapp y col., 2005; Swenson y col., 2001). Finalmente la separación de Sudamérica y Antártida durante el Mioceno Inferior (23 Ma.).

En América del Sur, *Nothofagus* se distribuye desde los 33° S, por la Cordillera de la Costa chilena y desde los 38° S, por la depresión intermedia, hasta 56° S, abarcando climas mediterráneo, templado y templado frío; habitando alturas por sobre los 1200 m.s.n.m en el extremo norte de su distribución y hacia el sur desde el nivel del mar hasta cerca de las altas cumbres cordilleranas (Donoso, 1987; Donoso, 1996; Troncoso & Encinas, 2006). En todo el rango geográfico sudamericano de *Nothofagus* las temperaturas medias anuales son inferiores a 15° C, llegando en el extremo sur, a 6° C. En Australia y Nueva Zelanda, *Nothofagus* crece en sectores en que la temperatura media anual es de 4,3° C-16° C (Troncoso & Encinas, 2006). Recientes modelos climáticos de nicho indican que las especies actuales de *Nothofagus* se encuentra principalmente habitando bajo condiciones microtermales y solo en latitudes tropicales bajo condiciones

mesotermiales (caracterizado por Köppen como temperaturas de -3°C a 18 °C durante el mes más frío y temperaturas sobre los 10 °C durante el mes más cálido). En términos de temperatura media anual la tolerancia climática del género va desde los 6,6° hasta los 20,5°C (Hinojosa y col., 2015).

El registro fósil de *Nothofagus* data del Cretácico con el hallazgo de cuatro tipos polínicos en depósitos de Antártica (83 Ma) (Dettman y col., 1990; Hill & Dettman, 1996), y en Sudamérica su registros data del Cretácico Superior (Mastrichtiano, 70 Ma). El registro polínico indica que *Nothofagus* estuvo presente en las latitudes medias del sur de Sudamérica desde el Eoceno Temprano (Okuda y col., 2006). Fue durante el Eoceno Medio que este género se diversificó, en un clima mesotermal (caracterizado por Köppen como temperaturas de -3°C a 18 °C durante el mes más frío y temperaturas sobre los 10 °C durante el mes más cálido) con abundantes precipitaciones durante el año y con baja estacionalidad térmica (Hinojosa & Villagrán, 2005; Read y col., 2010). Dusén 1899 describió 9 especies de *Nothofagus* para el terciario de la zona sur de Sudamérica datados entre el Oligoceno y el Mioceno Inferior. *Nothofagus serrulata*, *Nothofagus simplicidens*, *Nothofagus subjerruginea* Tanai, *Nothofagus densinervo*, *Nothofagus crenulata*, *Nothofagus dicksoni* Tanai, *Nothofagus gonzalezi* Tanai, *Nothofagus variabilis* y *Nothofagus magelhaenica*. De estas 9 especies fósiles 6 exhiben similitudes a las actuales especies que viven en América del Sur, mientras que el resto se relacionan con especies que viven en Nueva Zelandia. Estas fuertes similitudes con las especies vivientes darían cuenta de una muy baja tasa de cambio morfológico en este taxón.

Recientemente, a través de registro fósil de la Patagonia chilena en la formación Ligorio Márquez, se ha determinado que durante el Eoceno Temprano *Nothofagus* vivió bajo un clima mesotermal, cálido, húmedo y libre de heladas (MAT 17° a 20°C y MAP por sobre los 1500 mm). Además, se sugiere que la tolerancia mesotermal es una condición

ancestral en el género y que la tolerancia al frío habría evolucionado durante el Eoceno Medio-Oligoceno o después del Mioceno Medio (Hinojosa y col., 2015). La disminución global de temperatura ocurrida durante el Eoceno Medio-Oligoceno favoreció la diversificación y expansión del género hacia bajas latitudes, siguiendo su condición mesotermal ancestral (Hinojosa y col., 2016). Sin embargo esta expansión habría sido limitada en Sudamérica por las barreras que imponen la estacionalidad de las precipitaciones y el aumento de la sequía en latitudes medias (Hinojosa y col., 2016).

Entre los registros de hoja fósil de este género en la zona sur de Sudamérica destacan el trabajo de Troncoso (1991), quien identificó 5 morfoespecies en la zona centro sur de Chile durante el Mioceno Inferior y 1 durante el Mioceno Medio (Formación Navidad). Pino (2016) identifica 1 morfoespecie en el miembro Cerro Los Pololos, Mioceno Medio, de la formación Navidad. Troncoso & Encinas (2006) registran la presencia de *Nothofagus* a fines del Mioceno-comienzo Plioceno en la formación Navidad, sin embargo, no especifican el número de morfoespecies. Panti (2011) identificó 4 morfoespecies en la Patagonia para el Eoceno Superior/ Oligoceno Inferior. Pujana y col. (2015) identificó 5 morfoespecies en Patagonia durante el Mioceno Inferior.

El uso de la fisonomía foliar en el registro fósil durante los últimos años ha sido utilizado como aproximaciones para estimar las variables de paleotemperatura y paleohumedad (Wolfe, 1995; Wilf y col., 2003). Sin embargo, estos estudios se limitan a analizar la presencia o ausencia de dientes en la hoja. Con el fin de mejorar las paleoestimaciones se desarrolló un método que implica analizar 31 caracteres foliares llamado CLAMP (Wolfe 1993, 1995). A pesar de la utilización de un mayor número de caracteres foliares esta metodología no genera estimaciones de temperatura más precisas que el método anterior. Huff (2003) propone un nuevo procedimiento para evaluar la fisonomía foliar basado principalmente en análisis de imágenes computarizadas

de 21 caracteres foliares. Esta nueva herramienta permite reducir la subjetividad de los antiguos análisis mediante el uso de algoritmos para la mayoría de las mediciones (Royer y col., 2005).

Estudios de estimaciones paleoclimáticas basadas en fisionomía foliar en taofloras del Neógeno (Hinojosa, 2005), sugieren temperaturas estimadas durante el Mioceno Medio de Cerro Los Litres y Boca Pupuya que fluctúan entre 22.2 ($\pm 2.1^\circ$) °C y 25.6 ($\pm 2.1^\circ$) °C, esto implicaría un aumento de 6-9°C con respecto al Oligoceno-Mioceno Inferior con temperaturas aproximadas de 15.6° ($\pm 2.4^\circ$) °C - 16.9° ($\pm 2.4^\circ$) °C (Hinojosa, 2005), estimación para las floras fósiles de Goterones-Matanzas y Cerro las Águilas (Hinojosa, 1996; Troncoso, 1991). Estudios preliminares en el nivel Matanzas de la formación Navidad sugieren una temperatura media anual de 14,6 C° durante el Mioceno Inferior, 2 C° más que la MAT actual. Con respecto a las estimación de precipitación actual para el época, a inicios del Mioceno se observa un abrupto ascenso de las precipitaciones en comparación a las estimadas para el Oligoceno superior, el cual culmina con valores de 112,0 (+72,7;-44,1) cm. Durante el Mioceno Medio y Superior las precipitaciones caen culminando con valores mínimos de 43,6 (+28,3;-17,2) cm (Hinojosa 2005).

El presente trabajo persigue ampliar el esfuerzo de muestreo realizado por Troncoso (1991), analizando detalladamente las hojas fósiles afines al género *Nothofagus* y así determinar la diversidad del género en la Formación Navidad durante el Neógeno. Para esto se usara el Manual de Arquitectura Foliar (Ellis y col., 1999). Además, se pretende evaluar la utilidad de la metodología de imágenes computarizadas (Huff y col., 2003) para definir morfoespecies a través de caracteres cuantificables.

1.2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

HIPÓTESIS

Dado que la literatura ha propuesto un clima húmedo y con baja estacionalidad térmica durante el Mioceno Inferior, se esperaría encontrar una mayor diversidad de *Nothofagus* en relación al Mioceno Medio en la zona centro sur de Chile, debido a la diversificación y expansión de los taxa asociados a climas más secos de fines del Terciario en comparación a las condiciones mesotermiales ancestrales del género.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Realizar una descripción detallada y analizar las morfoespecies afines al género *Nothofagus* en el registro fósil de la sección Matanzas de la Formación Navidad.

Objetivos específicos:

- a. Determinar el número de morfoespecies afines al género *Nothofagus* utilizando el Manual de Arquitectura Foliar.
- b. Determinar agrupaciones de muestras afines al género *Nothofagus* utilizando análisis de imágenes computarizadas.
- c. Comparar las agrupaciones obtenidas por ambos métodos. Para evaluar la utilidad del método de imágenes computarizadas en la determinación de morfoespecies.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

La Formación Navidad se ubica $33^{\circ}57'30''\text{S}$ – $71^{\circ}52'15''\text{O}$ en la Cordillera de la Costa de la VI Región, Chile central. La edad de la Formación abarca el Mioceno Inferior al Mioceno

Medio (Gutiérrez y col., 2011). En el presente trabajo se analizará la sección Matanzas datada para el Mioceno Inferior (23 Ma), ubicada en los estratos basales de la Formación.

2.2. Tratamiento de las muestras

Se colectaron numerosas muestras en dos campañas, la colecta de fósiles se realizó utilizando martillos y cinceles geológicos en el nivel previamente identificado, a través de estudios geológicos.

Posterior a la colecta, las muestras de flora fósil fueron limpiadas utilizando un cincel de aire comprimido. A continuación se le asignó un código a cada muestra y un número a cada hoja fósil. Parte del material colectado no fue considerado para los análisis posteriores debido a la pobre preservación o estado fragmentado.

2.3. Análisis de hojas fósiles

Las muestras se analizaron utilizando las características morfológicas, con el fin de determinar morfoespecies foliares, para esto se usó como guía el Manual de Arquitectura Foliar (Ellis y col., 1999). En una primera división se procedió a agrupar las muestras según la forma de la hoja, el ápice, la base y los dientes (forma y número). En una segunda división se utilizó la morfología de la venación para obtener agrupaciones más finas y definir los morfoespecies. Estas observaciones se realizaron utilizando una lupa monocular.

Posteriormente se tomaron fotografías de las muestras mejor conservadas de cada morfoespecie. Con estas fotografías se procedió a medir 21 caracteres foliares de acuerdo a Royer y col., (2005) (Tabla 1). Primero utilizando el programa Adobe Photoshop CS6 se editaron las fotografías según el protocolo de Royer y col. (2005). Luego utilizando el programa ImageJ se midió el área de la lámina, el área de la lámina sin los dientes, el

perímetro de la lámina, el perímetro de la lámina sin los dientes, el largo de eje mayor, el largo de eje menor y el diámetro de Feret.

Igual procedimiento se realizó para analizar las morfoespecies definidas por Troncoso (1999). Debido al estado de conservación de las muestra sólo fue posible medir una muestra de las morfoespecies definidas por él, *Nothofagus sp 1*, *Nothofagus sp 2*, *Nothofagus sp 3* y *Nothofagus gonzalezii*.

Tabla 1: 21 rasgos foliares medidos mediante análisis digital.

Rasgo	Definición del rasgo
Área	Área de la lámina
Área interna	Área de la lámina sin los dientes
Perímetro	Perímetro de la lámina
Perímetro interno	Perímetro de la lámina sin los dientes
Relación de perímetro	Perímetro/Perímetro interno
Compacidad	$\text{Perímetro}^2/\text{Área}$
Factor de forma	$4\pi \text{Área}/\text{Perímetro}^2$
Largo de eje mayor	Línea más larga a través de la lámina
Largo de eje menor	Línea más larga perpendicular al largo de eje mayor
Diámetro de Feret	Diámetro de un círculo con la misma área que la hoja
Relación de Feret	Diámetro de Feret/Largo de eje mayor
Área de diente	Área de todos los dientes
Relación área	Área de diente/Área
Relación área de diente perímetro	Área de diente/Perímetro
Relación área de diente perímetro interno	Área de diente/Perímetro interno
Dientes primarios	Número de dientes primarios
Dientes secundarios	Número de dientes secundarios
Dientes totales	Dientes primarios mas dientes secundarios
Área promedio de diente	Área de diente/Dientes primarios
Relación diente perímetro	Dientes totales/Perímetro
Relación diente perímetro interno	Dientes totales/Perímetro interno



2.4. Análisis estadístico

Material fósil

En primer lugar se procedió a realizar un análisis de componentes principales utilizando los caracteres foliares de Ellis y col. (1999) que estaban presentes en la mayoría de las muestras mejor conservadas. Posteriormente se utilizó el promedio de estos caracteres por morfoespecie para realizar un análisis de conglomerado de distancia euclidiana, con el fin de visualizar la agrupación de las morfoespecies.

Imágenes computarizadas

Una vez medido los 21 rasgos en las muestras mejor conservadas de las imágenes computarizadas, se realizaron dos análisis de componentes principales utilizando el programa R Development Core Team (2011) El primero consistió en analizar todas las muestras de manera independiente, mientras que en el segundo se utilizó un promedio de los 21 caracteres para cada morfoespecie. Al igual que el caso del material fósil, posterior al análisis de componentes principales se realizó un análisis de conglomerado de distancia euclidiana para visualizar la agrupación en ambos casos. Realizando bootstrap de 1000 permutaciones para evaluar la robustez de los resultados obtenidos.

3. RESULTADOS

3.1 Material fósil

3.1.1 Muestras fósiles

De un total de 121 hojas fósiles analizadas fue posible definir 8 morfoespecies afines al género *Nothofagus*. Cinco morfoespecies se corresponden con los ya descrito por Troncoso (1991), incluyendo a *Nothofagus gonzalezii* Tanai (Tanai, 1986), las tres

restantes corresponderían a nuevas morfoespecies para el área de la Formación Navidad (Tabla 2).

La morfoespecie con mayor abundancia relativa corresponde a NMLFH-1, la cual representa el 45 % del total de muestras afines al género (Tabla 3). Le sigue las morfoespecies NMLFH-8 con 23 % y NMLFH-4 con 10 % (Tabla 3).

Tabla 2: Número de muestras bien conservadas por morfoespecie y asociación a cada uno de los morfoespecies definidos por Troncoso (1999).

Morfoespecie	Muestras bien conservadas	Asociación a Troncoso (1999)
NMLFH-1	6	-
NMLFH-2	2	<i>N. sp 2</i>
NMLFH-3	0	-
NMLFH-4	3	<i>N. sp 4</i>
NMLFH-5	1	<i>N. sp 3</i>
NMLFH-6	1	<i>N. gonzalezii</i>
NMLFH-7	1	<i>N. sp 1</i>
NMLFH-8	5	-

Tabla 3: Número de muestras totales para cada morfoespecie obtenido según (Ellis y col., 1999).

Morfo especie	Número de hojas
NMLFH-1	54
NMLFH-2	10
NMLFH-3	5
NMLFH-4	13
NMLFH-5	9
NMLFH-6	1
NMLFH-7	1
NMLFH-8	28

3.1.2 Descripción de las morfoespecies

NMLFH-1

Hoja de forma elíptica. Ápice agudo. Base aguda y cuneada. Margen serrado.

Venación secundaria craspedódroma alrededor de 6 pares con espacios intersecundarios y ángulos uniforme. Venas de tercer orden opuestas percurrentes.

Dientes irregulares, con espacios irregulares, ápice simple, senos angulares y con una forma de diente del tipo cc/cv st/cv.

Figura 1: Muestra mejor conservada del morfoespecie NMLFH-1, obtenido mediante la utilización del Manual de Arquitectura Foliar (Ellis y col., 1999).



NMLFH-2

Hoja de forma ovada. Ápice agudo, base obtusa y convexa. Margen crenado suave. Sus dientes comienzan después del primer 1/3 de la hoja.

Venación pinnada, venas secundarias craspedódroma las cuales terminan en el ápice del diente, 6 pares de venas subpuestas. Espacios intersecundarios uniformes y ángulos uniformes.

Dientes regulares, con espacios regulares, ápice simple, senos angulares y con una forma de diente del tipo cv/cv.

Figura 2: Muestra mejor conservada del morfoespecie NMLFH-2, obtenido mediante la utilización del Manual de Arquitectura Foliar (Ellis y col., 1999).



NMLFH-3

Hoja de forma elíptica. Base convexa y aguda. Ápice agudo. Borde serrado. Se diferencia de *Sp. 1* debido a la mayor densidad de dientes que presenta.

Venas secundarias craspedódroma, alrededor de 6 pares, de ángulos uniformes y espacios intersecundarios decrecientes hacia la base. Venas terciarias opuestas percurrentes.

Dientes simples y regulares, espacios regulares, ápice simple, senos redondeados y con una forma del diente del tipo cc/cv.

Figura 3: Muestra mejor conservada del morfoespecie NMLFH-3, obtenido mediante la utilización del Manual de Arquitectura Foliar (Ellis y col., 1999).



NMLFH-4

Hoja de forma oblonga. Ápice convexo y agudo. Base cuneada y aguda. Margen crenado, de dientes regulares y simples, espacios regulares y senos angulares.

Venas secundarias craspedódroma, 11 pares, ángulos uniformes y espacios intersecundarios uniformes.

Figura 4: Muestra mejor conservada del morfoespecie NMLFH-4, obtenido mediante la utilización del Manual de Arquitectura Foliar (Ellis y col., 1999).



NMLFH-5

Hoja de forma ovada. Ápice convexo y agudo. Base obtusa y convexa. Margen crenado

Venación pinnada, venas secundarias craspedódroma con ángulos que crecen suavemente hacia la base y espacios intersecundarios uniforme, 8 pares de venas.

Con una forma de diente del tipo cv/cv.

Figura 5: Muestra mejor conservada del morfoespecie NMLFH-5, obtenido mediante la utilización del Manual de Arquitectura Foliar (Ellis y col., 1999).



NMFLH-6

Hoja de forma ovada. Base obtusa y cuneada. Ápice obtuso. Muy similar a NMLFH-2, diferenciándose en porción de la hoja en cual aparecen los dientes.

Venas secundarias craspedódroma. Espacios intersecundarios uniforme y ángulos que crecen suavemente hacia la base.

Figura 6: Muestra mejor conservada del morfoespecie NMLFH-6, obtenido mediante la utilización del Manual de Arquitectura Foliar (Ellis y col., 1999).



NMLFH-7

Hoja de forma elíptica. Margen serrado doble, dientes agudos. Base aguda y cuneada. Ápice aparentemente agudo.

Venación pinnada, venas secundarias craspedódroma alrededor de 6 pares, con espacios intersecundarios uniformes y ángulos uniformes. Venas de tercer orden opuestas percurrentes.

Figura 7: Muestra mejor conservada del morfoespecie NMLFH-7, obtenido mediante la utilización del Manual de Arquitectura Foliar (Ellis y col., 1999).



NMLFH- 8

Hoja de forma oblonga. Ápice convexo y agudo. Base cuneada y aguda. Margen crenado, de dientes regulares y simples, espacios regulares y senos angulares.

Venas secundarias craspedódroma de ángulos uniformes y espacios intersecundarios uniformes. Similar a NMLFH-4 pero se diferencia en el número de venas secundarias varía entre 6 y 8.

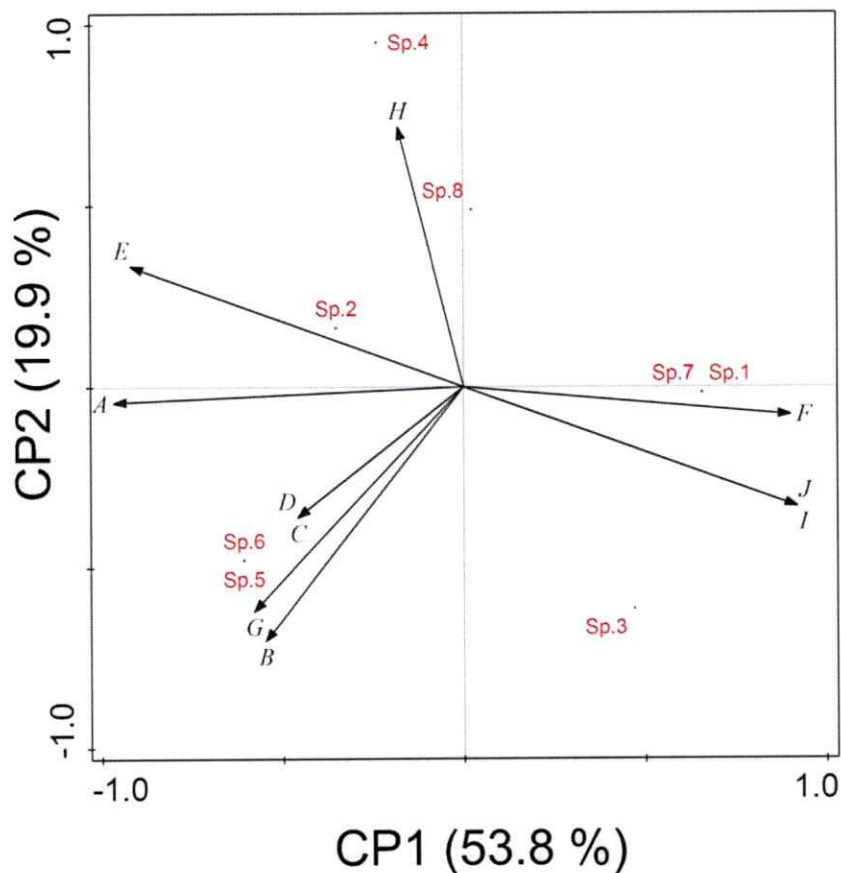
Figura 8: Muestra mejor conservada del morfoespecie NMLFH-8, obtenido mediante la utilización del Manual de Arquitectura Foliar (Ellis y col., 1999).



3.1.3 Análisis de componentes principales de las muestras fósiles

Una vez definida cada morfoespecie, se utilizaron 10 de los rasgos foliares de Ellis y col. (1999) para realizar un análisis de componentes principales, con el fin de visualizar la agrupación de las morfoespecies (Figura 9). La utilización de sólo 10 rasgos se debe al estado de conservación del material estudiado.

Figura 9: Análisis de componentes principales con los rasgos foliares de Ellis y col., (1999) que estaban presentes en las muestras mejores conservadas de cada morfoespecie. En donde cada abreviatura corresponde a lo siguiente: A = forma de la lámina, B = ángulo de la base, C = forma de la base, D = ángulo del ápice, E = forma del ápice, F = tipo de margen, G = espacio entre venas 2°, H = ángulo de las venas 2°, I = orden de diente, J = espacio entre dientes. Además, donde Sp. 1 corresponde al promedio de los 10 rasgos mencionados anteriormente de las muestras mejor conservadas de la morfoespecies NMLFH 1, Sp.2 de la morfoespecie NMLFH 2 y así sucesivamente para el resto de los 8 morfoespecies definidos.



En la figura 9 es posible apreciar cómo se distribuyen los valores promedios de los rasgos foliares de Ellis y col., (1999) en las 8 morfoespecies definidas, en donde es posible determinar que no habrían diferencias entre la morfoespecie NMLFH-5 con NMLFH-6 e igual caso con las morfoespecies NMLFH-1 con NMLFH-7.

Del análisis de componentes principales realizado se desprende que los 5 primeros componentes explican el 98% de la varianza total (Tabla 4). El 73.7 % queda explicado por los dos primeros componentes (Tabla 4). El componente principal 1 explica el 53.8 % de la varianza total (Tabla 4) y se asocia a la forma de la lámina, forma del ápice y tipo de margen (Tabla 5). Por otro lado, el componente principal 2 explica el 19.9 % de la varianza total y está asociado al ángulo de la base y las venas de segundo orden (Tabla 5).

Tabla 4: Matriz de Eigenvalue del análisis de componentes principales de los rasgos de Ellis y col. (1999).

Componentes principales	Eigenvalue	Eigenvalue acumulativo	% de varianza	% de varianza acumulada
CP 1	5.38	5.38	53.8	53.8
CP 2	1.99	7.37	19.9	73.7
CP 3	1.14	8.51	11.4	85.1
CP 4	0.86	9.37	8.6	93.7
CP 5	0.43	9.80	4.4	98.1
CP 6	0.20	10	1.9	100

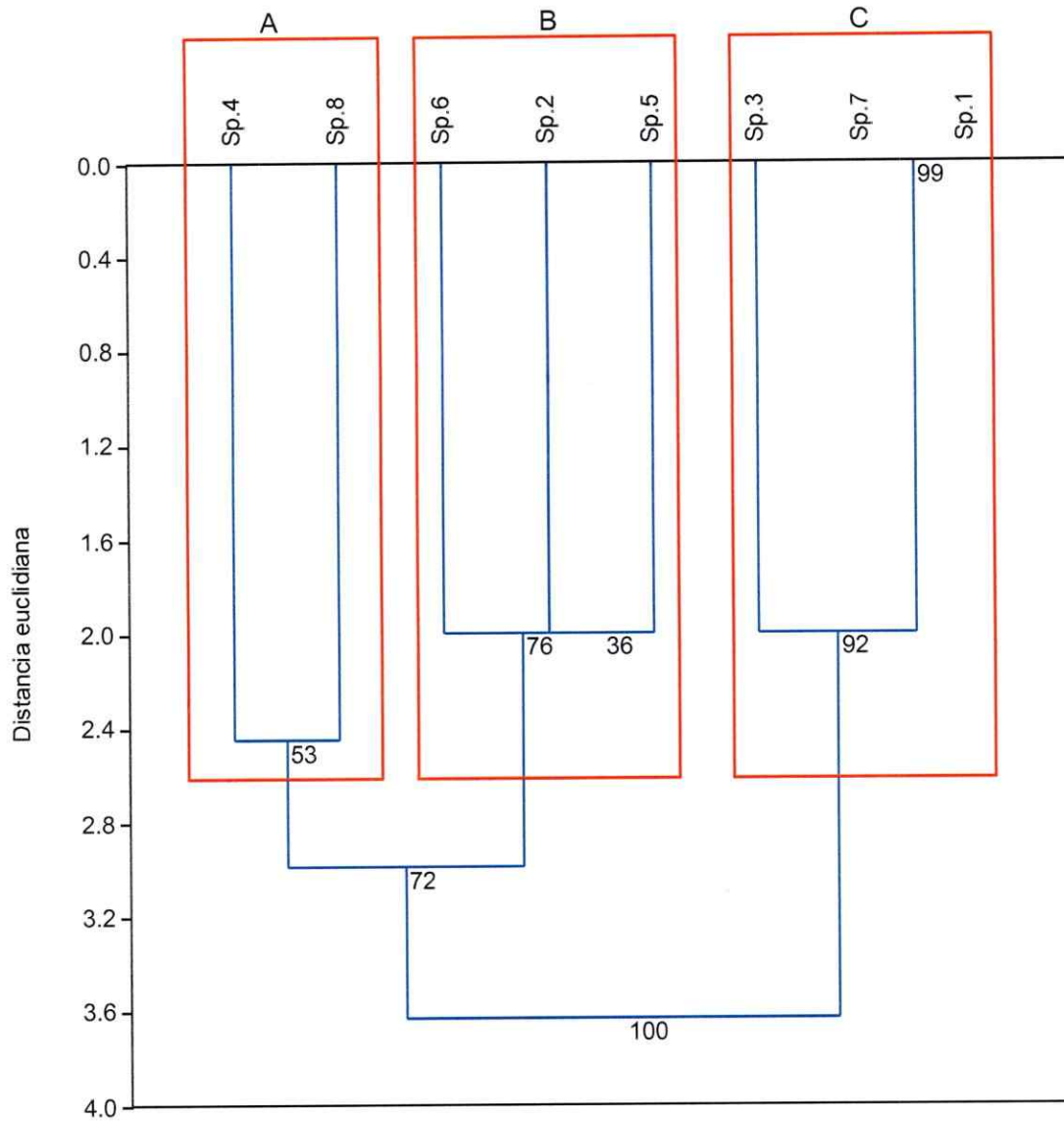
Tabla 5: Matriz de peso vectorial de cada variable del análisis de componentes principales de los rasgos de Ellis y col. (1999). En donde cada abreviatura corresponde a lo siguiente: A = forma de la lámina, B = ángulo de la base, C = forma de la base, D = ángulo del ápice, E = forma del ápice, F = tipo de margen, G = espacio entre venas 2°, H = ángulo de las venas 2°, I = orden de diente, J = espacio entre dientes.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5
A	-0.41	-0.03	0.23	0.09	0.26
B	-0.23	-0.49	0.03	0.65	-0.31
C	-0.19	-0.25	-0.10	-0.38	0.26
D	-0.19	-0.25	-0.14	-0.38	0.26
E	-0.39	0.23	0.17	-0.11	-0.22
F	0.39	0.05	0.24	-0.36	-0.60
G	-0.25	-0.43	-0.50	-0.25	-0.39
H	-0.07	0.51	-0.71	0.15	-0.10
I	0.38	-0.23	-0.17	0.10	0.22
J	0.37	-0.27	-0.19	0.18	0.28

3.1.4 Análisis conglomerado de las muestras fósiles

Posteriormente se realizó un análisis conglomerado de distancias euclidianas para visualizar de mejor forma la agrupación de las morfoespecies definidas según los 10 caracteres foliares utilizados en el PCA anteriormente realizado (Figura 10). El análisis cluster de distancia euclidianas, nos entrega una medida de la disimilaridad que existe entre los elementos a analizar. De la figura 10 se desprende que existen 3 grupos: A conformado por la morfoespecies NMLFH-4 y NMLFH-8; B por las NMLFH-2, NMLFH-5 y NMLFH-6; y finalmente el grupo C por NMLFH-1, NMLFH-3 y NMLFH-7.

Figura 10: Análisis de conglomerado de distancia euclidiana para las 8 morfoespecies definidas en el presente trabajo con los rasgos foliares de (Ellis y col., 1999). En donde Sp. 1 corresponde al promedio de los 10 rasgos de las muestras mejor conservadas de la morfoespecies NMLFH 1, Sp.2 de la morfoespecie NMLFH 2 y así sucesivamente para el resto de las 8 morfoespecies definidas.



3.2. Imágenes computarizadas de las muestras fósiles

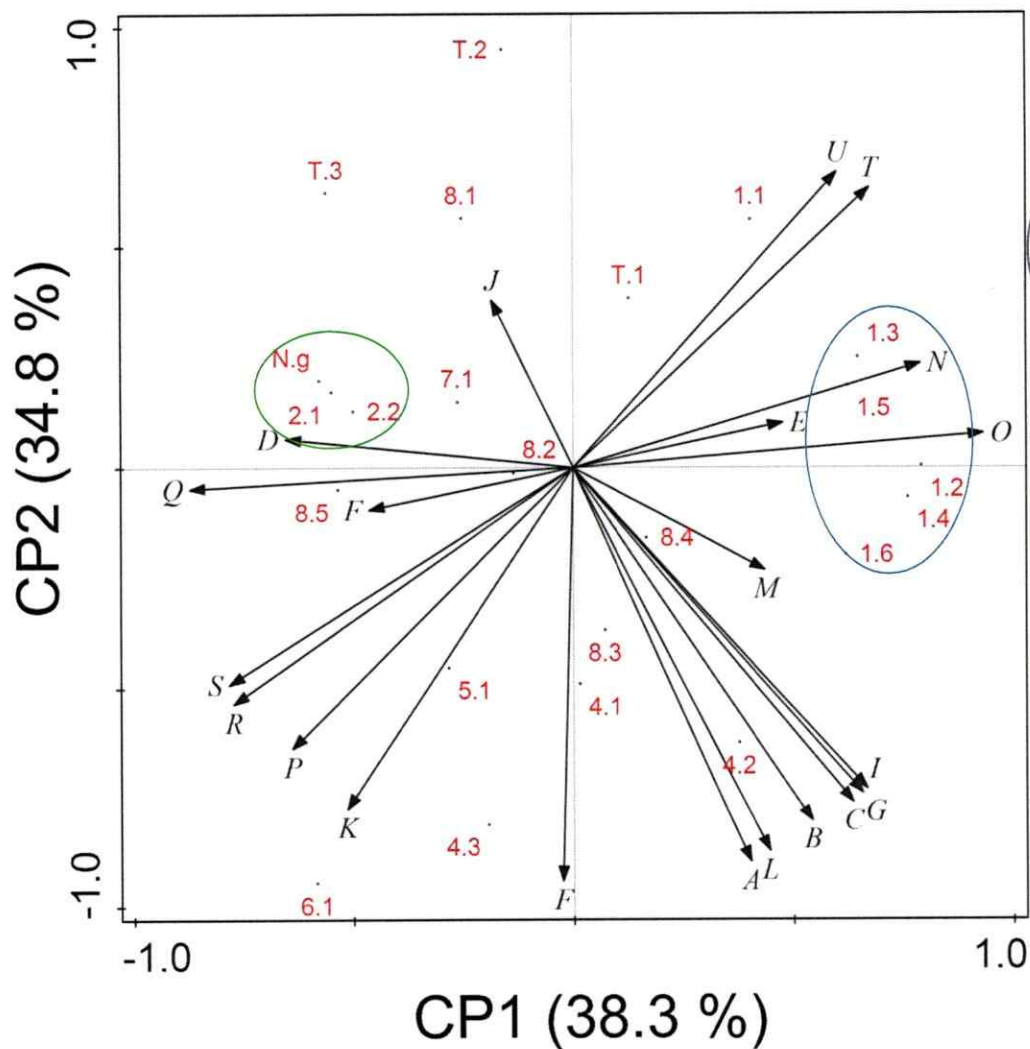
3.2.1 Análisis de componentes principales del total de muestras con imágenes computarizadas de las muestras fósiles

A continuación se presentan los resultados obtenidos de la medición de los 21 rasgos foliares. En la tabla 6 es posible observar las mediciones de todas las imágenes computarizadas de las muestras mejor conservadas, tanto de las muestras obtenidas en terreno como las de Troncoso (1999) obtenidas desde el Museo de Nacional de Historia Natural.

Tabla 6: Medición de los 21 caracteres del total de las muestras. A = área, Ai = área interna, P = perímetro, Pi = perímetro interno, Rp = relación de perímetro, C = compacidad, Ff = factor forma, Lma = largo de eje mayor, Lme = largo de eje menor, Df = diámetro de Feret, Rf = relación de Feret, Ad = área de diente, Ra = relación área, Ad/P = relación área de diente con el perímetro, Ad/Pi = relación área de diente con el perímetro interno, D1° = dientes primarios, D2° = dientes secundarios, Dt = dientes totales, Apd = área promedio de diente, Dt/P = relación de dientes totales con el perímetro, Dt/Pi = relación de dientes totales con el perímetro interior. En donde Sp.1 corresponden a las muestras mejor conservadas de la morfoespecie NMLFH 1, Sp. 2 a NMLFH 2 y así sucesivamente para el resto de las 8 morfoespecies. Mientras que Sp. 1 (Troncoso), Sp. 2 (Troncoso) y Sp. 3 (Troncoso) corresponde a las morfoespecies definidas por Troncoso (1999), estas muestras fueron obtenidas desde el Museo Nacional de Historia Natural.

Morfo	A	P	Pi	Rp	C	Ff	Lma	Lm3	Df	Rf	Ad	Ai	D1°	D2°	Dt	Apd	Ra	Ad/P	Ad/Pi	Dt/Pi	Dt/P
Sp.1	2.186	7.675	7.045	1.089	26.947	0.466	2.526	1.093	2.634	1.043	0.064	2.122	12	16	28	0.00533	0.02928	0.00834	0.00908	3.648	3.974
Sp.1	3.982	11.35	10.87	1.044	32.340	0.389	4.479	1.301	4.491	1.003	0.062	3.920	14	16	30	0.00443	0.01557	0.00546	0.00570	2.644	2.759
Sp.1	3.016	9.974	8.946	1.115	32.984	0.381	3.262	1.475	3.209	0.984	0.057	2.959	12	20	32	0.00475	0.01890	0.00571	0.00637	3.208	3.577
Sp.1	4.516	12.3	11.33	1.086	33.506	0.375	4.167	1.414	4.174	1.002	0.088	4.428	14	18	32	0.00629	0.01949	0.00715	0.00777	2.601	2.825
Sp.1	3.291	9.987	9.291	1.075	30.307	0.415	3.591	1.309	3.629	1.011	0.059	3.232	12	16	28	0.00492	0.01793	0.00591	0.00635	2.804	3.014
Sp.1	6.295	11.54	10.84	1.064	21.144	0.594	3.836	1.918	4.08	1.064	0.122	6.173	14	20	34	0.00871	0.01938	0.01057	0.01126	2.947	3.137
Sp.2	2.153	6.537	5.841	1.119	19.848	0.633	2.014	1.440	2.071	1.028	0.145	2.008	8	0	8	0.01813	0.06735	0.02218	0.02482	1.224	1.370
Sp.2	2.182	6.699	5.842	1.147	20.587	0.611	2.151	1.540	2.167	1.007	0.170	2.012	10	0	10	0.01700	0.07791	0.02538	0.02910	1.493	1.712
Sp.4	4.931	11.03	9.775	1.128	24.659	0.510	3.92	1.722	3.996	1.020	0.297	4.634	17	0	17	0.01747	0.06023	0.02893	0.03038	1.542	1.739
Sp.4	5.927	11.92	11.03	1.081	23.989	0.524	4.785	2.141	4.396	0.919	0.232	5.695	22	0	22	0.01055	0.03914	0.01946	0.02103	1.845	1.994
Sp.4	5.364	12.58	10.61	1.186	29.522	0.426	4.171	2.054	4.136	0.992	0.435	4.929	14	0	14	0.03107	0.08110	0.03457	0.04100	1.113	1.320
Sp.5	4.315	9.662	8.836	1.093	21.635	0.581	3.162	1.994	3.151	0.997	0.226	4.089	9	0	9	0.02511	0.05238	0.02339	0.02558	0.931	1.019
Sp.6	5.959	10.92	9.532	1.146	20.018	0.628	3.413	2.391	3.417	1.001	0.499	5.480	11	0	11	0.04536	0.08374	0.04569	0.05235	1.007	1.154
Sp.7	2.361	8.457	7.059	1.198	30.293	0.415	2.457	1.405	2.722	1.108	0.176	2.185	7	6	13	0.02514	0.07454	0.02081	0.02493	1.537	1.842
Sp.8	1.495	6.509	5.373	1.223	28.864	0.435	1.829	1.064	1.939	1.060	0.129	1.366	16	0	16	0.00806	0.06629	0.01964	0.02401	2.436	2.978
Sp.8	2.672	8.315	7.266	1.144	25.875	0.486	2.853	1.401	2.808	0.984	0.222	2.450	17	0	17	0.01306	0.08308	0.02670	0.03055	2.044	2.340
Sp.8	4.773	9.662	9.121	1.059	19.559	0.642	3.548	1.980	3.464	0.976	0.178	4.595	15	0	15	0.01187	0.03729	0.01842	0.01952	1.552	1.645
Sp.8	4.422	9.762	9.499	1.028	21.551	0.583	3.094	1.788	3.254	1.052	0.088	4.334	13	0	13	0.00677	0.01990	0.00901	0.00926	1.332	1.369
Sp.8	2.535	8.718	6.703	1.301	29.982	0.419	2.345	1.335	2.416	1.030	0.295	2.240	13	0	13	0.02269	0.11637	0.03384	0.04401	1.491	1.939
Sp.1(Troncoso)	1.971	7.567	6.606	1.145	29.051	0.433	2.672	1.156	2.626	0.983	0.130	1.841	12	10	22	0.01083	0.06596	0.01718	0.01968	2.907	3.330
Sp.2(Troncoso)	1.022	4.393	4.163	1.055	18.883	0.665	1.52	0.911	1.569	1.032	0.035	0.987	14	0	14	0.00250	0.03425	0.00797	0.00841	3.187	3.363
Sp.3(Troncoso)	1.209	5.224	4.433	1.178	22.573	0.557	1.479	1.124	1.491	1.008	0.107	1.102	10	0	10	0.01070	0.08850	0.02048	0.02414	1.914	2.256
N.gonzalezii	2.056	6.934	5.672	1.222	23.385	0.537	1.872	1.440	1.928	1.030	0.180	1.876	10	0	10	0.01800	0.08755	0.02596	0.03173	1.442	1.763

Figura 11: Análisis de componentes principales de los 21 caracteres para el total de las muestras con imagen computarizada. A = área, B = área interna, C = perímetro, D = perímetro interno, E = relación de perímetro, F = compacidad, G = factor forma, H = largo de eje mayor, I = largo de eje menor, J = diámetro de Feret, K = relación de Feret, L = área de diente, M = relación área, N = relación área de diente con el perímetro, O = relación área de diente con el perímetro interno, P = dientes primarios, Q = dientes secundarios, R = dientes totales, S = área promedio de diente, T = relación de dientes totales con el perímetro, U = relación de dientes totales con el perímetro interior. En donde además, 1.1, 1.2, 1.3, 1.4, 1.5 y 1.6 corresponden a las muestras de la morfoespecie NMLFH-1; 2.1 y 2.2 de NMLFH-2; 4.1, 4.2 y 4.3 de NMLFH-4; 5.1 de NMLFH-5; 6.1 de NMLFH-6; 7.1 de NMLFH-7; 8.1, 8.2, 8.3, 8.4 y 8.5 de NMLFH-8; mientras que T1, T2, y T3 corresponde a las morfoespecies definidas por Troncoso (1999) y finalmente N.g a *N.gonzalezii*, estas últimas 4 muestras obtenidas desde el Museo Nacional de Historia Natural.



Con los resultados de la tabla 6 se realizó un análisis de componentes principales (Figura 11). De este análisis se desprende que los 5 primeros componentes explican el 95% de la varianza total (Tabla 7). Los dos primeros componentes explican el 73.2 % de la varianza total (Tabla 7).

En la figura 11 es posible visualizar como se distribuyen los valores de las muestras de las 8 morfoespecies definidas, preliminarmente es posible agrupar bastante bien la mayor parte de las muestras de la morfoespecie NMLFH-1 (circulo azul), también es posible agrupar a las muestras de la morfoespecie NMLFH-2 con *N.gonzalezii* (circulo verde).

Tabla 7: Matriz de Eigenvalue del análisis de componentes principales de los 21 caracteres para el total de las muestra.

Componentes Principales	Eigenvalue	Eigenvalue acumulativo	% de varianza	% de varianza Acumulada
CP 1	8.05	8.05	38.3	38.3
CP 2	7.33	15.38	34.9	73.2
CP 3	2.64	18.02	12.6	85.8
CP 4	1.38	19.40	6.6	92.4
CP 5	0.71	20.11	3.4	95.8
CP 6	0.56	20.67	2.7	98.5
CP 7	0.17	20.84	0.9	99.4

Tabla 8: Matriz de peso vectorial de cada variable del análisis de componentes principales de los 21 caracteres para el total de las muestra. A = área, Ai = área interna, P = perímetro, Pi = perímetro interno, Rp = relación de perímetro, C = compacidad, Ff = factor forma, Lma = largo de eje mayor, Lme = largo de eje menor, Df = diámetro de Feret, Rf = relación de Feret, Ad = área de diente, Ra = relación área, Ad/P = relación área de diente con el perímetro, Ad/Pi = relación área de diente con el perímetro interno, D1° = dientes primarios, D2° = dientes secundarios, Dt = dientes totales, Apd = área promedio de diente, Dt/P = relación de dientes totales con el perímetro, Dt/Pi = relación de dientes totales con el perímetro interior.

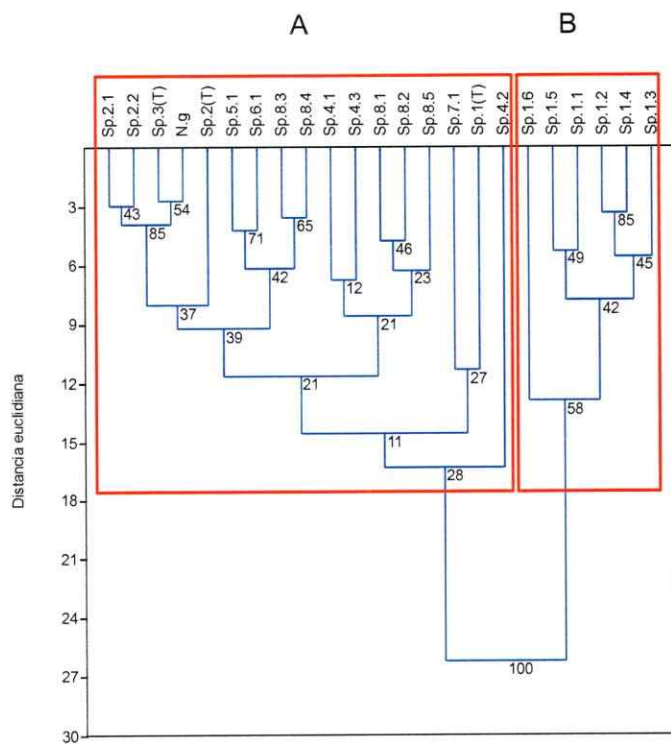
	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5
A	0.13	0.33	-0.07	-0.06	-0.15
P	0.19	0.29	0.13	-0.08	0.05
Pi	0.22	0.27	0.04	-0.09	0.08
Rp	-0.23	-0.03	0.41	0.04	-0.08
C	0.16	-0.04	0.51	-0.02	0.28
Ff	-0.15	0.04	-0.52	0.00	-0.27
Lma	0.22	0.27	0.05	0.05	0.11
Lme	0.01	0.34	-0.13	-0.07	-0.08
Df	0.23	0.26	0.06	-0.02	0.08
Rf	-0.06	-0.14	0.04	-0.58	-0.20
Ad	-0.18	0.28	0.15	0.05	-0.23
Ai	0.14	0.32	0.08	-0.07	-0.14
D1°	0.14	0.11	0.00	0.65	-0.10
D2°	0.29	-0.07	0.14	-0.27	-0.25
Dt	0.32	-0.02	0.13	0.00	-0.28
Apd	-0.22	0.22	0.13	-0.22	-0.18
Ra	-0.31	0.01	0.24	0.13	-0.08
Ad/P	-0.27	0.19	0.14	0.07	-0.21
Ad/Pi	-0.28	0.17	0.18	0.07	-0.20
Dt/P	0.23	-0.22	0.05	0.12	-0.42
Dt/Pi	0.21	-0.23	0.11	0.14	-0.44

El componente principal 1 explica el 38.3 % de la varianza total (Tabla 7) y se asocia al número de dientes secundarios, número total de dientes y la relación área de diente con el área de la lámina (Tabla 8). Por otra parte el componente principal 2 explica el 34.9 % de la varianza total y está asociado al área de la lámina, al largo del eje menor y el área interna de la lámina (Tabla 8).

3.2.2 Análisis conglomerado del total de muestras con imágenes computarizadas del material fósil

A continuación se realizó un análisis conglomerado de distancia euclidiano, al igual que en el punto anterior, para visualizar la agrupación del total de las muestras con imagen computarizada (Figura 12). De la distancia del análisis de conglomerados se desprende que es posible agrupar las muestras en dos grandes grupos, el A compuesto por muestras de las morfoespecie NMLFH-2, NMLFH-3, NMLFH-4, NMLFH-5, NMLFH-6, NMLFH-7, NMLFH-8 y las muestras de Troncoso. Mientras que el grupo B está compuesto solo por muestras de la morfoespecie NMLFH-1.

Figura 12: Análisis de conglomerado de distancia euclidiana para el total de las muestras. En donde *Sp.* 1.1, *Sp.* 1.2, *Sp.*1.3, *Sp.* 1.4, *S.p.* 1.5 y *S.p.* 1.6 corresponden a las muestras de la morfoespecie NMLFH-1, *Sp.* 2.1 y *Sp.* 2.2 de NMLFH-2, *Sp.* 4.1, *Sp.* 4.2 y *Sp.* 4.3 de NMLFH-4, *Sp.* 5.1 de NMLFH-5, *Sp.* 6.1 de NMLFH-6, *Sp.* 7.1 de NMLFH-7, *Sp.*8.1, *Sp.* 8.2, *Sp.* 8.3, *Sp.* 8.4 y *Sp.* 8.5 de NMLFH-8, mientras que *Sp.* 1(T), *Sp.* 2 (T), *Sp.* 3 (T) y *N.gonzalezii* corresponden a las muestras de Troncoso (1999) obtenidas desde el Museo Nacional de Historia Natural.



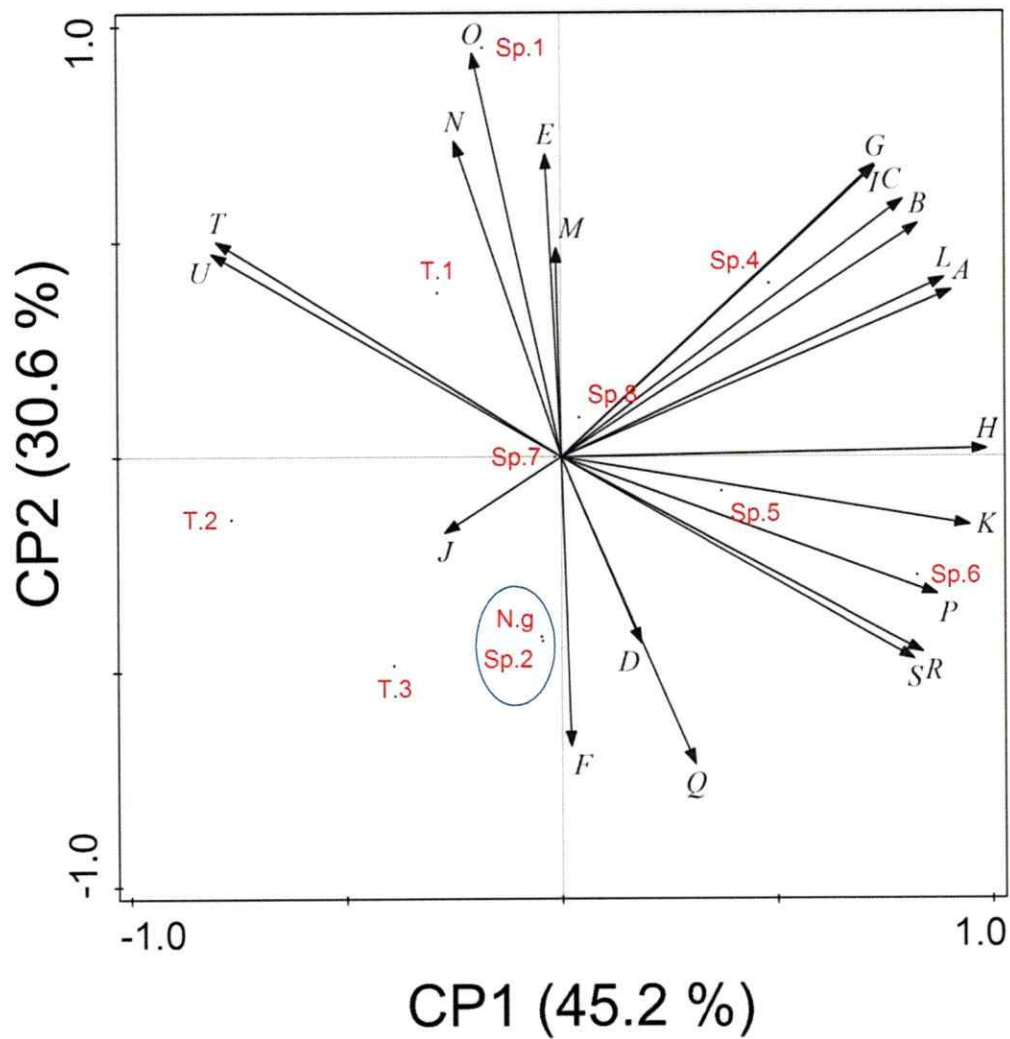
3.2.3 Análisis de componentes principales con los valores promedio de cada morfoespecie

Posteriormente se procedió a trabajar con los valores promedio de los 21 caracteres de cada morfoespecie. Análisis similares a los realizados anteriormente se aplicaron para estos promedios por morfoespecies. La tabla 9 muestra los valores promedio de cada caracter para cada morfoespecie, al igual que en la parte anterior se realizó un análisis de componentes principales con los resultados de las mediciones (Figura 13).

Tabla 9: Promedios de la medición de los 21 caracteres de cada morfoespecie. En donde cada abreviatura corresponde a A (área), Ai (área interna), P (perímetro), Pi (perímetro interno), Rp (relación de perímetro), C (compacidad), Ff (factor forma), Lma (largo de eje mayor), Lme (largo de eje menor), Df (diámetro de Feret), Rf (relación de Feret), Ad (área de diente), Ra (relación área), Ad/P (relación área de diente con el perímetro), Ad/Pi (relación área de diente con el perímetro interno), D1° (dientes primarios), D2° (dientes secundarios), Dt (dientes totales), Apd (área promedio de diente), Dt/P (relación de dientes totales con el perímetro), Dt/Pi (relación de dientes totales con el perímetro interior).

Morfo	A	P	Pi	Rp	C	Ff	Lma	Lm3	Df	Rf	Ad	Ai	D1°	D2°	Dt	Apd	Ra	Ad/P	Ad/Pi	Dt/P	Dt/Pi
Sp.1	3.881	10.470	9.720	1.079	29.538	0.437	3.644	1.418	3.703	1.018	0.075	3.806	13	18	31	0.00574	0.02009	0.00719	0.00776	2.975	3.214
Sp.2	2.168	6.618	5.842	1.133	20.207	0.622	2.083	1.490	2.119	1.018	0.158	2.010	9	0	9	0.01756	0.07263	0.02378	0.02696	1.358	1.541
Sp.4	5.407	11.845	10.472	1.132	26.057	0.486	4.292	1.972	4.177	0.977	0.321	5.086	18	0	18	0.01970	0.06016	0.02699	0.03081	1.500	1.684
Sp.5	4.315	9.662	8.836	1.093	21.635	0.581	3.162	1.994	3.151	0.997	0.226	4.089	9	0	9	0.02511	0.05238	0.02339	0.02558	0.931	1.019
Sp.6	5.959	10.922	9.532	1.146	20.018	0.628	3.413	2.391	3.417	1.001	0.499	5.460	11	0	11	0.04536	0.08374	0.04569	0.05235	1.007	1.154
Sp.7	2.361	8.457	7.059	1.198	30.293	0.415	2.457	1.405	2.722	1.108	0.176	2.185	7	6	13	0.02514	0.07454	0.02081	0.02493	1.537	1.842
Sp.8	3.179	8.605	7.592	1.151	25.166	0.513	2.734	1.514	2.776	1.021	0.182	2.997	15	0	15	0.01249	0.06859	0.02152	0.02547	1.771	2.054
Sp.1(Troncoso)	1.971	7.567	6.606	1.145	29.051	0.433	2.672	1.156	2.626	0.983	0.130	1.841	12	10	22	0.01083	0.06596	0.01718	0.01968	2.907	3.330
Sp.2(Troncoso)	1.022	4.393	4.163	1.055	18.883	0.665	1.520	0.911	1.569	1.032	0.035	0.987	14	0	14	0.00250	0.03425	0.00797	0.00841	3.187	3.363
Sp.3(Troncoso)	1.209	5.224	4.433	1.178	22.573	0.557	1.479	1.124	1.491	1.008	0.107	1.102	10	0	10	0.01070	0.08850	0.02048	0.02414	1.914	2.256
<i>N.gonzalezii</i>	2.056	6.934	5.672	1.222	23.385	0.537	1.872	1.440	1.928	1.030	0.180	1.876	10	0	10	0.01800	0.08755	0.02596	0.03173	1.442	1.763

Figura 13: Análisis de componentes principales con el promedio de los 21 caracteres de las imágenes computarizadas para cada morfoespecie. Se realizó con las mediciones de los promedios de los 21 caracteres a las imágenes computarizadas (Tabla 7). A = área, B = área interna, C = perímetro, D = perímetro interno, E = relación de perímetro, F = compacidad, G = factor forma, H = largo de eje mayor, I = largo de eje menor, J = diámetro de Feret, K = relación de Feret, L = área de diente, M = relación área, N = relación área de diente con el perímetro, O = relación área de diente con el perímetro interno, P = dientes primarios, Q = dientes secundarios, R = dientes totales, S = área promedio de diente, T = relación de dientes totales con el perímetro, U = relación de dientes totales con el perímetro interior. En donde además, T1, T2 y T3 corresponden a las muestras de Troncoso (1999) obtenidas desde el museo de Historia Natural. Además, donde Sp. 1 corresponde al promedio de los rasgos mencionados anteriormente de las muestras de la morfoespecie NMLFH 1, Sp.2 de la morfoespecie NMLFH 2 y así sucesivamente para el resto de los 8 morfoespecies definidos.



En la figura 13 es posible visualizar como se distribuyen los valores promedios de las morfoespecies según los 21 caracteres de las imágenes computarizadas, preliminarmente es posible apreciar que los valores promedio de las morfoespecies y las muestras de Troncoso (1999) se distribuyen de manera diferente y tentativamente se podría realizar la agrupación entre el promedio de la morfoespele NMLFH-2 con *N.gonzalezii* (circulo azul).

De acuerdo al análisis de componentes principales los 5 primeros componentes explican el 97% de la varianza total (Tabla 10). Los dos primeros componentes explican el 75.8 % de la varianza total (Tabla 10).

Tabla 10: Matriz de Eigenvalue del análisis de componentes principales con el promedio de los 21 caracteres de cada morfoespecies.

Componentes principales	Eigenvalue	Eigenvalue acumulativo	% de varianza	% de varianza Acumulada
CP 1	9.49	9.49	45.2	45.2
CP 2	6.43	15.92	30.6	75.8
CP 3	2.7	18.62	12.8	88.6
CP 4	1.17	19.79	5.5	94.1
CP 5	0.62	20.41	2.9	97.0
CP 6	0.45	20.86	2.2	99.2

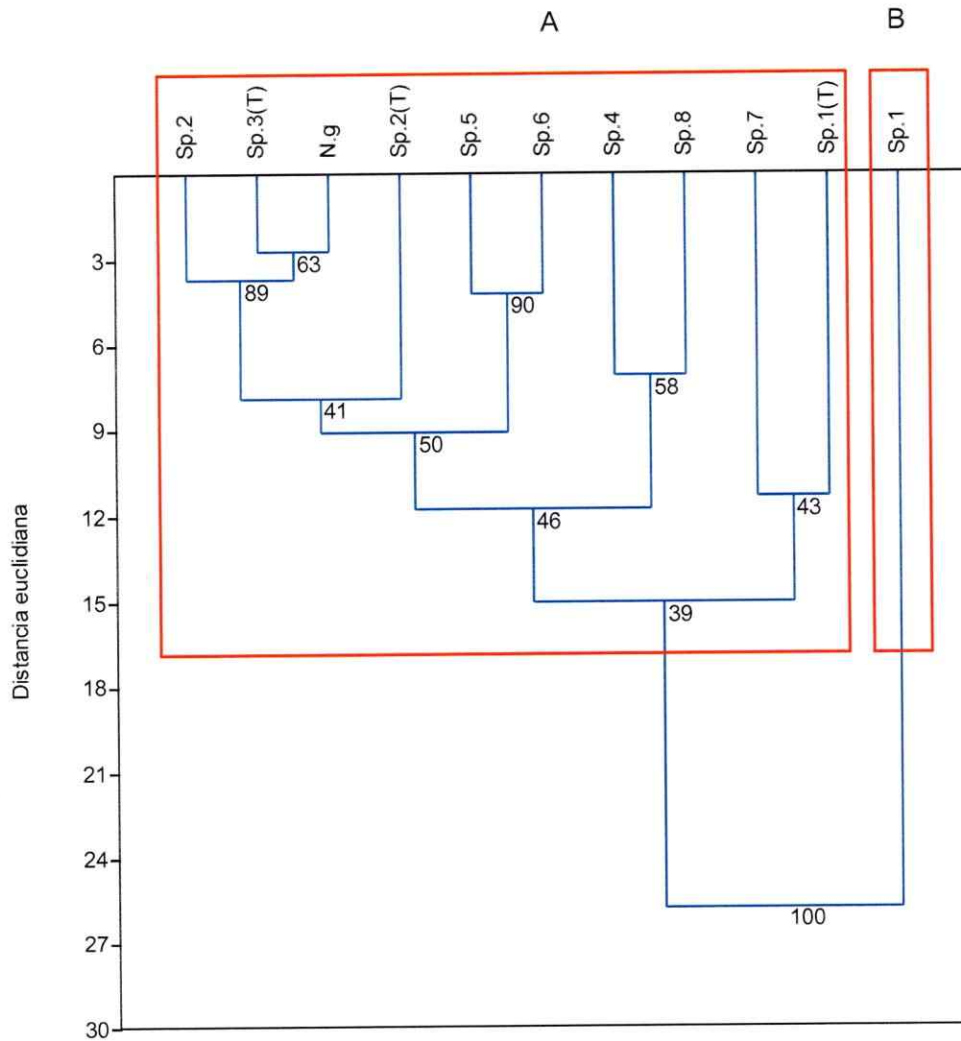
Tabla 11: Matriz de peso vectorial de cada variable del análisis de componentes principales con el promedio de los 21 caracteres de cada morfoespecies. A = área, Ai = área interna, P = perímetro, Pi = perímetro interno, Rp = relación de perímetro, C = compacidad, Ff = factor forma, Lma = largo de eje mayor, Lme = largo de eje menor, Df = diámetro de Feret, Rf = relación de Feret, Ad = área de diente, Ra = relación área, Ad/P = relación área de diente con el perímetro, Ad/Pi = relación área de diente con el perímetro interno, D1° = dientes primarios, D2° = dientes secundarios, Dt = dientes totales, Apd = área promedio de diente, Dt/P = relación de dientes totales con el perímetro, Dt/Pi = relación de dientes totales con el perímetro interior.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5
A	0.29	0.14	-0.08	-0.05	-0.01
P	0.26	0.22	0.07	-0.04	0.08
Pi	0.24	0.24	0.01	-0.08	0.08
Rp	0.05	-0.19	0.45	0.33	0.08
C	-0.03	0.25	0.45	0.09	0.11
Ff	0.02	-0.23	-0.46	-0.15	-0.16
Lma	0.22	0.27	-0.01	0.01	0.10
Lme	0.31	0.01	-0.05	-0.10	-0.02
Df	0.22	0.27	0.02	-0.04	0.11
Rf	-0.09	-0.08	0.34	-0.49	0.20
Ad	0.30	-0.05	-0.01	0.09	-0.20
Ai	0.29	0.16	-0.08	-0.06	0.00
D1°	0.02	0.21	-0.29	0.51	0.36
D2°	-0.08	0.30	0.22	-0.14	-0.46
Dt	-0.06	0.36	0.06	0.10	-0.23
Apd	0.28	-0.12	0.09	-0.16	-0.30
Ra	0.10	-0.29	0.24	0.36	-0.07
Ad/P	0.27	-0.17	0.03	0.15	-0.24
Ad/Pi	0.27	-0.18	0.06	0.17	-0.22
Dt/pn	-0.24	0.20	-0.08	0.13	-0.32
Dt/Pi	-0.25	0.19	-0.03	0.19	-0.33

El componente principal 1 explica el 45.2 % de la varianza total (Tabla 10) y se asocia al largo del eje menor, el área de la lámina y el área de diente (Tabla 11). Por otra parte el componente principal 2 explica el 30.6 % de la varianza total y está asociado al número de dientes totales, número de dientes secundarios y la relación área de dientes con el área de la lámina.

3.2.4 Análisis conglomerado con los valores promedio de cada morfoespecie

Figura 14: Análisis de conglomerado de distancia euclidiana para el promedio de los 21 caracteres de las imágenes computarizadas de cada morfoespecie. Donde Sp. 1 corresponde al promedio de los rasgos de las muestras de la morfoespecies NMLFH 1, Sp.2 de la morfoespecie NMLFH 2 y así sucesivamente para el resto de los 8 morfoespecies definidos, mientras que Sp. 1(T), Sp. 2 (T), Sp. 3 (T) y *N.gonzalezii* (T) corresponden a las muestras de Troncoso (1999) obtenidas desde el Museo Nacional de Historia Natural.



Al igual que en los puntos anteriores, una vez obtenido el PCA se realizó un análisis conglomerado de distancia euclidiana (Figura 14). A través de las distancias obtenidas se desprende que es posible agrupar las muestras en dos grandes grupos, el A compuesto

por los valores promedios de las morfoespecie NMLFH-2, NMLFH-3, NMLFH-4, NMLFH-5, MNLFH-6, NMLFH-7, NMLFH-8 y las muestras de Troncoso. Mientras que el grupo B está compuesto los valores promedio de la morfoespecie NMLFH-1.

4. DISCUSIÓN

4.1 Muestras fósiles

Al compararnos la diversidad del género *Nothofagus*, en Chile central, entre la época que abarca la sección Matanzas y la actualidad, es posible sugerir que durante el Mioceno Inferior la diversidad de este género fue mayor a la que presenta actualmente. Esta asociación paleoflorística con ejemplares asignables a 8 morfoespecies del género y una considerable abundancia de hojas en relación al total de muestras fósiles recolectadas (121 hojas afines a *Nothofagus* de un total de 430 muestras (Díaz y col., 2013)) concuerdan con la sucesión espacial y temporal descrita para Chile central durante el Neógeno. Esto refuerza la idea de la presencia de una paleoflora Mixta con *Nothofagus* durante el Mioceno en Chile central. Escenarios similares, paleoflora Mixta con *Nothofagus*, se registran en la zona sur de Sudamérica. En Puerto Belgrado (Argentina) los análisis de las palinofloras indican la presencia de una flora de carácter mixto con *Nothofagus* durante el Mioceno. Estudios en Patagonia chilena registran una importante presencia de *Nothofagus* en el registro de macrofósiles durante el Paleógeno e inicios del Neógeno (Torres y col., 2009). Además, esta considerable diversidad y abundancia obtenida concuerdan con los resultados de Troncoso (1991) en Chile central. Debido al aumento en el esfuerzo de muestreo fue posible determinar un mayor número de morfoespecie afines a este género. Cada una de las 5 morfoespecies determinados por Troncoso (1999) fue asociado a un morfoespecie del presente trabajo, aumentando en 3 las morfoespecies afine al género.

Al comparar nuestros resultados con los obtenidos del análisis de la sección Los Pololos (Pino, 2016) y Boca Pupuya (Troncoso, 1991) (Tabla 12), posteriores temporalmente a la sección Matanzas las cuales se habrían desarrollado en un clima templado-cálido o cálido durante el Mioceno Medio, es posible observar una fuerte disminución en el número de morfoespecies afines al género. Registrándose solo un morfoespecie en ambos trabajos. Esta mayor diversidad de la sección Matanzas puede estar relacionada con que actualmente se sugiere que el género era capaz de vivir en climas mesotermiales durante el Eoceno Temprano. Mientras que la tolerancia al frío habría evolucionado durante el Eoceno Medio-Oligoceno o después del Mioceno Medio (Hinojosa y col., 2015). La baja de temperaturas ocurridas durante el Eoceno-Oligoceno, favorecido la diversificación y expansión de la gama de *Nothofagus* hacia latitudes bajas en Sudamérica (Hinojosa y col., 2015). La reducción durante el Mioceno Medio se puede atribuir a las restricciones de humedad que ocurrió en este periodo debido al levantamiento de la Cordillera de los Andes, ya que este género es sensible a los cambios de precipitaciones durante los meses más fríos del invierno (Hinojosa y col., 2015).

En relación a la afinidad florística de las morfoespecies, Troncoso (1991) sugirió que los *Nothofagus* de la sección Goterones se relacionan a los actuales de Nueva Guinea y Nueva Caledonia, los cuales crecen en sectores tropicales con temperaturas medias anuales que van desde 15 a 24 °C, proponiendo que los bosques de *Nothofagus* podrían haber sido más méxicos que los actuales de Chile central. Además sugirió que el conjunto paleoflorístico corresponde a un bosque húmedo de clima templado, con algunas semejanzas al bosque valdiviano. En esta tafoflora convivían taxa: cuyos afines actuales se desarrollan en clima templado-frío; taxa asociados a climas templados y taxa relacionados con los actuales bosques subtropicales.

En relación a la variación de diversidad histórica en el registro fósil de este género, el primero se remonta a polen del Cretácico Superior en Antártida (80 Ma), identificándose los cuatro subgéneros de *Nothofagus* (*Brassospora*, *Nothofagus*, *Lophozonia* y *Fuscospora*). Durante el Eoceno Medio (45 Ma), el registro fósil muestra el comienzo más importante en la diversificación y expansión distribucional del género, principalmente asociado a condiciones mesotermiales (Hill & Dettman, 1996; Hinojosa & Villagrán, 2005, Hinojosa y col. 2016). Las reducciones de temperatura global del Eoceno Medio-Oligoceno habrían favorecido la expansión de este género hacia latitudes más bajas (Hinojosa y col., 2016). Puntualmente para el sur de Sudamérica, el registro de hojas fósiles muestran un incremento de la diversidad desde 2 morfoespecies para el Eoceno Inferior de Patagonia Chilena (Hinojosa y col. 2016); 4 morfoespecies para el Eoceno Superior/ Oligoceno Inferior de Patagonia Argentina (Panti, 2011); 5 especies de *Nothofagus* para el Oligoceno del sur de Sudamérica (Vento y col. 2016); 9 para el Oligoceno-Mioceno Inferior morfoespecies de Punta Arenas (Dusén 1899) y 5 morfoespecies foliares en el Mioceno Inferior de Patagonia (Pujana y col. 2015), además de los 5 y 1 definidos por Troncoso (1999) durante el Mioceno Inferior y Mioceno Medio de Chile Central, por lo que los resultados obtenidos en este trabajo (Tabla 12) puede ser considerado como un punto de alta diversidad en el género, posiblemente asociado a la predominancia de climas mesotermiales durante el Mioceno en Chile central.

Tabla 12: Diversidad de macrofósiles afines al género *Nothofagus* durante el terciario del sur de Sudamérica. *m.sp* corresponde a morfoespecies y *sp* especies. El caso de Dusén (1899) corresponde a una compilación, abarcando las formaciones: Brush Lake, Loreto, Mina Chilena, Navidad y Río Cóndor.

Época	Formación	Ubicación	Diversidad	Autor
Eoceno Inferior	Ligorio Marquez	Patagonia chilena	2 <i>m.sp</i>	Hinojosa y col., 2016
Eoceno Superior- Oligoceno Inferior	Río Guillermo	Patagonia argentina	4 <i>m.sp</i>	Panti, 2011
Oligoceno	Río Guillermo	Patagonia argentina	5 <i>sp</i>	Vento y col., 2016
Oligoceno-Mioceno Inferior		Sur de Argentina-Chile	9 <i>sp</i>	Dusén, 1899
Mioceno Inferior	Santa Cruz	Patagonia argentina	5 <i>m.sp</i>	Pujana y col., 2015
Mioceno Inferior	Navidad	Chile central	5 <i>m.sp</i>	Troncoso, 1999
Mioceno Inferior	Navidad	Chile central	8 <i>m.sp</i>	Presente trabajo
Mioceno Medio	Navidad	Chile central	1 <i>m.sp</i>	Troncoso, 1999
Mioceno Medio	Navidad	Chile central	1 <i>m.sp</i>	Pino, 2016

4.2 Imágenes computarizadas de las muestras fósiles

4.2.1 Análisis de componentes principales

En ambos análisis de componentes principales realizados a las imágenes computarizadas, los caracteres asociados a dientes y en especial a dientes secundarios presentan altos valores de peso factorial en los dos primeros componentes. Al analizar el manual de identificación de especies leñosas chilenas de (Troncoso & Gutiérrez) es posible agrupar los actuales *Nothofagus* según el número de venas secundarias de la siguiente manera, entre 4 y 5 *N. nítida*; entre 4 y 3 *N. betuloides*; más de 5 *N. dombeyi*; entre 6 y 7 *N. pumilo* y *N. antartica*; hasta 9 *N. obliqua*, *N. glauca* y *N. macrocarpa*; 10 o más *N. alessandri* (dientes simples) y *N. alpina* (dientes compuestos). En los análisis digitales este punto se ve representado de manera indirecta en el número de dientes secundarios presente dentro de los componentes principales (la mayoría de la venas secundarias termina en un diente). Estos resultados nos podrían estar indicando la importancia de las venas secundarias a la hora de la determinación de morfoespecies en el género *Nothofagus*. Otros caracteres que también poseen altos pesos vectoriales en los dos primeros componentes principales de ambos análisis corresponde al área de la lámina y el área interna de la lámina. Estos caracteres pueden ser considerados como

una aproximación del tamaño de la hoja, lo cual permitiría sugerir una cierta importancia del tamaño de la hoja a la hora de realizar agrupaciones para definir morfoespecies afines al género *Nothofagus*.

4.2.2 Análisis conglomerado

Se obtiene resultados similares al observar las agrupaciones obtenidas de los cluster realizados al total de las muestras (Figura 12) y al valor promedio de la morfoespecie (Figura14), en donde solo es posible diferenciar a la morfoespecie NMLFH-1. Esto resulta destacable ya que esta morfoespecie es la que posee el mayor número de muestras bien conservadas para su análisis en imágenes digitales (Tabla 2), esto nos permitiría sugerir que las dificultades de este método para diferenciar entre morfo especies estaría fuertemente relacionado con el número de muestras por morfoespecie. A pesar de que estos caracteres son utilizados para análisis de paleoclima se sugiere que podría ser una buena opción para definir morfoespecies de una manera más cuantitativa ya que presento resultados interesantes en la morfoespecie con mayor número de muestras.

5 CONCLUSIONES

En el presente trabajo se acepta la hipótesis, encontrando un peak de diversidad de morfoespecies asociadas al género *Nothofagus* durante el Mioceno Inferior en la zona centro sur de Chile. Este peak podría estar relacionado con lo propuesto recientemente por autores (i.e Hinojosa y col. 2016), en donde las mayores amplitudes espaciales de clima mesotermal que se dieron durante este periodo permitieron la diversificación y expansión del género.

Si bien el análisis de imágenes computarizadas no agrupó satisfactoriamente a las morfoespecies, puede ser una herramienta útil a la hora de resolver dudas en situaciones en que los morfoespecies son muy similares. Además, es una opción que se sugiere seguir probando ya que los resultados obtenidos pueden estar sesgados debido al bajo número de muestras analizadas.

BIBLIOGRAFÍA

- Abraham E.M., K. Garleff, H. Liebricht, A.C. Regairaz, F. Schabitz, F.A. Squeo, H. Stingl & C Villagrán. 2000. Geomorphology and paleoecology of the arid diagonal in southern South America. *Zeitschrift fur Angewandte Geologie* SH1: 55-61.
- Barreda V., A. Encinas & L.F. Hinojosa. 2011. Polen y esporas de la Formación Navidad, Neógeno de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 341-355.
- Cook L.G. & M.D. Crisp. 2005. Not so ancient: the extant crown group of *Nothofagus* represents a post-Gondwanan radiation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272: 2535-2544.
- Dettman M.E., D.T. Pocknall, E.J. Romero & M.C. Zamaloa 1990. *Nothofagidites* Erdtman ex Potonié, 1960; a catalogue of species with notes on the paleogeographic distribution of *Nothofagus* Bl. (southern beech). *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin* 60: 1-79.
- Donoso C. 1987. Variación natural en especies de *Nothofagus* en Chile. *Bosque* 8: 85-97.
- Donoso C. 1996. Ecology of *Nothofagus* Forests in Central Chile. *The Ecology and Biogeography of Nothofagus forests*. Edited by Veblen, Thomas, Hill, Robert, and Read, Jennifer, Yale University.
- Ellis B., D.C. Daly, L.J. Hickey, J.V. Mitchell, K.R. Johnson, P. Wilf & S.L. Wing. 1999. *Manual of Leaf Architecture*. Association with the New York Botanical Garden.
- Encinas A., F. Herve, R. Villal-Martínez, S.N. Nielsen & K.L. Finger. 2006.a. Finding of a Holocene marine layer in Algarrobo (33°22'S), central Chile. Implications for coastal uplift. *Revista Geológica de Chile* 33: 339-345.



Encinas A., J.P. Le Roux, L.A. Buatois, S.N. Nielsen, K.L. Finger, E. Fourtanier & A. Lavenu. 2006.b. Nuevo esquema estratigráfico para los depósitos marinos mio-pliocenos del área de Navidad (33°00`-34°30`S), central Chile. *Revista Geológica de Chile* 33: 221-246.

Feldmann R.M., C.E. Schweitzer & A. Encinas. 2005. New decapods from the Navidad Formation (Miocene) of Chile. *Journal of Crustacean Biology* 25: 427-449.

Finger K.L., S.N. Nielsen, T.J. Devries, A. Encinas & D.E. Peterson. 2007. Paleontologic evidence for sedimentary displacement in Neogene Forearc Basins of Central Chile. *Palacios* 22: 3-16.

Gallo L., P. Marchelli & A. Breitembücher. 1997. Morphological and allozymic evidence of natural hybridization between two southern beeches (*Nothofagus* spp.) and its relation to heterozygosity and height grown. *Forest Genetics* 4: 15-23.

Ghidella M.E., L.A. Lawver, S. Marensi & L.M. Gahagan. 2007. Modelos de cinemática de placas para Antártida durante la ruptura de Gondwana: una revisión. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 62: 635-645.

Gregory-Wodzicki K.M. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin* 112: 1091-1105.

Guerstein R. 1990. Palinología estratigráfica del terciario de la cuenca del Colorado, República Argentina. Parte III. Estudio sistemático y estadístico de la perforación Puerto Belgrado N°20. *Revista española de Micropaleontología* 12: 459-480.

Gutiérrez N.M., L.F. Hinojosa, J.P. Le Roux & V. Pedroza. 2011. Evidence for an Early-Middle Miocene age of the Navidad Formation (central Chile): Paleontological, paleoclimatic and tectonic implications. *Andean Geology* 40: 66-78.

Hill R.S. & M.E. Dettmann. 1996. Origin and diversification of the genus *Nothofagus*. In the ecology and biogeography of *Nothofagus* forests. London: Yale University Press: 11-24.

Hill R.S. & J. Read. 1991. A revised infrageneric classification of *Nothofagus* (Fagaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 105: 37-72.

Hinojosa L.F. 1996. Estudio paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la precordillera de Chile central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica. Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Hinojosa L.F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. Revista Geológica de Chile 32: 95-115.

Hinojosa L.F. & C. Villagrán. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. Revista Chilena de Historia Natural 70: 225-239.

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

Hinojosa L.F., J. Armesto & C. Villagrán. 2006. Are Chilean coastal forests pre-Pleistocene relicts? Evidence from foliar physiognomy, palaeoclimate, and phytogeography. Journal of Biogeography 33: 331-341.

Huff P.M., P. Wilf & E.J. Azumah. 2003. Digital future for paleoclimate estimation from fossil leaves? Preliminary results. Palaios 18: 266-274.

Knapp M., K. Stockler, D. Havell, D. Delsuc, F. Sebastiani & P.J. Lockhart. 2005. Relaxed molecular clock provides evidence for long-distance dispersal of *Nothofagus* (Southern Beech). PLoS Biology 3: 38-43.

Kvasov D.D. & M. Verbitski. 1981. Cause of antartic glaciation in the Cenozoic. *Quaternary Research* 15: 1-164.

Lawver L.A., L.M. Gahagan & M.F. Coffin. 1992. The development of paleoseaways around Antarctica. *The Antarctic Paleoenvironment: a Perspective on Global Change*. Antarctic Research Series 56: 7-30.

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

Nielsen S.N. 2005. Cenozoic Strombidae, Aporrhaidae, and Struthiolariidae (Gastropoda, Stromboidae) from Chile: Their significance to biogeography of faunas and climate of the south-east Pacific. *Journal of Paleontology* 79: 1120-1130.

Okuda M., H. Nishida, K. Uemura & A. Yabe 2006. Paleocene/Eocene pollen assemblages from the Ligorio Marquez Formation, central Patagonia, XI Region, Chile. *Post-Cretaceous floristic changes in southern Patagonia, Chile* (ed. by H. Nishida), pp. 37-44. Chuo University, Tokyo.

Panti C. 2011. Análisis paleoflorística de la Formación río Guillermo (Eoceno Tardío-Oligoceno Temprano?), Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 48: 320-335.

Pino J.P 2016. Changes in composition and floristic diversity related to climate during the Miocene in southern South America: The case of Navidad Formation (Central Chile). VII Southern Connection Congress

Premoli A.C. 1996. Allozyme polymorphisms, outcrossing rates, and hybridization of South American *Nothofagus*. *Genetica* 97: 55-64.

Premoli A.C., P. Mathiasen, M.C. Acosta & V.A. Ramos. 2012.a. Phylogeographically concordant chloroplast DNA divergence in sympatric *Nothofagus* s.s. How deep can it be? *New Phytologist* 193: 261-275.

Premoli A.C., M.C. Acosta, P. Mathiasen & C. Donoso. 2012.b. Variación genética en *Nothofagus* (Subgénero *Nothofagus*). *Bosque* 33: 115-125.

Pujana R.R., C. Panti, J. Cuitiño, J.L. García Massini & S.L. Mirabelli. 2015. A new megafloora (fossil woods and leaves) from the Miocene of southwestern Patagonia. *Ameghiniana* 52: 350-366.

Quattrochio M.E., M.A. Martínez, L.F. Hinojosa & C. Jaramillo. 2013. Quantitative analysis of Cenozoic palynofloras from Patagonia, southern South America. *Palynology* 37: 246-258.

R Development Core Team. 2011. A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Ramos V.A., M. Cegarra & E. Cristallini. 1996. Cenozoic Tectonics of the High Andes of west central Argentina (30-36°S latitude) *Tectonophysics* 259: 185-200.

Read J., R.S. Hill, G.S. Hope & R.J. Carpenter. 2010. The contrasting biology of tropical versus temperate *Nothofagus* species and its relevance to interpretations of Cenozoic rainforest history in southeast Australia. *Australia* 258-274.

Romero E.J. 1978. Paleoecología y paleofitogeografía de las taofloras del Cenozoico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15: 209-227.

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

Royer D.L., P. Wilf, D.A. Janesko, E.A. Kowalski & D.L. Dilcher. 2005. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potencial proxies for the fossil record. *American journal of Botany* 92: 1141-1151.

Suárez M.E., A. Encinas & D. Ward. 2006. An Early Miocene elasmobranch fauna from the Navidad Formation, Central Chile, South America. *Cainozoic Research* 4: 3-18.

Swenson U., R.S. Hill & S. McLoughlin. 2001. Biogeography of *Nothofagus* supports the sequence of Gondwana break-up. *Taxon* 50: 1025-1041.

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* volume 21: 505-582.

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

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

Uliana M. & K. Biddle. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern south america. *Revista Brasileira de Geociencias* 18: 172-264.

Veevers J.J. & Z.X. Li. 1991. Review of the sea floor spreading around Australian. II. Marine magnetic anomaly modeling. *Australian Journal of Earth Sciences* 38: 391-408.

Vento B., M.A. Gandolfo, K. Nixon & P. Mercedes. 2016. Paleofloristic assemblage from the Paleogene Río Guillermo Formation, Argentina: preliminary results of phylogenetic relationships of *Nothofagus* in South America. *Historical Biology*: 1-15.

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

Wilf P., N.R. Cúneo, K.R. Johnson, J.F. Hicks, S.L. Wing & J.D. Obradovich. 2003. High plant diversity in Eocene south America: evidence from Patagonia. *Science* 300: 122-125.

Wolfe J.A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages: United States Geological Survey Bulletin 2040: 71.

Wolfe J.A. 1995. Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 23: 119-142.

Yabe A., K. Uemura & H. Nishida. 2006. Geological notes on plant fossil localities of the Ligorio Márquez Formation, central Patagonia, Chile. In Nishida H ed. *Post-Cretaceous floristic changes in southern Patagonia, Chile*. Tokyo, Japón. Chuo University p.29-35.

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.

ANEXOS

Figura 13: muestra mejor conservada del morfoespecie *Nothofagus sp. 2*, definido por Troncoso (1999). Material obtenido del Museo Chileno de Historia Natural.



Figura 14: muestra mejor conservada del morfoespecie *Nothofagus* sp. 4, definido por Troncoso (1999). Material obtenido del Museo Chileno de Historia Natural.



Figura 15: muestra mejor conservada del morfoespecie *Nothofagus* sp. 3, definido por Troncoso (1999). Material obtenido del Museo Chileno de Historia Natural.



Figura 16: muestra mejor conservada de *N. gonzalezii*, definido por Troncoso (1999).
Material obtenido del Museo Chileno de Historia Natural.



Figura 17: muestra mejor conservada del morfoespecie *Nothofagus* sp. 1, definido por Troncoso (1999). Material obtenido del Museo Chileno de Historia Natural.

