

Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica

Luis F. Hinojosa

Laboratorio de Ecología y Sistemática Vegetal, Departamento de Ecología,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Ñuñoa, Santiago
Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad,
Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago CP 6513677, Chile
lfhinojosa@abello.dic.uchile.cl

RESUMEN

Se presenta una reconstrucción del clima continental del sur de Sudamérica, sobre la base de un análisis fisionómico foliar de 15 taofloras, provenientes en su mayoría de yacimientos de Chile y Argentina. A partir de las estimaciones climáticas obtenidas y la composición fitogeográfica, se postula la sucesión temporal de cuatro nuevas paleofloras: Gondwánica; Subtropical Gondwánica; Mixta; y Subtropical Neógena. Los resultados indican que las taofloras del Cenozoico se asocian a por lo menos tres escenarios climáticos contrastantes: 1- condiciones tropicales relacionadas a un evento cálido y húmedo del Paleoceno/Eoceno, asociadas a las Paleofloras Gondwánica y Subtropical Gondwánica; 2- cambio hacia condiciones más templadas y secas hacia el final del Eoceno y principios del Oligoceno, relacionado con el evento de enfriamiento global del límite Eoceno/Oligoceno (consecuencia de la glaciación Antártica). Durante este tiempo habría imperado la Paleoflora Mixta; 3- finalmente, durante el Mioceno un nuevo evento cálido húmedo, durante el cual la temperatura media anual aumentó entre 6 y 9°C comparado con el período anterior. Este período de calentamiento está relacionado con el óptimo climático del Mioceno Medio y se caracteriza por el desarrollo de la Paleoflora Subtropical Neógena.

Palabras claves: Paleoclima, Paleoflora, Cenozoico, Sur de Sudamérica, Chile, Argentina, Bolivia.

ABSTRACT

Climatic and vegetational changes inferred from Cenozoic Southern Southamerica paleoflora. A reconstruction of the continental climate of southern South America, based on physiognomic analyses of fifteen taphofloras, coming mainly from Chile and Argentina, is presented here. Based on the climate estimates and the phytogeographical composition of the Cenozoic paleofloras analyzed, the succession of four new Paleofloras is proposed: Gondwanic; Subtropical Gondwanic; Mixed and Subtropical Neogene Paleoflora. The results indicate that these paleofloras are, at least, related with three major paleoclimatic scenarios: 1- Paleocene/Eocene, warm and humid tropical conditions, associated with both Gondwanic and Subtropical Gondwanic Paleofloras; 2- a climate shift towards temperate-drier conditions at the end of the Eocene and early Oligocene, related with the cold global event of the Eocene-Oligocene boundary (as a consequence of the onset of Antarctic glaciation). Time where Mixed Paleofloras dominated, and 3- finally, a warm and humid event again occurred during the Miocene, during this time, mean annual temperature was 6-9°C warmer than for the previous period. This warm event is related with the mid Miocene climatic optimum and it is characterized by the development of Neogene Subtropical Paleoflora.

Key words: Paleoclimate, Paleoflora, Cenozoic, Southern South America, Chile, Argentina, Bolivia.

INTRODUCCIÓN

La integración de los estudios paleobotánicos basados en las numerosas taofloras del sur de Sudamérica (al sur de 18°S) descritas para el Cenozoico (65-1,5 Ma) 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 (Frenguelli, 1953; Hinojosa y Villagrán, 1997; Menéndez, 1971; Romero, 1978; 1986; Troncoso y 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. El área ocupada por 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 *in 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 Cenozoico (Hinojosa y Villagrán, 1997). La Paleoflora Neotropical se habría desarrollado cuando los continentes de Sudamérica, Antártica y Australia todavía se encontraban unidos y los climas cálidos extendían su influencia hasta latitudes actualmente templadas, al menos hasta 50°S (Hinojosa y Villagrán, 1997; Romero, 1986; Troncoso y Romero, 1998). La Paleoflora Mixta, de acuerdo a Axelrod *et al.* (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, durante el límite Eoceno/Oligoceno (Hinojosa y Villagrán, 1997; Romero, 1986; Troncoso y Romero, 1998; Zachos *et al.*, 2001). La Paleoflora Subtropical se habría desarrollado como consecuencia de un evento de calentamiento global que caracterizó el Mioceno Medio (Hinojosa y Villagrán, 1997; Villagrán y Hinojosa, 1997; Zachos *et al.*, 2001). Hacia finales del Cenozoico, desde el Mioceno Medio a Plioceno, una serie de factores habrían determinado un aumento de la aridez en los subtrópicos de Sudamérica (Hinojosa y Villagrán, 1997; Latorre *et al.*, 1997; Villagrán y Hinojosa, 1997). 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 (Hinojosa y Villagrán, 1997; Villagrán y Hinojosa, 1997). 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 Árida' 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 y Villagrán, 1997; Villagrán y Hinojosa, 1997).

Pese al esfuerzo desplegado en establecer la composición florística y fitogeografía de las taofloras cenozoicas sudamericanas, y su relación con los eventos tectónicos y climáticos relevantes del período, se ha investigado poco la impronta que han dejado los cambios climáticos en la fisionomía

de los taxa (Hinojosa y Villagrán, 1997; Romero, 1986; Troncoso y Romero, 1998). 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 ecológicos realizados en distintas partes del globo (Gregory-Wodzicki, 2000a; 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. Así, 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 *et al.* (2003) aplicaron recientemente este enfoque para inferir el clima de uno de los depósitos fosilíferos de plantas más diversos del Eoceno temprano (Laguna del Hunco; 42°27'S) en la Patagonia argentina. El único modelo en que se ha aplicado el método fisionómico para inferir los cambios climáticos cenozoicos de Sudamérica ha sido

propuesto por Volkheimer (1971). Este autor analizó el porcentaje de hojas con borde entero en seis tafofloras del Cenozoico del sur 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 sur de Sudamérica. El presente trabajo utiliza el enfoque fisionómico foliar para evaluar las tendencias y magnitudes del cambio climático continental del Cenozoico del sur de Sudamérica, utilizando una base de datos más amplia y varios caracteres foliares. Específicamente, el análisis fisionómico se basará en 15 tafofloras del sur de Sudamérica (Tabla 1), utilizando 31 caracteres foliares (Apéndice 1), y contrastando los resultados con bases de datos globales que definen la relación fisionomía y clima actuales. Los resultados obtenidos serán correlacionados con los modelos climáticos propuestos a partir de evidencias geoquímicas e isotópicas a nivel global y regional.

MÉTODOS

TAFOFLORAS

Las tafofloras analizadas en este trabajo abarcan el período que se extiende desde el Paleoceno al 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 sur del continente (51° S), integrando además dos tafofloras de los Andes orientales de Bolivia, recolectadas alrededor de 17° S. Todas las tafofloras utilizadas han sido asignadas a las grandes paleofloras descritas para el Cenozoico, Neotropical, Mixta, Antártica y Subtropical. En la tabla 1 se presentan estas tafofloras, se consigna el carácter de la misma y el número de morfogéneros que 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 revisadas.

BASES DE DATOS Y FUNDAMENTOS DEL ANÁLISIS FISIONOMÍA-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 y Sinnott, 1916; Dilcher, 1973; Dolph y Dilcher, 1979; Kovach y Spicer, 1996; Sinnott y Bailey, 1915; Wolfe, 1979). Sobre la base de esta relación clima y vegetación se han propuestos modelos numéricos que permiten estimar la

TABLA 1. LOCALIDADES FOSILÍFERAS CONSIDERADAS, EDAD, UBICACIÓN GEOGRÁFICA, CARÁCTER, NÚMERO DE MORFOGÉNEROS, AUTORES Y/O COLECCIONES PALEOBOTÁNICAS CONSULTADAS.

Taofloras		Períodos (Ma)	Fechados	Lat. Sur No.	Carácter	Morfo-géneros	Referencias	Colecciones
Jakokkota	Mioceno Superior	10,6 (Ar/Ar)	17°17'	Subtropical	31	Gregory-Wodzicki <i>et al.</i> (1998); Hinojosa e Villagrán (1997); Villagrán e Hinojosa (1997)		2
Potosí	Mioceno Inferior a Medio	20-13 (Ar/Ar)	19°61'	Suptropical	35	Gregory-Wodzicki <i>et al.</i> (1998); Hinojosa y Villagrán (1997); Villagrán e Hinojosa (1997)		1
Boca Pupuya	Mioceno Medio	?	33°57'	Suptropical	27	Martínez-Pardo (1990); Troncoso (1991); Hinojosa y Villagrán (1997); Troncoso y Romero (1998)		3
Los Litres	Mioceno Inferior	21 (Ar/Ar)	33°18'	Subtropical	20	Hinojosa (1996); Hinojosa y Villagrán (1997); Sellés e Hinojosa (1997)		2
Goterones	Mioceno Inferior	23 (Sr)	33°57'	Mixta/ <i>Nothofagus</i>	28	Martínez-Pardo (1990); Troncoso (1991); Hinojosa y Villagrán (1997); Troncoso y Romero (1998); Gregory (comunicación oral, 2003)		3
Las Aguilas	Oligoceno Superior	26-23 (Ar/Ar)	33°19'	Mixta/ <i>Nothofagus</i>	42	Hinojosa (1996); Hinojosa y Villagrán (1997); Sellés e Hinojosa (1997)		2
Nirihuau medio	Oligoceno	?	41°19'	Antártica	18	Fiori (1940); Romero (1978 1986); Romero y Dibbern 1984; Troncoso y Romero (1998)		1
Nirihuau inferior	Eoceno Superior Oligoceno Inferior	?	41°15'	Mixta/ <i>Nothofagus</i>	33	Berry (1928); Fiori (1931; 1939); Romero (1978, 1986) Romero y Dibbern (1984); Troncoso y Romero (1998)		1
Rio Turbio	Eoceno Medio	?	51°33'	Mixta/ <i>Nothofagus</i>	72	Hünicken (1967); Romero (1978; 1986); Troncoso y Romero (1998)		1
Laguna del Hunco	Eoceno Inferior	52(Ar/Ar)	42°27'	Mixta	30	Berry (1925); Romero (1978, 1986); Troncoso y Romero (1998); Wilf <i>et al.</i> (2003)		1, 4, 5
Quinamávica	Eoceno Inferior	?	35°7'	Mixta	29	Troncoso (1992); Troncoso y Romero (1998)		3
Pichileufu	Eoceno Inferior	?	41°7'	Mixta	120	Berry (1938); Romero (1978; 1986); Troncoso y Romero (1998)		1, 4
Cochoigue	Paleoceno-Eoceno	?	36°35'	Neotropical	30	Gayó (2001); Gayó (2004); Moreno-Chacón (2000); Moreno-Chacón <i>et al.</i> (2001)		6
Lota-Coronel	Paleoceno -Eoceno	?	37°	Neotropical	94	Engelhardt (1891); Hinojosa y Villagrán (1997); Romero (1978, 1986); Troncoso y Romero (1998)		1
Ligorio Márquez	Paleoceno superior	<57 (K/Ar)	46°45'	Neotropical	19	Suárez <i>et al.</i> (2000); Troncoso <i>et al.</i> (2002).		1

(1= Literatura; 2 = Colección Laboratorio Ecología y Sistemática Vegetal, Universidad de Chile; 3= Colección Museo de Historia Natural, Santiago, Chile; 4= Colección Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentina; 5= Colección Laboratorio Paleobotánica Universidad de Buenos Aires, Argentina; 6= Colección Museo Paleontológico, Universidad de Concepción, Chile.

temperatura y humedad asociada al ambiente en que se encuentran 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 taxa fósiles. La base de datos actual más conocida corresponde a CLAMP3 (Climate-Leaf Analysis Multivariate Program o Programa Multivariado de Análisis Clima - Morfología foliar), propuesta por Wolfe (1993; Wolfe y Spicer, 2004) y basada en una colección de datos vegetacionales y climáticos de Norteamérica y Asia. Esta base de datos ha sido sucesivamente enriquecida con nuevos antecedentes y actualmente existen tres versiones de la misma. En este trabajo se utilizó una versión actualizada de CLAMP, la cual contiene nueva información proveniente de Sudamérica, con datos de Bolivia (Gregory-Wodzicki, 2000a) y de Chile central (Hinojosa, 2003a). En esta nueva versión de CLAMP fueron excluidos los antecedentes de las localidades con temperaturas muy frías y bajos montos de precipitaciones, por considerar este conjunto de datos restringido como más adecuada en la expresión del clima oceánico de Sudamérica (Schwerdtfeger, 1976), y se consignan con la sigla CLAMP3B SA, que corresponden a 161 localidades actuales.

ANÁLISIS FISIONOMICO-CLIMÁTICO DE LAS IMPRONTAS FOLIARES

Los caracteres foliares utilizados en los análisis de las improntas fósiles fueron medidos directamente para ocho de las taofloras consignadas en la tabla 1, usando el material de las colecciones y, además de otras depositadas en instituciones nacionales (Tabla 1). Para las siete taofloras 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 Pichileufú, con mediciones directas de los especímenes depositados en colecciones paleobotánicas de Buenos Aires, Argentina (Tabla 1).

En las localidades en que se disponía de abundante material fósil para las mediciones de caracteres foliares, recolectado por los autores, como en los casos de Cerro Las Aguilas (*e.g.*, con abundante y bien preservado material fósil, incluyendo diversos taxa del género *Nothofagus*,

ver portada de la Revista), y Cerro Los Litres (Chile) y Jakakkota (Bolivia) (Tabla 1), 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 metodología se introdujo de acuerdo a los criterios de Greenwood (1992) y Gregory-Wodzicki y McIntosh (1996), quienes sugirieron 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 taofloras descritas en la literatura, ni tampoco para las medidas en colecciones de museo. Esto debido al 'sesgo de colección', que privilegia las hojas mejor preservadas, es decir de mayor tamaño, formas raras, y otros, a expensas de material fragmentario, muy pequeño, o muy común (Gregory-Wodzicki *et al.*, 1998; Taggart y Cross, 1990). En general, 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 preservación 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, y otros (Greenwood, 1992; Roth y Dilcher, 1978). Para Stranks y England (1997), la procedencia de los datos actuales de vegetación y clima también introducirían una importante fuente de error en las reconstrucciones paleoclimáticas, debido a que distintas áreas actuales habrían sido sometidos a diferentes historias evolutivas, climáticas y geológicas (Gregory-Wodzicki, 2000a). Finalmente, Wilf (1997) sugirió incorporar el error binomial generado por las diferencias en el número de morfotaxa presentes en una taoflora. Este error fue calculado para las estimaciones de temperatura media anual y son dados en el texto. Cuando el error binomial fue menor que el error estándar de la estima, entonces el error estándar es consignado en el texto (Wilf, 1997; Wilf comunicación oral, 2004).

MÉTODOS UNIVARIADOS

La temperatura media anual (TMA) fue estimada utilizando regresiones lineales entre los porcentajes de hojas con borde entero de las improntas fósiles y los parámetros climáticos procedentes de CLAMP3B SA. Las precipitaciones medias anuales (PMA) fueron calculadas sobre la base de regresiones lineales entre el promedio del Ln de las áreas foliares de las improntas fósiles y la precipitación media anual. Las ecuaciones obtenidas, índices de determinación, error estándar del modelo y las bases de datos utilizadas se muestran en la tabla 2. La obtención de 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, serían los más adecuados para describir la relación entre caracteres foliares y variables ambientales, en consideración a que los distintos caracteres foliares podrían responder en forma diferencial a una o más variables ambientales (Gregory-Wodzicki, 2000a). Los modelos multivariados más comúnmente usados corresponden a regresiones múltiples (Jacobs, 1999; Wiemann *et al.*, 1998; Wing y 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, 2000a; Wiemann *et al.*, 1998; Wolfe, 1995). En este trabajo, se aplica un análisis de correspondencia canónica (CCA), a la base de datos CLAMP3B SA, considerando 31 caracteres foliares y distintas variables de temperatura y humedad. Los caracteres foliares que se utilizaron 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 SA, fueron ocho (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). 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. El análisis de correspondencia canónica fue efectuado con el programa CANOCO versión 4 para Windows (ter Braak y Smilauer, 1998). Un ejemplo de los resultados que se obtienen con el análisis CCA se presenta en la figura 1. En este diagrama se grafica la posición de todas las localidades actuales consideradas en la base de datos CLAMP3B SA, los dos primeros ejes principales (87,7 % de la varianza total) y los vectores de dos de las variables climáticas. 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 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, la figura 1 muestra 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 se presentan las ecuaciones obtenidas para la temperatura media anual (TMA) y precipitación media de la estación de crecimiento (PMC) obtenidas con el modelo CLAMP3B SA, los índices de determinación y los errores estándar de ambos modelos.

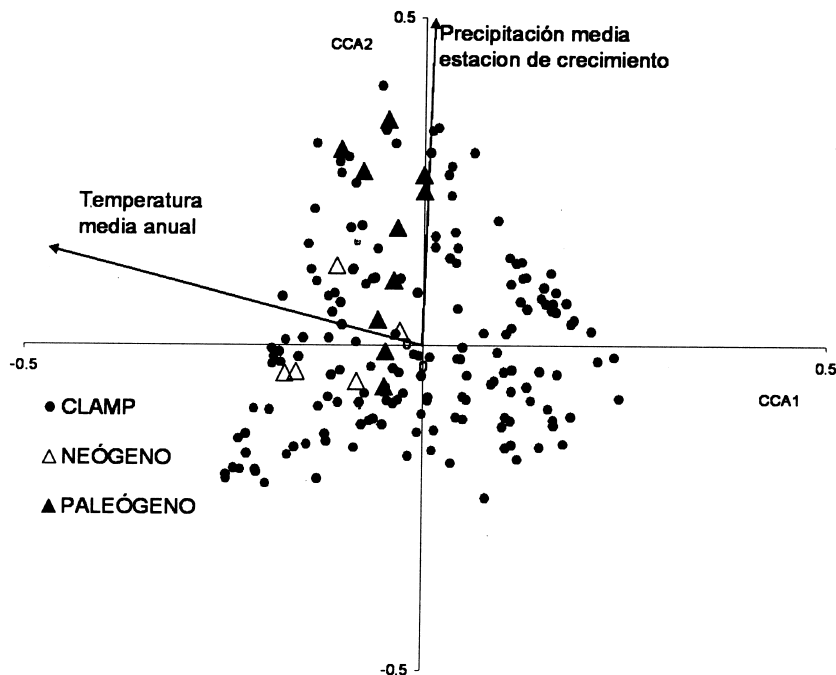


FIG. 1. Análisis de correspondencia canónica utilizando la base de datos CLAMP4 (círculos). En triángulos se grafican las 15 localidades fosilíferas analizadas. Los dos primeros ejes canónicos explican el 87.7% de la varianza total. La temperatura media anual tiene un r (canónico) de -88% con el eje 1; la precipitación media de la estación de crecimiento tiene un r (canónico) de 84% con el eje 2.

RESULTADOS

VARIACIÓN DE LA TEMPERATURA MEDIA ANUAL DURANTE EL CENOZOICO

Los resultados de los modelos univariados utilizando como variable independiente la temperatura media anual (TMA), dieron una ecuación significativa con un índice de determinación de 0,9 y error estándar de 2,1°C. El modelo multivariado generó una ecuación significativa con un índice de determinación de 0,9 y un error estándar de 2,1°C. En las figuras 2 y 3 se observa la variación de las TMA durante el Cenozoico del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo univariado (Fig. 2) y multivariado (Fig. 3). 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 presenta, consistentemente, valores de tempera-

turas más altos que los obtenidos en el modelo multivariado.

Las figuras 2 y 3 muestran que las floras fósiles del Paleoceno, límite Paleoceno/Eoceno y Eoceno inferior, entre 60 y 55 Ma (Ligorio Márquez, Lota-Coronel y Cocholgüe), incorporadas en la Paleoflora Neotropical, registran las mayores temperaturas de todo el Cenozoico. De acuerdo al modelo multivariado (Fig. 3), los valores oscilan entre 21,9° ($\pm 2,1^\circ$) y 24,7 ($\pm 2,1^\circ$)°C.

Durante el Eoceno Inferior a Medio, entre 55 y 40 Ma, las taofloras correspondientes a la Paleoflora Mixta (Pichileufu, Quinamávida, Laguna del Hunco, Río Turbio y Ñirihuau inferior) se asocian a un descenso sostenido de las temperaturas, las cuales oscilan entre 17,2° ($\pm 2,3$) y 18,3 ($\pm 2,1$)°C (modelo multivariado) y entre 17,7° ($\pm 2,1^\circ$) y 20,6 ($\pm 2,1^\circ$)°C (modelo univariado). Los valores de temperatura obtenidos no presentan diferencias significativas para las distintas paleofloras

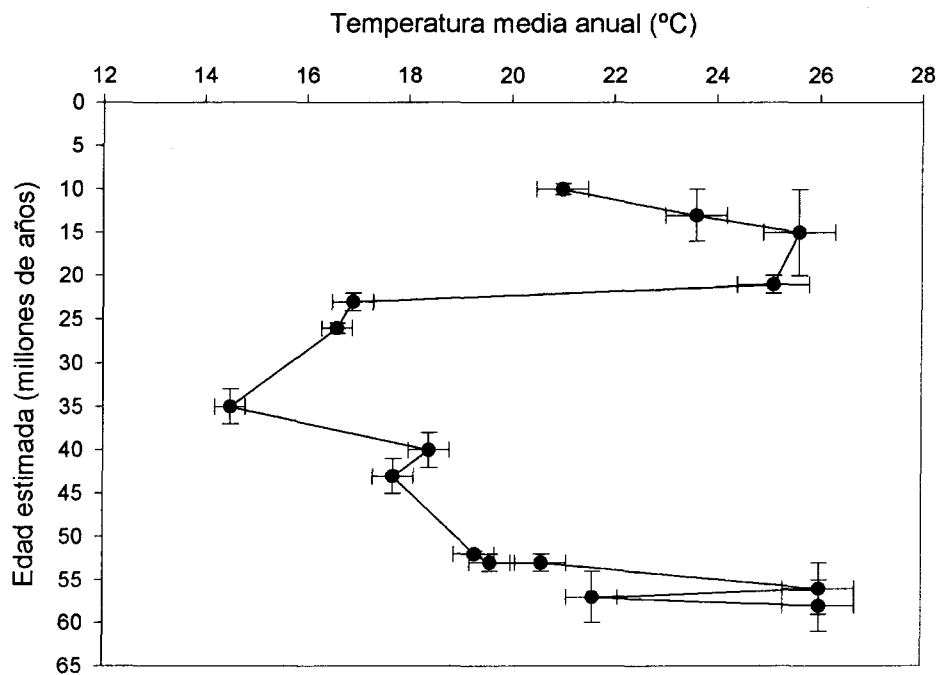


FIG. 2. Variación de la temperatura media anual a través del Cenozoico del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo univariado. Las barras en el eje de las temperaturas indican el intervalo de confianza al 95%.

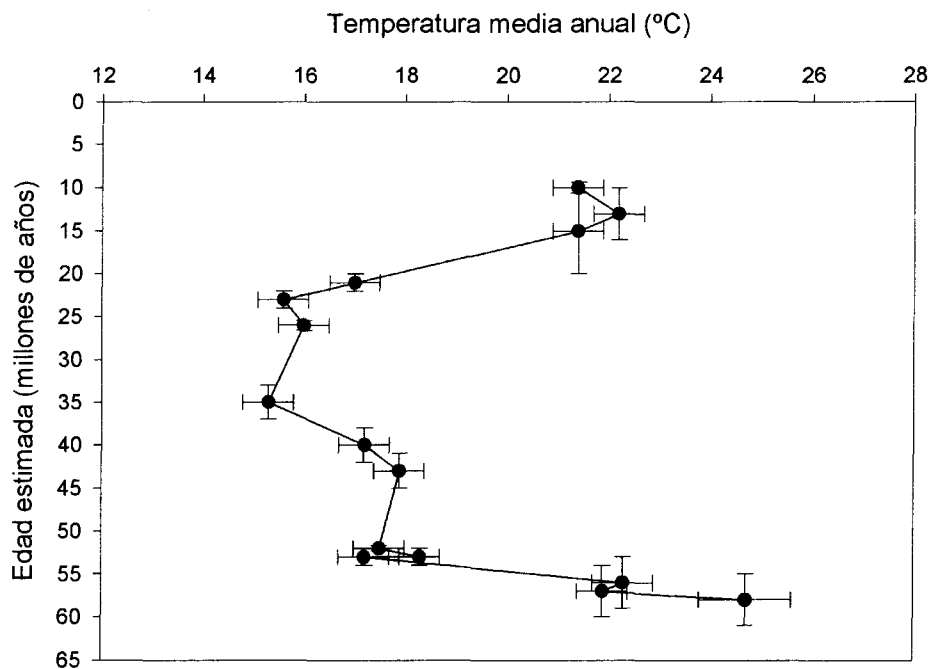


FIG. 3. Variación de la temperatura media anual a través del Cenozoico del Sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo multivariado. Las barras en el eje de las temperaturas indican el intervalo de confianza al 95%.

consideradas, pese a la diferencia de edades entre ellas, resultado que sugiere un clima de gran estabilidad térmica durante el desarrollo de la Paleoflora Mixta.

Durante el límite Eoceno/Oligoceno a los 35 Ma, se observa el más abrupto descenso de las temperaturas, en la taoflora Ñirihuau medio, caracterizada como flora Antártica, con valores que oscilan entre $14,5^{\circ} (\pm 3,0^{\circ})$ y $15,3 (\pm 3,0^{\circ})^{\circ}\text{C}$, que corresponden a los mínimos de todo el Cenozoico (Figs. 2 y 3).

Durante el lapso Oligoceno Superior y Mioceno Inferior, entre 26 y 23 Ma, las taofloras de Cerro Las Águilas y Navidad-Goterones-Matanzas, ambas adjudicadas a la Flora Mixta con *Nothofagus*, se asocian a valores de temperatura que oscilan entre $15,6^{\circ} (\pm 2,4^{\circ})$ y $16,9 (\pm 2,4^{\circ})^{\circ}\text{C}$, montos ligeramente inferiores a los exhibidos por las Floras Mixtas del Eoceno (Figs. 2 y 3).

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. 3) muestra un máximo de temperaturas de $22,2 (\pm 2,1^{\circ})^{\circ}\text{C}$, en la taoflora de Potosí a los 13 Ma. En contraste, el modelo univariado (Fig. 2) muestra un ascenso aún más abrupto de las temperaturas en las tres taofloras mencionadas, las que culminaron con valores máximos de $25,6 (\pm 2,1^{\circ})^{\circ}\text{C}$ 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, los que oscilan entre $21,0 (\pm 2,1^{\circ})^{\circ}\text{C}$ para el modelo univariado (Fig. 2) y $21,4 (\pm 2,1^{\circ})^{\circ}\text{C}$ en el modelo multivariado (Fig. 3).

VARIACIÓN DE LAS PRECIPITACIONES DURANTE EL CENOZOICO

PRECIPITACIÓN MEDIA ANUAL

Los resultados del análisis de regresión, utilizando CLAMP3B SA, generó un índice de determinación de 0,6 y error estándar de Ln 0,5 cm (Tabla 2). Los errores máximos de las estimaciones de PMA se concentran en las localidades del Paleoceno Superior al Eoceno Inferior; por ejemplo, en Lota - Coronel, los errores estándar oscilan entre +131,6 cm y -79,8 cm.

En la figura 4 se muestran las estimaciones de las precipitaciones medias anuales a través del Cenozoico. Los montos de precipitaciones obtenidos para las cinco taofloras del Paleoceno-Eoceno Inferior (Fig. 4) son los más altos observados en el Cenozoico, oscilando entre 152,9 (+99,2;-60,2) cm y 202,9 (+131,6;-79,8) cm. Una anomalía es observada en la localidad de Quinamávida del Eoceno Inferior, la cual exhibe valores de 91,2 (+59,2;-35,9) cm, inferiores en cerca de 100 cm a los obtenidos en las floras coetáneas de Pichileufú y Laguna del Hunco (Fig. 4).

A partir del Eoceno Medio, los valores de precipitación decaen abruptamente alcanzando montos mínimos de 57,3 (+37,2;-22,6) cm anuales, en el límite Eoceno/Oligoceno (Ñirihuau medio), a los 35 Ma.

En el Oligoceno Superior se observa un incremento relativo de las precipitaciones, con valores de 87,8 (+56,9;-34,5) cm en la localidad de Cerro Las Águilas.

A inicios del Mioceno se observa un aún más abrupto ascenso de las precipitaciones, el cual culmina con valores de 112,0 (+72,7;-44,1) cm en la localidad de Cerro Los Litres del Mioceno Inferior. Durante el Mioceno Medio y Superior las precipitaciones caen culminando con valores mínimos de 43,6 (+28,3;-17,2) cm, en la localidad de Jakakkota del Mioceno Superior (en torno a 10 Ma.), descenso equivalente al observado en el límite Eoceno/Oligoceno.

TABLA 2. MODELOS UNIVARIADOS UTILIZADOS PARA LA INFERENCIA DE PALEOTEMPERATURAS Y PALEOPRECIPITACIONES DE LAS TAFOFLORES CENOZOICAS DEL SUR DE SUDAMÉRICA.

Modelo	Ecuaciones	R ²	Error estándar	Base de datos
Univariado				
Temperaturas medias anuales (TMA)				
TMA	$TMA = 3,25 + 0,25 \times \% \text{borde entero}$	0,9	2,1°C	CLAMP3B SA
Precipitación Media Anual (PMA)				
PMA	$\ln(PMA1) = 1,63 + 0,49 \times \ln A$	0,6	* $\ln(0,5)$ cm	CLAMP3B SA

R²= Índice de determinación. * =Error estándar en unidades logarítmicas.

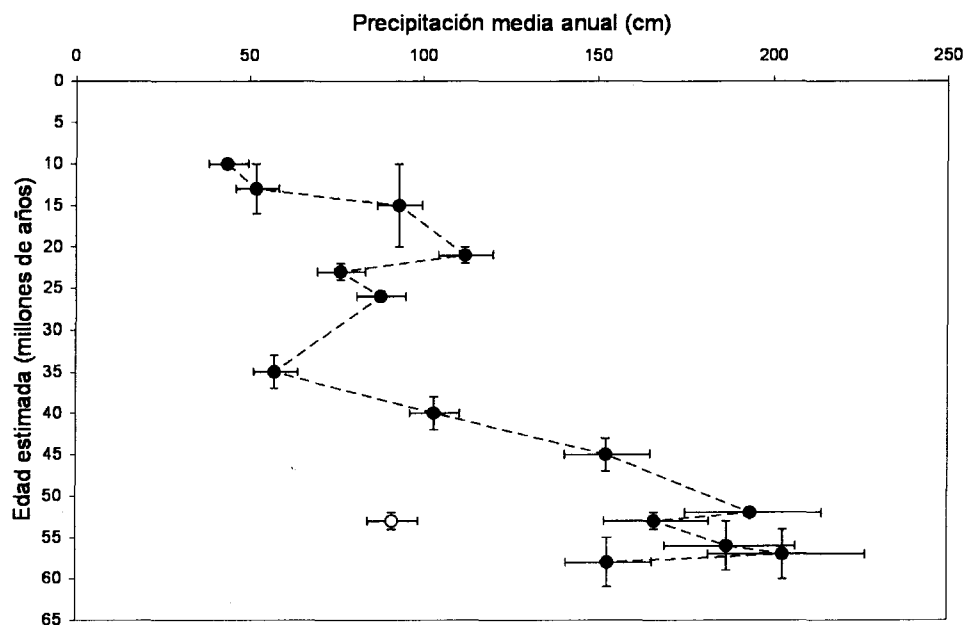


FIG. 4-. Variación de la precipitación media anual a través del Cenozoico del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo univariado y usando como variable dependiente el Ln del área foliar. Las barras en el eje de las precipitaciones indican el intervalo de confianza al 95% (los intervalos son diferentes ya que fueron obtenidos a partir de logaritmos).

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 Cochohgüe, 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-medio, Cerro Las Águilas y Navidad-Goterones, y entre 11-12 meses para las tres tafofloras del Mioceno Medio y Superior, Navidad Boca Pupuya, Potosí y Jakokkota.

Las estimaciones de PMC se calcularon sobre la base del modelo multivariado, utilizando la base de datos CLAMP3B SA. Los resultados obtenidos con esta base de datos muestran valores del índice

TABLA 3. MODELOS MULTIVARIADOS UTILIZADOS PARA LA INFERENCIA DE PALEOTEMPERATURAS MEDIAS ANUALES Y PALEOPRECIPITACIONES MEDIAS DE LA ESTACIÓN DE CRECIMIENTO, PARA LAS TAFOFLORAS CENOZOICAS DEL SUR DE SUDAMÉRICA.

Multivariado Temperaturas Medias Anuales (TMA)	Ecuaciones	R2	Error estándar	Base de datos
TMA Precipitación Media Estación de Crecimiento(PMC)	$TMA = -8,1 + \exp(3,1 + (0,24 \times vTMA))$	0,9	2,1 °C	CLAMP3B SA
PMC	$PMC = 75,5 \times \exp(0,53 \times vPMC)$	0,8	42,6 cm	CLAMP3B SA

R2= Índice de determinación y bases de datos utilizadas para cada ecuación.

de determinación de 0,8. El error estándar es de 42,6 cm (Tabla 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 y England, 1997; Wiemann *et al.*, 1998; Wilf *et al.*, 1999; Wolfe y Uemura, 1999). Por ejemplo, de acuerdo a los resultados publicados por Wiemann *et al.* (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, sobrestimando o subestimando los valores reales de dos localidades de vegetación actual. La figura 6 muestra los resultados obtenidos para PMC con la base de datos CLAMP3B SA. Durante el límite Paleoceno/Eoceno valores máximos de 364,6 (±42,6) cm (Fig. 5) son observados en la localidad de Lota - Coronel. Para las tres floras analizadas durante este lapso, los valores sobrepasan los 250 cm (251,4 (±42,6) - 364,6 (±42,6) cm). Durante el

Eoceno se observa una tendencia sostenida de disminución de la precipitación media de la estación de crecimiento, culminando con valores mínimos de 54,6 (±42,6) cm en el límite Eoceno/Oligoceno, en la localidad de Ñirihuau 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 (88,8 (±42,6) cm, Fig. 5). En contraste, la tafoflora de Río Turbio exhibe valores relativamente mayores a los observados en la tendencia general, con 251,4 (±42,6) cm (Fig. 5).

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, 55,6 (±42,6) cm en la tafoflora Cerro Los Litres. (Fig. 5). La flora de Navidad - tafoflora de Boca Pupuya, del Mioceno Medio, exhibe mayores niveles de precipitación media durante la estación de crecimiento, con 128 cm. 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 63,5 (±42,6) cm hasta 63,8 (±42,6) cm).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Las elevadas cantidades de precipitaciones y temperaturas estimadas 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,

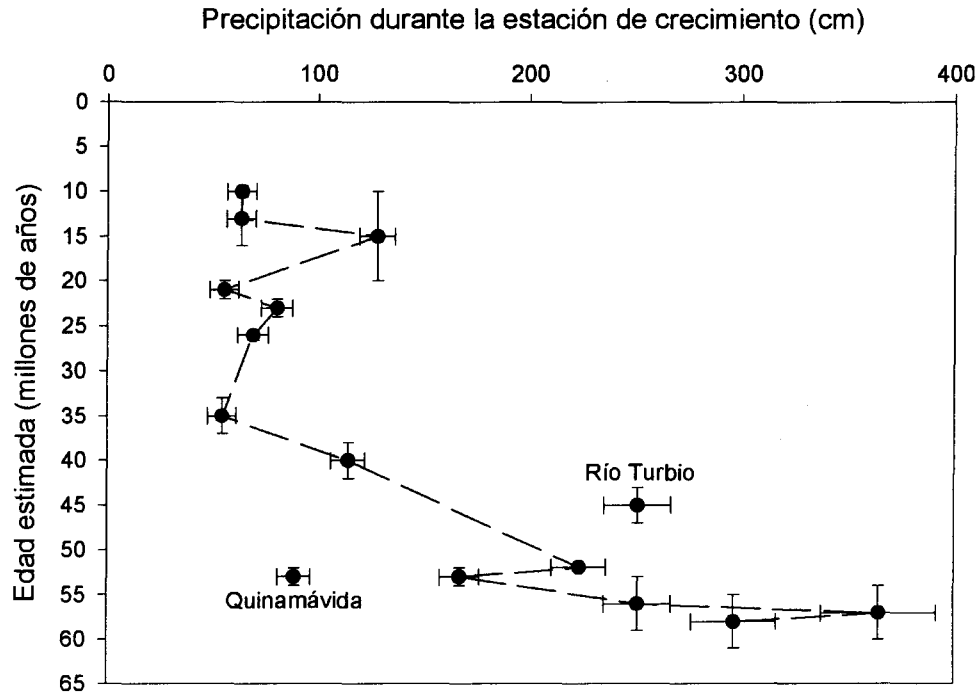


FIG. 5. Variación de la precipitación media de la estación de crecimiento a través del Cenozoico del sur de Sudamérica, de acuerdo al modelo multivariado. Las barras en el eje de las precipitaciones indican el intervalo de confianza al 95%.

1978; 1986; Troncoso *et al.*, 2002; Volkheimer, 1971). Tal condición ambiental es corroborada, además, por 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 y Lavelle, 2000; Dingle *et al.*, 1998). De igual manera, los modelos paleovegetacionales del sur de Sudamérica (Hinojosa y Villagrán, 1997; Troncoso y 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 en Ligorio Márquez, el más austral del continente americano analizado para el período (Tabla 1). Los valores de temperaturas medias anuales obtenidos para esta taoflora (entre 24,7° y 26°C), contrastan dramáticamente con los 8°C de las temperaturas medias modernas registradas en el área (Di Castri y Hajek, 1976), y son equivalentes 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 y 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°-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, durante el máximo termal del Paleoceno-Eoceno, habrían alcanzado máximos que superan los 20°C (Zachos *et al.*, 1993). Las temperaturas obtenidas para las taofloras estudiadas en este trabajo, muestran que las 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 esta contribución, para las cinco taofloras del límite Paleoceno/Eoceno y Eoceno inferior (Fig. 5), muestran valores también elevados, con máximos entre 193,7 y 202,9 cm, en las taofloras de Laguna

del Hunco y Lota -Coronel, respectivamente, cifras superiores a las observadas en la actualidad en las latitudes entre 37 y 42°S, área donde se ubican ambas floras (López y Aceituno, 1998). Cifras de precipitaciones aún más elevadas para este mismo período se observan con mayor claridad en las estimaciones de la PMC realizadas con métodos multivariados (Fig. 5). En este caso, destacan las tres taofloras del límite Paleoceno/Eoceno (Ligorio Márquez, Lota-Coronel y Cocholgüe), por sus altos valores, que sobrepasan los 300 cm anuales. Estas cifras son muy superiores a las observadas en la actualidad en gran parte del área de los bosques templados lluviosos del sur de Chile, la región con máxima precipitación del cono sur donde se ubican estas floras (Armesto *et al.*, 1996). Los resultados son concordantes con lo documentado por Wilf *et al.* (2003), para el lapso en las reconstrucciones de paleoprecipitación en Laguna del Hunco, así como en la Antártica (Dingle *et al.*, 1998; Dingle y Lavelle, 2000).

Durante el Eoceno Inferior a Medio, el descenso de los niveles de temperaturas y de las precipitaciones medias anuales registrado es consistente con el desarrollo de una paleoflora Mixta propuesto en los modelos paleovegetacionales previos (Hinojosa y Villagrán, 1997; Romero, 1978; 1986; Troncoso y 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 la Antártica (Dingle y 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 registrado en los análisis es la similitud de los valores de temperaturas anuales observados en todas las paleofloras Mixtas del Eoceno Inferior a Medio estudiadas (Quinamávica, Pichileufú, Laguna del Hunco, Río Turbio, Ñirihuau 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 *et al.* (1991) para las Floras Mixtas del sur de Suda-

mérica. 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. Considerando este concepto de Axelrod (1992; Axelrod *et al.*, 1991), los resultados aquí presentados muestran temperaturas medias anuales bastante superiores a 14°C (17°-20°C). Por otra parte, en la figura 6 se grafica 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. 6). En conclusión, concordarían mejor con el concepto de ecuabilidad térmica en el sentido de Axelrod *et al.* (1991), las paleofloras del límite Paleoceno/Eoceno, las cuales muestran homogeneidad térmica y así mismo escasa amplitud de las temperaturas extremas a lo largo del año. Sin embargo, los valores 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 taoflora más boreal (Quinamávica) y en la más joven, Ñirihuau inferior (Figs. 4 y 5). Esta disminución de las lluvias podría significar un aumento en la estacionalidad. Esto porque para la Antártica han sido documentadas evidencias de estacionalidad asociadas al descenso térmico (Dingle *et al.*, 1998). Temperaturas más bajas y mayores diferencias entre los valores extremos anuales, ya mostrados, y valores de precipitaciones menores sugieren una probable estacionalidad de las precipitaciones, en comparación con las taofloras 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 previos (Hinojosa y Villagrán, 1997; Romero, 1978; 1986; Troncoso y Romero, 1998). El apreciable incremento de la amplitud térmica anual (Fig. 6), favorecería el desarrollo de

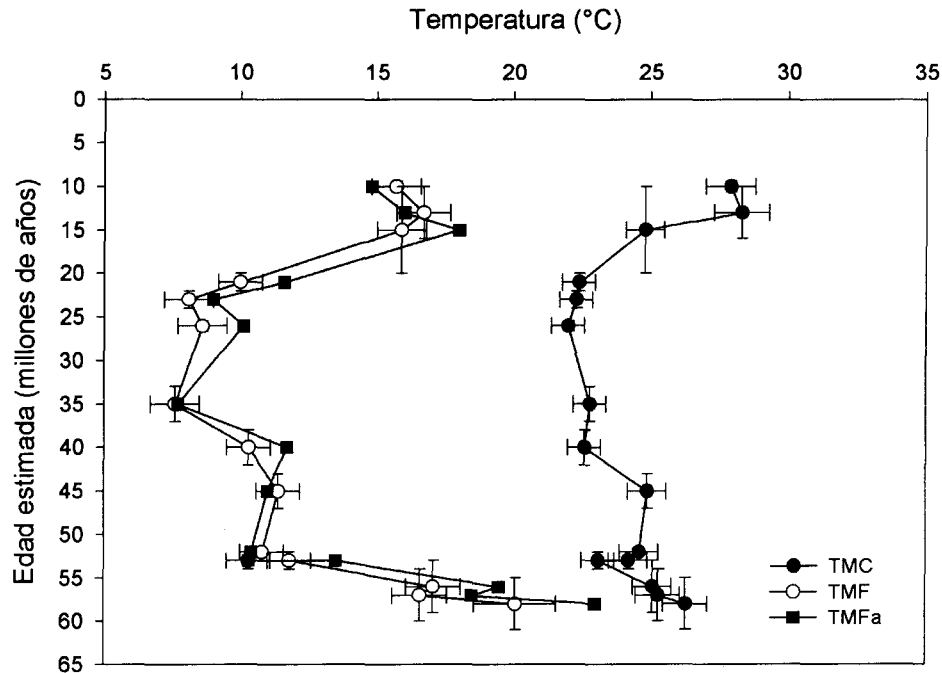


FIG. 6. Temperaturas medias del mes más frío (TMF, círculos blancos, y TMFa, cuadrados negros) y del mes más cálido (TMC, círculos negros) a través del Cenozoico del sur del Sudamérica. Las barras en el eje de las temperaturas indican el intervalo de confianza al 95%. Los valores fueron obtenidos a partir del análisis de correspondencia canónica (TMF y TMC) y de acuerdo a J. Wolfe (TMFa, comunicación oral, 2002).

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, las reconstrucciones de las temperaturas oceánicas con el $\delta^{18}\text{O}$, muestran un significativo descenso de las temperaturas globales (Zachos *et al.*, 1993). Este deterioro climático sería una consecuencia de la separación de Australia y Sudamérica, el comienzo de la glaciación en la Antártica del 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, 1984; Hinojosa y Villagrán, 1997; Villagrán e Hinojosa, 1997; Zachos *et al.*, 2001).

En el Oligoceno Superior y Mioceno Inferior, las taofloras de Cerro Las Águilas y Navidad Goterones-Matanzas, registran leves incrementos 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 las estimaciones en este estudio muestran este calentamiento, los valores son inferiores al del Eoceno Superior, lo que 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, que culmina con niveles equivalentes a los 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 un marcado predominio de taxa de distribución neotropical y una disminución ostensible de los taxa templados-fríos (Hinojosa, 1996; Hinojosa y

Villagrán, 1997; Troncoso, 1991; Villagrán e 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 interponía una barrera a las precipitaciones provenientes del este. En la literatura se han documentado procesos de alzamiento en los Andes centrales desde comienzos del Mioceno, alcanzando altitudes equivalentes a la mitad de las actuales para el Mioceno Superior (Gregory-Wodzicki, 2000b; Suárez y de la Cruz, 2000; 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 las estimaciones que muestran valores oscilando entre 21,4° y 25,6°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. 6), condiciones consistentes con el desarrollo de floras subtropicales xéricas, como los casos de las taofloras 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 la glaciación de la Antártica oeste. Estos eventos determinarían una agudización del gradiente térmico ecuador-polo, así como la vigorización del Anticiclón Subtropical del Pacífico sur y de la surgencia de aguas frías de la corriente de Humboldt (Gregory-Wodzicki, 2000b; Hinojosa y Villagrán, 1997; Zachos *et al.*, 2001).

CLIMA CONTINENTAL Y PALEOFLORAS CENOZOICAS: UNA PROPOSICIÓN

Los resultados obtenidos acerca del clima continental del sur de Sudamérica durante el

Cenozoico concuerdan, en términos generales, con las reconstrucciones paleovegetacionales presentadas en la literatura. Sin embargo, la mezcla de diferentes elementos fitogeográficos es una constante en todas las taofloras estudiadas (Hinojosa, 2003a, b; Villagrán e Hinojosa, 1997). Este hecho lleva a reformular y precisar la nomenclatura de las paleofloras Cenozoicas del sur de Sudamérica, en función del paleoclima descrito y un análisis de conglomerados de acuerdo a la distribución de frecuencias de elementos fitogeográficos en las taofloras estudiadas (Fig. 7) (Gayó, 2004; Hinojosa e Villagrán, 1997; Villagrán e Hinojosa, 1997).

Durante el Paleoceno, el cono sur habría sido ocupado por una flora que se denomina en este trabajo Paleoflora Gondwánica, la cual se caracterizaba por el predominio de elementos fitogeográficos Australasianos, Neotropicales, Pantropicales, distribuidos actualmente en regiones cálidas del mundo. El elemento austral - antártico estaba ausente, y se habría desarrollado bajo condiciones climáticas tropicales, cálidas y muy húmedas (Fig. 7). Desde comienzos del Eoceno hasta el Eoceno Medio el Cono Sur habría estado poblado por una flora llamada aquí Paleoflora Subtropical Gondwánica (Fig. 7). 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. Esta paleoflora se habría desarrollado 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 (Fig. 7). Desde finales del Eoceno hasta comienzos del Mioceno se conformaría una paleoflora llamada tradicionalmente Paleoflora Mixta en la literatura. El rasgo más relevante de la composición fitogeográfica de ella reside en el aumento sustancial del elemento de distribución actual Austral Antártico, aunque persisten proporciones equivalentes de los elementos cálidos Neotropical y Pantropical, y algo menores del elemento Amplio. Su composición, lleva a reconocer a esta flora como verdaderamente 'Mixta' (*sensu* Romero, 1978), es decir, caracterizada por una mezcla equiparada de elementos florales de distinta procedencia. La Paleoflora Mixta se habría desarrollado

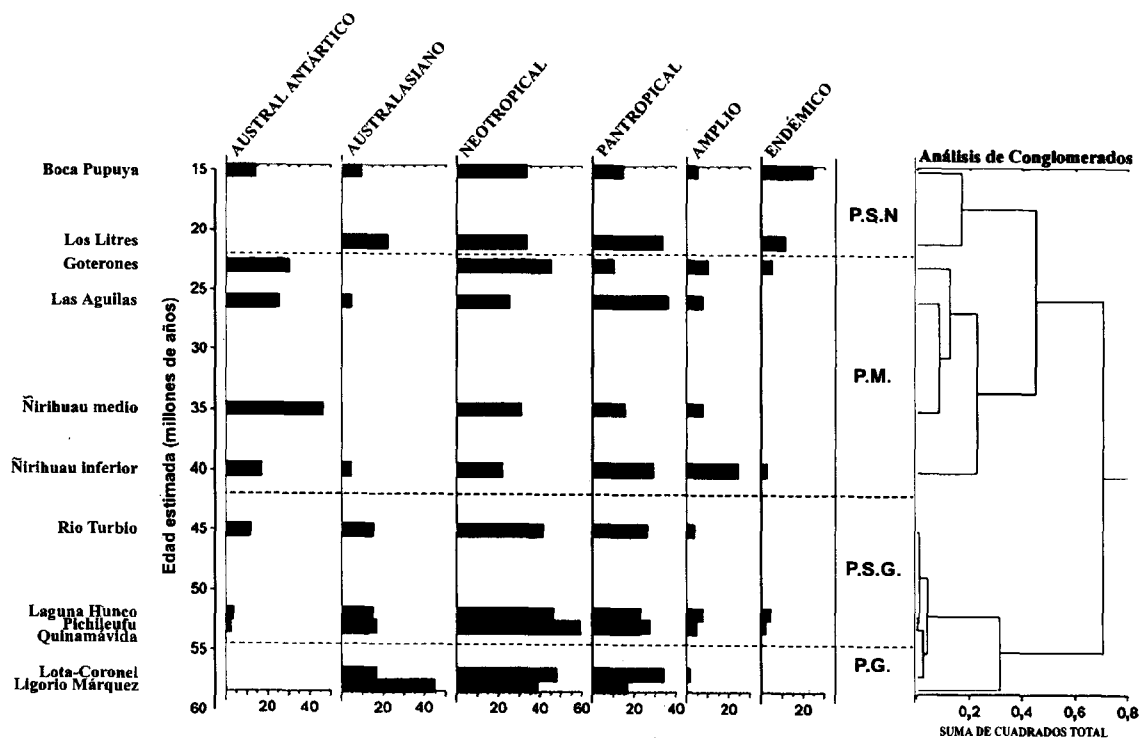


FIG. 7. Distribución de elementos fitogeográficos en las taofloras cenozoicas consideradas en este trabajo. P.G.: Paleoflora Gondwánica; P.S.G.: Paleoflora Subtropical Gondwánica; P.M.: Paleoflora Mixta; P.S.N.: Paleoflora Subtropical Neógena.

bajo condiciones climáticas más frías y menos húmedas que las imperantes anteriormente, una consecuencia del enfriamiento global del clima provocado por la glaciación Antártica (Fig. 7). Desde el Mioceno Inferior a Superior, Chile central habría sido ocupado por una paleoflora denominada en este estudio Paleoflora Subtropical Neógena (Fig. 7). En la composición fitogeográfica de ésta destaca el predominio de elementos cálidos (Neotropical, Pantropical y Australasiano), la disminución del elemento Austral Antártico y el 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 (Villagrán e Hinojosa, 1997). Se habría

desarrollado bajo condiciones climáticas relativamente más cálidas y lluviosas que en el período anterior, aunque con tendencia hacia la sequía estival. Esta flora se correlaciona con un evento de calentamiento global, con aumento de las temperaturas medias de entre 6 y 9 °C. Sin embargo, la creciente sombra de lluvia de los Andes, con alturas al menos la mitad de las actuales (Gregory-Wodzicki, 2000b), ya estaba afectando negativamente la influencia de la lluvia procedente del este.

De acuerdo al análisis de conglomerados que se muestra en la figura 7, la máxima diferenciación fitogeográfica entre las paleofloras estudiadas corresponde a las floras Gondwánicas y Subtropical Gondwánica del Paleógeno, resultado que concuerda con el ambiente climático singular del período.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a C. Villagrán (Universidad de Chile) y a Kate Gregory-Wodzicki (Observatorio Lamont-Doherty de la Universidad de Columbia, EEUU), quienes a través de sus comentarios enriquecieron el manuscrito. A M. del C. Zamaloa y E. Romero (Universidad de Buenos Aires y Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Argentina, respectivamente) y D. Frassinetti (Museo Nacional de Historia Natural, Chile), quienes facilitaron el acceso a las colecciones paleobotánicas depositadas en esas instituciones. A P. Wilf (Universidad de Pennsylvania, EEUU) y a J. Wolfe (Universidad de Arizona, EEUU) por sus comen-

tarios en el análisis estadístico y facilitar la base de datos CLAMP. Finalmente a los revisores A. Troncoso (Universidad de Talca, Chile); S. Palma-Heldt (Universidad de Concepción, Chile) y al editor de la Revista Geológica de Chile, M. Suárez se agradecen sus comentarios que mejoraron la presente versión. Este trabajo fue apoyado por el Centro para Estudios Avanzados en Ecología y de Investigaciones en Biodiversidad (P02-051-F; CMEB, Universidad de Chile) y financiado por el proyecto CONICYT/FONDECYT No. 2000025, Chile, dirigido por el autor.

REFERENCIAS

- Armesto, J.J.; León, P.; Arroyo, M.K. 1996. Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: una isla biogeográfica. In *Ecología de los bosques nativos de Chile* (Armesto, J.J.; Villagrán, C.; Arroyo, M.K.; editors). *Vicerrectoría Académica y Estudiantil, Universidad de Chile, Editorial Universitaria*, p. 23-28.
- Axelrod, D. 1992. What is an equable climate? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Vol. 91, p. 1-12.
- Axelrod, D.; Kalin-Arroyo, M.T.; Raven, P. 1991. Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural*, Vol. 64, p. 413-446.
- Bailey, I.W.; Sinnot, E.W. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany*, Vol. 3, p. 24-39.
- Berry, E. 1925. A Miocene flora from Patagonia. Johns Hopkins University, 4. *Studies in Geology*, p. 183-233. Baltimore.
- Berry, E. 1928. Tertiary fossil plants from the Argentine Republic. *U.S. National Museum Proceedings*, Vol. 73, No. 22, p. 1-27.
- Berry, E. 1938. Tertiary flora from the Río Pichileufú,

- Argentina. *Geological Society of America*, Vol. Special paper, No. 12, p. 1-149.
- Di Castri, F.; Hajek, E. 1976. Bioclimatología de Chile. *Editorial de la Universidad Católica de Chile*, 129 p.
- Dilcher, D.L. 1973. A paleoclimatic interpretation of the Eocene floras of southeastern North America. In *Vegetation and vegetational history of northern Latin America* (Graham, A.; editor). *Elsevier Scientific Publishing Company*, p. 39-59. Amsterdam.
- Dingle, R.V.; Lavelle, M. 2000. Antarctic Peninsula Late Cretaceous-Early Cenozoic palaeoenvironments and Gondwana palaeogeographies. *Journal of African Earth Sciences*, Vol. 31, No. 1, p. 91-105.
- Dingle, R.V.; Marenssi, S.A.; Lavelle, M. 1998. High latitude Eocene climate deterioration: evidence from the northern Antarctic Peninsula. *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. 11, No. 6, p. 571-579.
- Dolph, G.E.; Dilcher, D.L. 1979. Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Palaeontographica*, Vol. 170, Abstracts B, p. 151-172.
- Engelhardt, H. 1891. Über Tertiärpflanzen von Chile. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, Vol. 16, p. 629-692.
- Fiori, A. 1931. Filliti terziarie della Patagonia, I. Fillite della riva meridionale del Lago Nahuel Huapi. *Giornale di Geologia*, Vol. 13, p. 41-68.
- Fiori, A. 1939. Filliti terziarie della Patagonia, II. Fillite del Rio Ñirihuau. *Giornale di Geologia*, Vol. 13, p. 1-27.
- Fiori, A. 1940. Filliti terziarie della Patagonia, III. Fillite del Rio Cheuqueñiyen. *Giornale di Geologia*, Vol. 14, p. 94-143.
- Flohn, H. 1984. Climate evolution in the southern Hemisphere and the equatorial region during the Late Cenozoic. In *SASQUA International Symposium. Late Cainozoic Paleoclimates of the Southern Hemisphere*. A.A. Balkema, Rotterdam, p. 5-20. Swaziland.
- Frenguelli, J. 1953. La flora fósil de la región del Alto Río Chalia en Santa Cruz (Patagonia). *Notas Museo de la Plata (Paleontología)*, Vol. 16, No. 98, p. 239-257.
- Gayó, E. 2001. Estudio de improntas terciarias y estimaciones paleoclimáticas en la zona de Concepción, VIII Región del Bío-Bío, Chile. Seminario de título para optar al título profesional de Biólogo (Inédito), *Universidad de Concepción*, 52 p.
- Gayó, E. 2004. Estudio taxonómico y fisionómico-climático de la taoflora Caleta Cocholgüe (36° 35' S y 72° 58' W), Eoceno inferior, Chile Central. Tesis Magister (Inédito), *Universidad de Chile*, 170 p.
- Greenwood, D.R. 1992. Taphonomic constraints on foliar physiognomic interpretations of late Cretaceous and Tertiary palaeoclimates. *Reviews of Palynology and Paleobotany*, Vol. 71, p. 149-190.
- Gregory-Wodzicki, K.M. 2000a. Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology*, Vol. 26, No. 4, p. 668-688.
- Gregory-Wodzicki, K.M. 2000b. Uplift history of the central and northern Andes: A review. *Geological Society of America, Bulletin*, Vol. 112, No. 7, p. 1091-1105.
- Gregory-Wodzicki, K.M.; McIntosh, W.C. 1996. Paleoclimate and paleoelevation of the Oligocene Pitch-Pinnacle flora, Sawatch Range, Colorado. *Geological Society of America, Bulletin*, Vol. 108, p. 545-561.
- Gregory-Wodzicki, K.M.; McIntosh, W.C.; Velásquez, K. 1998. Paleoclimate and paleoelevation of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. 11, p. 533-560.
- Hinojosa, L.F. 1996. Estudio Paleobotánico de dos taofloras terciarias en la precordillera de Santiago de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica. Tesis Magister (Inédito), *Universidad de Chile*, 156 p.
- Hinojosa, L.F. 2003a. Fisionomía Foliar y Clima de las Paleofloras Mixtas del Terciario de Sudamérica. Tesis Doctoral (Inédito), *Universidad de Chile*, 174 p.
- Hinojosa, L.F. 2003b. Historia Terciaria de la Cordillera de la Costa: Relaciones fisionómicas y fitogeográficas, entre 33° y 41°S, y las Paleofloras Terciarias del sur de Sudamérica. In *Biodiversidad y Ecología de los Bosques de la Cordillera de la Costa de Chile* (Smith, C.; Armesto, J.J.; Valdovinos, C.; editors). *Editorial Universitaria*, p. 90-104. Santiago.
- Hinojosa, L.F.; Villagrán, C. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*, Vol. 70, p. 225-239.
- 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*, Vol. 27, 3-4, p. 139-227.
- Jacobs, B.F. 1999. Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Vol. 145, p. 231-250.
- Kovach, W.L.; Spicer, R.A. 1996. Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool. *Paleoclimates*, Vol. 2, p. 125-138.
- Latorre, C.; Quade, J.; Macintosh, W.C. 1997. The expansion of C4 grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters*, Vol. 146, p. 83-96.
- López, B.; Aceituno, P. 1998. Programa computacional Geoclima v.1.1. Programa Explora. *Universidad de Chile, Departamento de Geofísica*.
- Martínez-Pardo, R. 1990. Major Neogene events of South-eastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Vol. 77, p. 263-278.

- Menéndez, C. 1971. Floras terciarias de la Argentina. *Ameghiniana*, Vol. 8, No. 3-4, p. 357-370.
- Moreno-Chacón, M. 2000. Estudio de la arquitectura foliar de Angiospermas fósiles del Paleógeno de Cocholgüe, VIII región (Chile). Unidad de Investigación para optar al Grado Académico de Licenciado en Biología (Inédito), *Universidad de Concepción*, 30 p.
- Moreno-Chacón, M.; Leppe, M.; Palma-Heldt, S. 2001. Arquitectura foliar y aproximaciones paleoclimáticas de improntas del Paleógeno de Cocholgüe, VIII Región, Chile. In *Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile*, No. 13. *Gayana Botánica*, Vol. 58, No. 1, p. 71.
- Romero, E.J. 1978. Paleoecología y paleofitogeografía de las taofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana*, Vol. 15, No. 1-2, p. 209-227.
- Romero, E.J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden*, Vol. 73, p. 449-461.
- Romero, E.J.; Dibbern, M. 1984. Floras fósiles Cenozoicas. In *Congreso Geológico Argentino*, No. 9, Vol. Relatorio II, p. 373-382. Bariloche.
- Roth, J.L.; Dilcher, D.L. 1978. Some considerations in leaf size and leaf margin analysis of fossil leaves. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, Vol. 30, p. 165-171.
- Schwerdtfeger, W. 1976. Climates of Central and South America. In *World Survey of Climatology* (Schwerdtfeger, W.; editor). *Elsevier Scientific Publishing Company*, p. 145. Amsterdam-Oxford-New York.
- Sellés, D.; Hinojosa, L.F. 1997. Niveles sedimentarios y paleofloras del Oligoceno superior-Mioceno inferior en la Formación Abanico, noreste de Santiago. In *Congreso Geológico Chileno*, No. 8, Vol. 1, p. 580-584. Antofagasta.
- Sinnott, E.W.; Bailey, I.W. 1915. Foliar evidence as to the ancestry and early climatic environment of the angiosperms. *American Journal of Botany*, Vol. 2, p. 1-22.
- Stranks, L.; England, P. 1997. The use of a resemblance function in the measurement of climatic parameters from the physiognomy of woody dicotyledons. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Vol. 131, p. 15-28.
- Suárez, M.; de la Cruz, R. 2000. Tectonics in the eastern central Patagonian Cordillera (45°30'-47°30'S). *Journal of the Geological Society of London*, Vol. 157, p. 995-1001.
- Suárez, M.; de la Cruz, R.; Troncoso, A. 2000. Tropical/Subtropical upper Paleocene-lower Eocene fluvial deposits in eastern central Patagonia, Chile (46°45'S). *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. 13, p. 527-536.
- Taggart, R.E.; Cross, A.T. 1990. Plant successions and interruptions in Miocene volcanic deposits, Pacific Northwest. Volcanism and fossil biogas. *Geological Society of America*, Special Paper, Vol. 244, p. 57-68.
- ter Braak, C.; Smilauer, P. 1998. Canoco Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, 352 p. Ithaca, New York, USA.
- Troncoso, A. 1991. Paleomegaflora de la Formación Navidad, miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, Vol. 42, p. 131-168.
- Troncoso, A. 1992. La taoflora terciaria de Quinamávida (VII Región, Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, Vol. 43, p. 155-178.
- Troncoso, A.; Romero, E.J. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. In *Proceedings of the Congreso Latinoamericano de Botánica*, No. 6 (Fortunato, R.; Bacigalupo, N.; editors). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, p. 149-172.
- Troncoso, A.; Suárez, M.; de la Cruz, R.; Palma-Heldt, S. 2002. Paleoflora de la Formación Ligorio Márquez (XI Región, Chile) en su localidad tipo: sistemática, edad e implicancias paleoclimáticas. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 29, No. 1, p. 113-135.
- Vergés, J.; Ramos, E.; Seward, D.; Busquets, P.; Colombo, F. 2001. Miocene sedimentary and tectonic evolution of the Andean Precordillera at 31°S, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. 14, p. 735-750.
- Villagrán, C.; Hinojosa, L.F. 1997. Historia de los Bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis Fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, Vol. 70, p. 241-267.
- Volkheimer, W. 1971. Aspectos paleoclimatológicos del Terciario Argentino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia'*, Vol. 8, p. 241-264.
- Wiemann, M.C.; Manchester, S.R.; Dilcher, D.L.; Hinojosa, L.F.; Wheeler, E.A. 1998. Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, Vol. 85, No. 12, p. 1796-1802.
- Wilf, P. 1997. When are leaves good thermometers? a new case for leaf margin analysis. *Paleobiology*, Vol. 23, p. 373-390.
- Wilf, P.; Wing, S.L.; Greenwood, D.R.; Greenwood, C.L. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology*, Vol. 26, p. 203-206.
- Wilf, P.; Wing, S.; Greenwood, D.; Greenwood, C.L. 1999. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example: Reply. *Geology*, Vol. 27, p. 92.
- Wilf, P.; Cúneo, R.; Johnson, K.; Hicks, J.; Wing, S.; Obradovich, J. 2003. High plant diversity in Eocene South America: evidence from Patagonia. *Science*, Vol. 300, p. 122-125.

- Wing, S.L.; Greenwood, D.R. 1993. Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, Vol. 341, p. 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*, No. 1106, 37 p.
- Wolfe, J. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *U.S. Geological Survey Bulletin*, Vol. 2040, p. 71.
- Wolfe, J. 1995. Paleoclimatic estimates from tertiary leaf assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Science*, Vol. 23, p. 119-142.
- Wolfe, J.; Spicer, R. 2004. Climate-Leaf Analysis Multivariate Program. <http://www.open.ac.uk/earth-research/spicer/CLAMP/Clampset1.html>.
- Wolfe, J.; Uemura, K. 1999. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example: Comment. *Geology*, Vol. 27, p. 91-92.
- Zachos, J.; Lohmann, K.; Walker, J.; Wise, S. 1993. Abrupt climate change and transient climates during the Paleogene: A marine perspective. *Journal of Geology*, Vol. 101, p. 191-213.
- Zachos, J.; Pagani, M.; Sloan, L.; Thomas, E.; Billups, K. 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, Vol. 292, p. 686-693.

APÉNDICE 1. FRECUENCIA (%) DE CARACTERES FOLIARES REPRESENTADOS EN LAS 15 LOCALIDADES CENOZOICAS DEL SUR DE SUDAMÉRICA. UTILIZADAS EN LOS ANÁLISIS FISIONÓMICOS. SE SEÑALAN LAS EDADES ESTIMADAS PARA CADA TAFOFLORA. LAS FRECUENCIAS DE LAS LOCALIDADES BOLIVIANAS DE JAKOKOTA Y POTOSÍ FUERON TOMADAS DE GREGORY-WODZICKI *et al.* (1998).

	Edad	Localidad	10	13	Potosí	Boca Pupuya	15	21	Los Litres	23	Goterones	26	Las Águilas	35	Nirihuau	40	Nirihuau	45	Río Turbio	52	L. Hunco	53	Quinamávida	53	Pichileufú	56	Cocholigüe	57	Lota-Coronel	58	Ligorio Márquez
Tipos Dientes	Hojas lobadas	2	6	4	6	86	54	0	0	0	5	4	7	0	8	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Borde entero	18	11	12	9	30	23	24	26	32	63	68	90	72	89	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Regulares	8	7	8	8	23	19	21	27	29	18	10	11	11	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
	Cercanos	17	7	6	14	34	31	36	27	25	4	21	5	16	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11
	Redondeados	17	13	6	0	13	17	19	18	17	32	9	5	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tamaño foliar	Compuestos	0	0	0	0	11	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nanofolia	8	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Leptofolia1	15	14	4	6	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Leptofolia2	33	35	4	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17
	Microfilia1	39	24	42	28	14	23	37	8	52	43	40	37	47	37	47	37	47	37	47	37	47	37	47	37	47	37	47	37	47	37
Tipo Apice	Microfilia2	6	16	50	14	23	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Microfilia3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Mesofilia1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Mesofilia2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Mesofilia3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tipo Base	Emerginado	4	18	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Redondeado	54	56	31	25	14	48	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Agudo	46	44	63	69	79	41	48	53	59	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38
	Atenuado	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Cordada	1	3	6	6	7	6	9	0	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Relación Largo/Ancho	Redondeada	28	42	19	47	14	26	15	30	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22
	Aguda	71	55	81	47	84	65	85	70	75	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77	77
	L:A <1:1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	L:A 1-2:1	21	24	52	69	11	46	46	39	43	22	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16
	L:A 2-3:1	41	23	38	11	31	25	28	44	39	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40
Forma foliar	L:A 3-4:1	21	20	10	0	13	8	11	10	10	12	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13
	L:A 5-6:1	18	33	0	11	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	L:A >4:1	19	15	30	6	10	18	9	7	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Obovada	19	15	30	6	10	18	9	7	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Elíptica	64	74	65	24	71	26	57	74	65	63	46	56	48	63	42	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67
Ovada	16	12	4	71	23	23	26	18	28	33	46	54	20	40	18	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67