

CONSIDERACIONES ACERCA DE LAS CONÍFERAS DEL MIOCENO DE CHILE CENTRAL OCCIDENTAL*

ALEJANDRO TRONCOSO A.** EDGARDO J. ROMERO***

** Departamento Ciencias Biológicas, Universidad de Talca. Casilla 747.
Talca, Chile.

*** Departamento Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires.
Ciudad Universitaria — P2 — 4°P. Nuñez, Buenos Aires (C. F.).
República Argentina.

RESUMEN

Se da cuenta del contenido en Coníferas de las tafofloras de la Formación Navidad, Mioceno, en el área de Matanzas (33° 57' 30" S, 71° 52' 15" W). Se discute las probables causas de su posterior extinción en el área.

Palabras claves: Fitogeografía histórica, Mioceno, Chile central, Coníferas.

ABSTRACT

Conifers remains from Miocene Navidad Formation at Matanzas (33° 57' 30" S, 71° 52' 15" W) area are reported in this paper. The causes of their later extinction in the area are discussed.

Key words: Historical phytogeography, Miocene, Central Chile, Conifers.

INTRODUCCION

Con posterioridad al estudio de la paleoflora de Matanzas por parte de uno de los autores (Troncoso, 1991), nuevos hallazgos de Coníferas en los mismos yacimientos nos han permitido orientar los análisis de la vegetación desde nuevas perspectivas.

Los fósiles provienen de tres yacimientos en el cliff costero de los alrededores de la localidad de Matanzas (33° 57' 30" lat. S, 71° 52' 15" long. W), en la costa de Chile central. Los estratos portadores corresponden al miembro Navidad de la formación homónima, a la cual se atribuye una edad Burdigaliana-Tortoniana (Martínez-Pardo, 1990). Los tres yacimientos son: el de Punta Perro,

* Proyecto FONDECYT 89-030 y Proyecto Red Latinoamericana de Botánica 89-01.

± 6 km al norte de Matanzas, Goterones, 0,7 km también al norte de este poblado, y Boca Pupuya, ± 2 km al sur de Matanzas. Las dos últimas localidades fueron descritas ya por Troncoso (1991). La primera se menciona aquí por primera vez y corresponde a afloramientos de la parte basal del miembro Navidad, con conglomerados y areniscas gruesas. Estos últimos niveles se sitúan, estratigráficamente, más abajo que los otros niveles estudiados. Los materiales de Punta Perro aquí descritos, que fueron coleccionados por el colega Daniel Frassinetti, provienen de las areniscas gruesas.

Si bien Coníferas fósiles son relativamente frecuentes en los yacimientos austrosudamericanos, el conjunto aquí descrito ofrece particularidades notables al encontrarse juntos géneros actualmente ausentes en el área, pero en existencia en el territorio nacional.

Empero, no es sólo la presencia de estos taxa en el Mioceno de la región lo que hace significativo detenerse en ello, sino también las interpretaciones a que obliga tal presencia, toda vez que la existencia de ellos en el Mioceno de Chile central y su actual ausencia allí enfatizan los grandes cambios que ha debido sufrir el paisaje vegetacional de esta región en los últimos diez millones de años. Lo anterior constituye, precisamente, el objetivo del presente artículo, analizar y proponer probables causas de la ulterior extinción en el área de los taxa presentes durante el Mioceno; lo cual, a su vez, tiene relación directa con los antecedentes y concepciones con que se enfoque la historia vegetacional Neógeno-Actual de Chile central occidental.

Tales interpretaciones han sido hechas tomando como base la situación fitogeográfica actual y pasada de los taxa involucrados y/o de taxa relacionados, su conducta ecológica y relacionando aquello a algunos eventos del pasado. Los resultados de ello, aunque coherentes, necesitan, indudablemente, mayores antecedentes factuales que puedan serles contrastados; sin embargo, creemos que pueden constituir un modelo explicativo pertinente. Hemos excluido de este análisis al género *Podocarpus*.

ESPECIES FÓSILES DE CONÍFERAS PRESENTES EN EL ÁREA

Al dar cuenta de los taxa presentes en la Formación Navidad (Troncoso, 1991) describimos 4 especies de Coníferas. Los hallazgos posteriores nos permiten agregar nuevos materiales de una de ellas y otras tres entidades más, con lo que el elenco asignado a este grupo, ahora, queda constituido por 7 especies, cuya distribución en los diferentes yacimientos se indica en Tabla 1.

A continuación presentamos la descripción de aquellos materiales no incluidos en nuestro trabajo anterior.

Familia Araucariaceae

Araucaria sp. (Sectio Colymbea) (*sensu* Troncoso, 1991)

Lám. 1, Figs. 1 y 2

Descripción: Trozo de una ramilla de ± 30 mm de largo y diámetros de 26 mm en la parte más basal y 20 mm en la parte apical, correspondiente a la zona apical (aunque carece del ápice mismo), portando una veintena de hojas.

Las hojas se disponen espiraladamente en la ramilla y densamente imbricadas. Las de la base miden alrededor de 15 mm de largo por 7 mm de ancho, las del ápice 10 mm de largo por 6-8 mm de ancho. La base de la hoja forma un ángulo de $\pm 120^\circ$ con el resto de la lámina y es decurrente ancha, siendo la hoja sécil.

Discusión: Aunque las hojas son de menores dimensiones, pensamos que corresponden a la misma

TABLA 1
Distribución de las especies de Coníferas en los yacimientos del área de Matanzas

Yacimiento / Especies	Punta Perro	Matanzas-Goterones	Boca Pupuya
Araucariaceae			
<i>Araucaria</i> sp. (Sect. <i>Colymbea</i>)	+	+	+
<i>Araucaria</i> sp. 2 (Sect. <i>Eutacta</i>)			+
Cupressaceae			
<i>Austrocedrus</i> sp.		+	
Podocarpaceae			
<i>Dacrydium</i> sp.			+
<i>Podocarpus</i> sp. 1		+	
<i>Podocarpus</i> sp. 2		+	
<i>Saxegothopsis</i> sp.		+	

Los yacimientos se ordenan según posición estratigráfica, el de Punta Perro es el más antiguo y el de Boca Pupuya el más nuevo.

órgano-especie descrita para Goterones y Boca Pupuya. La base de la hoja no había sido observada en los materiales de esas localidades, anteriormente estudiadas. Este nuevo material reafirma nuestra asignación de los ejemplares al género *Araucaria*, así como enfatiza el parecido de ellos con *A. araucana* (Mol.) K. Koch.

Material estudiado: SGOpb 1149 (Punta Perro).

Araucaria sp. 2. (Sectio *Eutacta*)

Lám. 1, Figs. 3 y 4.

Descripción: Ramilla de 55 mm de largo, con las hojas dispuestas espiraladamente. Hojas de sección romboidal en la base, gruesas, adelgazando hacia el ápice y curvadas acroscópicamente; en definitiva de forma piramidal curva, de base romboidal. Tamaño irregular, hasta 5 mm de largo por 1,5-2,5 mm de diámetro en la base, con un haz vascular.

Discusión: Berry (1938) describe *Araucaria pichileufensis* Berry, del Paleoceno superior-Eoceno inferior de río Pichileufú, la que se acerca mucho a nuestro material. Comparado con materiales procedentes del citado yacimiento argentino, nuestro ejemplar difiere por una mayor curvatura de las hojas, por lo irregular de sus tamaños, por una menor densidad de hojas y por ser éstas menos adpresas al tallo.

De las especies actuales, la hemos comparado con *A. heterophylla* (Salisbury) Franco, cuyas ramillas son más gruesas y las hojas más largas (Lám. 1, fig. 5).

Material estudiado: SGOpb 1150 (Boca Pupuya).

Familia Cupressaceae

Austrocedrus sp.

Lám. 1, Figs. 6 y 7.

Descripción: Ramilla aplanada, de 15 mm de largo por 1.8 mm de ancho, portando 5 ramillas laterales subopuestas, cada una de ellas de 7-9 mm de largo por 2 mm de ancho en la base y 1 mm en el ápice.

Hojas decusadas, adpresas, escamosas, las laterales más largas y grandes que las faciales. Hojas

laterales ovadas u obovadas, fuertemente aquilladas en su centro (lateralmente, respecto de la ramilla), plegadas en torno a la ramilla, de 2-3,5 mm de largo por 2 mm de ancho máximo, sin superponerse entre sí, pero sobreponiéndose a las faciales, al menos en la base, a ello hace excepción el primer par basal de la ramilla. Hojas faciales obovadas, brevemente acuminadas, algo aquilladas, hasta 1,8 mm de largo por 1,5 mm de ancho. Hojas laterales de la ramilla mayor, en el tramo observado, un par opuesto, oblongas, adpresas, aquilladas, plegadas en torno a la ramilla; en el tercio superior abiertas a modo de copa, de modo que el margen, en ese tramo, corre perpendicular o casi al eje de la ramilla; 3-3,5 mm de largo por 2 mm de ancho. Hojas faciales de la ramilla mayor muy cortas, 1-1,5 mm de largo, y angostas, 1 mm de ancho, superpuestas a las laterales. Todas las hojas sésiles, decurrentes y de margen entero. No hay venación visible, pero sí bandas estomáticas.

Discusión: El material fósil es muy cercano, en los caracteres vegetativos observados, con *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic.-Ser. et Bizz (Lám. 1, figs. 8 y 9), aunque sus hojas son, en general, menores y menos convexas en el costado. Las hojas laterales de *Libocedrus bidwillii* Hook., de Nueva Zelanda, son más angostas, su borde externo forma un ángulo más agudo con la ramilla y se juntan entre sí más cerca de la base, las faciales son más alargadas y agudas.

Libocedrus prechilensis Berry (1938), del Paleoceno superior-Eoceno inferior de río Pichileufú, comparado también a *Austrocedrus chilensis* por este autor (*Libocedrus chilensis* Endl. en el original), parece corresponder también con la especie actual, pero la descripción de Berry es demasiado incompleta y la fotografía muy oscura para asegurarlo. Hemos comparado, no obstante, con ejemplares procedentes de los mismos estratos en río Pichileufú (Argentina) (ejemplar N° 1248 de la colección de la Asociación Paleontológica de Bariloche) y las diferencias son notorias, particularmente en lo que respecta al tamaño de las ramillas y hojas, estas últimas, en la especie argentina, miden hasta 8 mm de largo, en la base de la ramilla, y 3 mm en el ápice de la misma; además de ello, estas hojas son más marcadamente convexas en los ejemplares argentinos. Las hojas de la ramilla mayor miden 7 mm de largo en el ejemplar argentino.

Material estudiado: SGOpb 1151 (Goterones).

Familia Podocarpaceae

Dacrydium (sensu lato) sp.

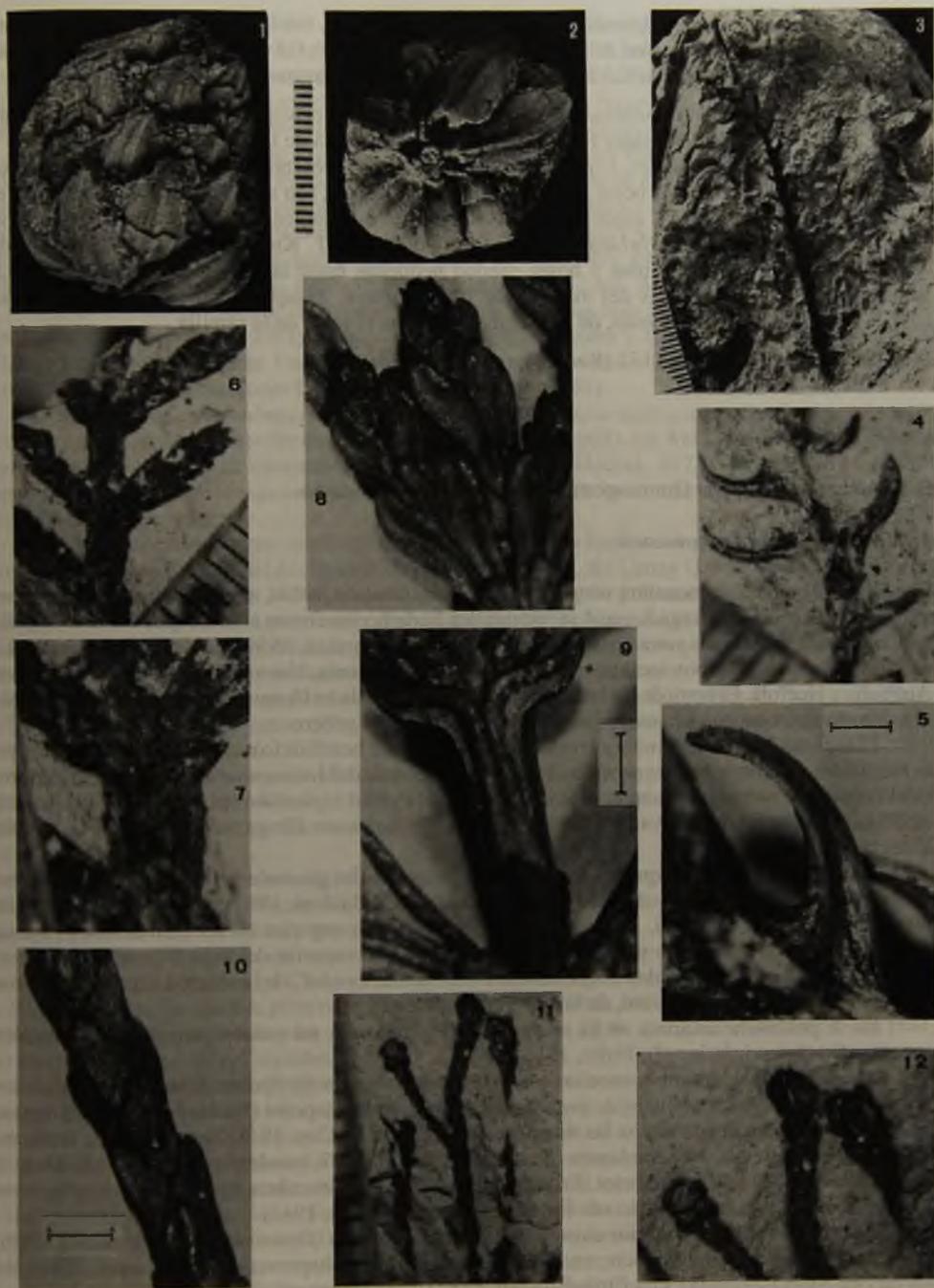
Lám. 1, Figs. 11 y 12.

Descripción: Ramillas hojosas ramificadas, bifurcadas varias veces, delgadas, de 0,8-1 mm de diámetro, angulosas, rematadas en yemas apicales globosas, hojosas, de 1,2-1,5 mm de diámetro.

LÁMINA 1

Fig. 1. *Araucaria* sp. (Sectio Colymbea). SGOpb 1149. Fig. 2. *Araucaria* sp. (Sectio Colymbea). SGOpb 1149. Fig. 3. *Araucaria* sp. 2 (Sectio Eutacta). SGOpb 1150. Fig. 4. *Araucaria* sp. 2 (Sectio Eutacta); detalle. SGOpb 1150. Fig. 5. *Araucaria heterophylla*; detalle. Actual. Fig. 6. *Austrocedrus* sp. SGOpb 1151. Fig. 7. *Austrocedrus* sp.; detalle. SGOpb 1151. Fig. 8. *Austrocedrus chilensis*; detalle. Actual. Fig. 9. *Austrocedrus chilensis*; detalle. Actual. Fig. 10. *Halocarpus bidwillii*; detalle. Actual. Fig. 11. *Dacrydium* (s.l.) sp. SGOpb. 1152. Fig. 12. *Dacrydium* (s.l.) sp.; detalle del ápice. SGOpb 1152.

(La reglilla en cada foto señala 1 mm).



Hojas escamosas, muy adpresas, dispuestas espiraladamente, romboidales, aquilladas, de 1,2 mm de largo por 0,8 mm de ancho; las del tramo superior más pequeñas, 0,8-1 mm de largo. Las de la rama mayor miden 2 mm de largo por 0,5 mm de ancho y son elípticas, angostas y menos aquilladas.

Discusión: *Dacrydium rhomboideum* Cookson y Pike (1953) corresponde a ejes más gruesos, no ramificados. De *D. cupressinoides* Ett. se diferencia por la forma de las hojas.

Entre las especies actuales, *Lepidothamnus fonckii* Phil. presenta las bifurcaciones que hemos descrito para el fósil, pero sus hojas, aún teniendo forma similar, son algo mayores, lo mismo que el grosor de las ramillas. De las especies de Podocarpaceae que hemos revisado, aquella que más se acerca a esta forma fósil es *Halocarpus bidwillii* (Hook. f ex T. Kirk) Quinn, de Nueva Zelanda (Lám. 1, fig. 10), cuyas ramillas y hojas, siendo pequeñas entre las especies de *Dacrydium s.l.* actuales, son mayores que las del material de Boca Pupuya. Tampoco hemos observado, en las actuales, yemas apicales globosas, de mayor diámetro que el resto de la ramilla.

Material estudiado: SGOpb 1152 (Boca Pupuya).

DISCUSIÓN

En la actualidad ninguna Gimnosperma crece en el área de estudio.

1. La presencia de *Araucaria*

El género *Araucaria* se encuentra restringido, en su distribución actual, al hemisferio sur y representado por 16 especies, segregadas en 4 secciones. En Sudamérica crecen sólo 2 especies, *A. araucana* y *A. angustifolia*, las que juntas constituyen la sección Colymbea, endémica del subcontinente. La sección Eutacta, en cambio, incluye especies de Nueva Caledonia, Nueva Guinea, Nuevas Hébridas, Australia y Norfolk. El resto de las secciones y especies se halla en Oceanía, siendo Nueva Caledonia el territorio que concentra la mayor cantidad de especies del género.

El registro fósil de la familia se remonta al Pérmico del hemisferio norte. Restos confiablemente asignables al género *Araucaria* sólo se encuentran a partir del Jurásico inferior, a pesar que Florin (1941) encuentra semejanzas entre el fósil descrito como *Brachyphyllum* sp. por Arber (1917), para el Triásico superior de Nueva Zelanda, y la actual *A. balansae* Brogn. et Griseb., de la sección Eutacta.

En Sudamérica, en Argentina, se ha encontrado restos del género en el Jurásico inferior en las formaciones Piedra Pintada y Alicurá (Arguijo *et al.*, 1982; Baldoni, 1981), en el Jurásico medio de Neuquén (Scafati y Morbelli, 1984), en el Jurásico medio a superior en las formaciones Lotena, Cañadón Asfalto, Traquetrén y La Matilde, y en el Jurásico superior del lago Argentino (Baldoni, 1981). Entre las especies citadas se encuentra *A. cutchensis* Feistm., de la sección Eutacta, así como *A. mirabilis* (Speg.) Windhausen, de la sección Colymbea.

En la península antártica se ha encontrado *A. cutchensis* en estratos asignables al Jurásico superior-Cretácico inferior (?) (Halle, 1913).

También se hallan ambas secciones en el Jurásico inferior de Nueva Zelanda, representadas por *A. cutchensis* (Arber, 1917) y *A. grandis* Walkom, escama dispersa (Edwards, 1934). Lo mismo ocurre en Australia, donde se cita las mismas dos especies (McCoy, 1847; Seward, 1904; Walkom, 1921). En India se cita a *A. cutchensis* (Seward y Holtum, 1922, citado por Florin, 1941) desde el Jurásico medio al Cretácico inferior. En el hemisferio norte se describen conos y escamas dispersas asignables al género en el Jurásico de Europa occidental (Florin, 1941).

Durante el Cretácico inferior existen registros en Australia (Dettmann, 1963; Walkom, 1919), en el primer caso se trata de polen, en el segundo de escamas dispersas del tipo Eutacta. También los hay en Nueva Zelanda (Von Ettinghausen, 1887), para ambas secciones. En África del Sur son

reportadas escamas dispersas del tipo Eutacta (Seward, 1903), así como polen en el Deep Sea Drilling Project (DSDP) (Mc Lachlan y Piaterse, 1978). Para la India se cita, en este período, *A. cutchensis*, de la sección Eutacta (Seward y Holtum, 1922). En Antártica Hernández y Azcárate (1971) citan *Araucarites* sp. para el Cretácico inferior de Cerro Negro, Península Byers, y Torres *et al.* (1982) registran a *Araucarioxylon pichasquensis* en isla Livingston (como *A. arayai*).

En Sudamérica, restos de *Araucaria* en el Cretácico inferior han sido encontrados en Guyana (Van der Hammen y Burger, 1966) (dos especies polínicas, una de ellas *Araucariacites australis*), en Colombia una especie de estróbilo (Huertas, 1970), en Ecuador maderas asignadas a *Araucarioxylon* (Baldoni, 1981), en Perú polen de *A. australis* (Doubinger y Marocco, 1976), en el noreste de Brasil (Pará) dos especies polínicas (De Lima *et al.*, 1980), en Chile y Argentina australes (Baldoni, 1981; Archangelsky, 1967, 1970), así como en San Luis, Argentina (Pramparo, 1988).

En el Cretácico superior de Sudamérica, restos de *Araucaria* han sido hallados en Chile en Pichasca (Torres y Rallo, 1981; Nishida *et al.*, 1989), en Aisén y Patagonia (Nishida y Nishida, 1988). En Argentina, en la Formación Paso del Sapo, en Chubut (Papu, 1989). En el noreste colombiano en las formaciones Colón y Molino (Dueñas, 1989).

En territorios extrasudamericanos polen referido a *Araucariacites australis* Cookson ha sido citado para el Cenomaniano-Senoniano de Malasia (Muller, 1968). En Australia esta misma especie polínica persiste hasta el Plioceno inferior (Martin, 1973; Heckel, 1972). Nishida *et al.* (1989) reporta la presencia de *Araucarioxylon doeringii* Cowentz, de la sección Colymbea, según Florin (1941), en isla Seymour.

En el Paleoceno-Eoceno medio de Sudamérica registros fósiles del género han sido señalados en: Argentina, en Patagonia (Archangelsky y Romero, 1974), río Limay (Doubinger y Álvarez-Ramis, 1975), Bernal (Berry, 1928), Laguna del Hunco (Aragón y Romero, 1984), río Pichileufú (Berry, 1938). Chile, en Lonquimay (Palma-Heldt, 1983), Los Ángeles (Florin, 1941) e isla Quiriquina (Nishida, 1984 a; Nishida *et al.*, 1989, 1990). Estos registros se refieren a madera, hojas, escamas dispersas y polen, e incluyen tanto a la sección Colymbea como a Eutacta.

En este mismo lapso, en Antártica hay registros de la sección Colymbea en Península Fildes (Troncoso, 1986) e isla Seymour (Dusen, 1908). También se registra el género en Australia (Harris, 1965; Martin, 1973; Heckel, 1972).

Durante el Eoceno superior-Oligoceno en Sudamérica los registros se ubican en Chile, en Magallanes (Dusen, 1899; Krausel, 1925; Fasola, 1969), en Argentina, en la Formación Ñirihuau (Romero, 1986; Menéndez y Caccavari, 1966), donde es dominante, y en Mina de Petróleo (Fiori, 1938).

En territorios extrasudamericanos, durante el Oligoceno se registran restos del género en el Ninetyeast ridge (Kemp y Harris, 1975), en isla Rey Jorge, Antártica (Torres, 1984). En Australia, como ya hemos dicho, el género persiste fósil hasta el Plioceno.

Finalmente, en el Mioceno sólo hemos registrado el hallazgo previo de madera fósil del género en la Formación Navidad en Chile (Nishida, 1984). Este registro corresponde a *Araucarioxylon chilense* Nishida, la cual fue posteriormente (Nishida *et al.*, 1989, 1990) sinonimizada a *A. doeringii* (lo mismo ocurre con *Dadoxylon pseudoparenchymatosum* Goth. que, de acuerdo a Florin 1941, corresponde a la sección Colymbea).

De los antecedentes expuestos puede inferirse que *Araucaria* se hallaba ya en América del Sur, a más tardar en el Jurásico inferior; ello habría ocurrido desde el extremo austral del continente y alcanzó el máximo de amplitud de área durante el Cretácico inferior, cuando sus especies se distribuyeron por todo el subcontinente. Ya en el Cretácico superior su área de dispersión disminuye ostensiblemente y se fragmenta; aunque esto puede ser sólo el resultado de la insuficiente información existente en diversas áreas. Sin embargo, ello es coincidente con uno de los fenómenos bióticos más importantes de aquel tiempo, la aparición y posterior predominio de las Angiospermas.

Esta área cretácica superior, no obstante, en su parte austral, era más amplia que la actual, ya que incluye puntos como Pichasca ($\pm 30^{\circ} 30' 3''$ lat. S) y Aisén ($\pm 45^{\circ} 30'$ lat. S). Algo que resulta

curioso es que la diversidad de especies se mantiene aún alta, como lo reflejan las listas de Nishida *et al.* (1989, 1990) respecto de maderas fósiles, aun aceptando que no es adecuado comparar madera contra polen, fósil predominante en otras áreas. También resulta interesante que hasta al menos el Oligoceno, el género aún está presente en el área patagónica.

El hallazgo del género en el Mioceno de Matanzas atestigua que el límite norte de su distribución en Chile, entonces, era más boreal que el actual. Ello implica una retracción areal en tiempos posteriores a aquellos del depósito del Miembro Navidad de la formación homónima.

No parece clara, por falta de antecedentes, el origen de la actual área del género en Misiones y sur de Brasil. Sin embargo, es dable postular que se trata de otro remanente, producto de la fragmentación finicretácica inferior del área general del género, como también que puede ser resultado de inmigración desde la llamada paleoflora mixta, la cual incluye numerosos géneros actualmente presentes en el sur de Brasil, Misiones y Corrientes (*Cupania*, *Paullinia*, *Allophylus*, etc.) incluido *Araucaria*, y que tuvieron notable expresión en el sur de Chile y Argentina durante el Terciario inferior.

En lo que respecta a la sección Eutacta en particular, ésta se encuentra desde muy antiguo en Sudamérica, puesto que ya se le registra en el Jurásico de Argentina. Señalemos, de paso, que en aquel período ambas secciones están presentes en Australia y Nueva Zelanda y, al menos la sección Eutacta, en Antártica e India. Lamentablemente, la mayor parte de los registros del género en Sudamérica durante el Cretácico se refieren a polen, donde no se diferencia entre ambas secciones. Sabemos, sin embargo, que la sección persiste en Sudamérica durante el Paleógeno (río Pichileufú), claro que reducida, a juzgar por el predominio de restos de la sección *Colymbea* (*A. nathorstii*, por ejemplo). En Antártica no conocemos registros inequívocos de la sección para este lapso.

Hasta ahora no existían registros de la sección Eutacta, posteriores al Eoceno inferior, en Sudamérica. Es cierto que ello puede deberse, en parte, a que en el polen no se detecta la diferencia entre ambas secciones y en el caso de las maderas los autores no señalan a qué sección asignan su material. La sección Eutacta está ausente actualmente de Sudamérica, distribuyéndose en Nueva Caledonia, Nueva Guinea, Nuevas Hébridas, Norfolk y Australia. El presente registro de la sección en el Mioceno de Chile central implica que la extinción de la sección en Sudamérica es posterior al Mioceno superior inicial y obedece, obviamente, a causas posteriores a dicho momento.

Por otra parte, habida cuenta que, por los desplazamientos de las masas continentales, las migraciones entre Sudamérica y Australia, vía Antártica, pudieron haber ocurrido sólo hasta hace 38 millones de años (Eoceno medio), según Raven y Axelrod (1974), y que, evidentemente, la sección también se extinguió en Antártica, es necesario pensar que las especies sudamericanas de la sección estuvieron aisladas de sus parientes australianos y oceánicos hasta su extinción en Sudamérica durante al menos alrededor de 25 millones de años, lapso en el que deben haber experimentado, lógicamente, procesos y caminos evolutivos propios. Ello lleva a considerar que este taxón fósil representa tal vez (si no se localizan representantes más jóvenes) el extremo de una estirpe o línea que se extinguió.

En una perspectiva paleoclimática, sobre la base del contenido de Angiospermas de los mismos yacimientos, acompañada de información provista por moluscos y foraminíferos, concluíamos, en nuestro trabajo anterior (Troncoso, 1991), que el clima correspondía a uno más cálido que el actual a la misma latitud, que éste se hacía aún más cálido en el tiempo del depósito del yacimiento de Boca Pupuya, el más alto de los tres, y que el ambiente era también más húmedo que el actual. Comparámbos en aquella oportunidad, como referencia, para explicar la presencia del fósil de *Araucaria* sección *Colymbea*, con el clima del hábitat andino de *A. araucana* y con el hábitat de *A. angustifolia*. El nuevo material que se nos ha puesto a disposición nos ha convencido que las mayores relaciones del material fósil se dan con *A. araucana*, y no con *A. angustifolia*, y que la comparación adecuada es con el hábitat de *A. araucana* en la cordillera de Nahuelbuta, puesto que resulta más parsimonioso explicar la distribución pasada y la actual suponiendo simplemente una retracción

distribucional en el área costera. Por otro lado, el hábitat andino actual de *A. araucana* es francamente incompatible con las otras especies vegetales fósiles presentes en la Formación Navidad.

En Nahuelbuta *A. araucana* vive en el sector más alto, con suelos delgados, más de 2.000 mm de precipitaciones, con temperaturas medias de 19,7 en verano y 7,2 °C en invierno y recibiendo la influencia de los vientos húmedos costeros. En términos generales, las condiciones son más húmedas que en los Andes a la misma latitud (Veblen, 1982; Schulmeyer, 1978) y que en las áreas algo más boreales de la misma cordillera costera.

Las especies actuales de la sección Eutacta, por su parte, se encuentran principalmente en Nueva Caledonia, donde crecen 8 de las 10 especies. Allí, se les halla en hábitats montañosos y sublitorales. *A. columnaris*, la especie mejor conocida, se radica en la parte baja, entre 0-400 msnm, en murallones calcáreos o peridotíticos, en las costas meridionales y orientales expuestas a los vientos dominantes, de ello se puede colegir que resiste bien los vientos (también se desarrolla bien en lugares protegidos), también se sabe que no soporta las condiciones secas de la costa occidental. Otras especies se sitúan en bosques, asociadas a *Agathis* y latifoliadas, e incluso en formaciones abiertas con especies de maquis, pero siempre con alta pluviosidad.

Siendo litoral el ambiente de depósito de la Formación Navidad, es lícito suponer que la flora fósil procedía del sector costero, lo cual es muy sugerente respecto de suponer un hábitat parecido al neocaledoniano para las especies en cuestión.

Ambas comparaciones, con Nahuelbuta y Nueva Caledonia, llevan a plantear que las precipitaciones durante el depósito de la tafoflora de Boca Pupuya, donde concurren restos de ambas especies de *Araucaria*, deben haber sido mayores (por sobre 1.000 mm anuales) que las actuales en la misma área, las cuales no sobrepasan los 650 mm anuales.

La especie fósil relacionada a *A. araucana* habría sido capaz de soportar este clima más cálido que el actual de Nahuelbuta merced a una mayor pluviosidad, o, de otra manera, el factor limitante más serio para ella debe haber sido la humedad y no la temperatura. Ello se ve avalado por la presencia de la especie en los tres niveles estudiados, a pesar de los cambios de temperatura inferidos (Troncoso, 1991). Más aún, si se revisa las condiciones de hábitat de las actuales especies de *Araucaria* y de *Agathis* se ve que la inmensa mayoría de ellas habita en condiciones tropicales o subtropicales, *A. araucana* es, en cierto modo, una excepción, al vivir en climas muy fríos. Ello hace pensar que esta última condición es un carácter derivado (siendo la adaptación a climas cálidos el carácter ancestral) adquirido por la actual *A. araucana*. Si ello es así, no es extraño que un posible ancestro suyo tuviera la potencialidad de prosperar en climas más cálidos. Considérese también que el hábitat andino frío actual es un hábitat relativamente nuevo, toda vez que es consecuencia del deshielo postglacial.

Para la especie de la sección Eutacta, en cambio, no habría habido problemas, dado que el clima inferido para el tiempo de depósito de la Formación Navidad no habría diferido grandemente con aquel en que viven muchas de las especies actuales de la sección.

¿Por qué, entonces, se habría extinguido la sección Eutacta del área, y de Sudamérica, y retraído, finalmente, su área chilena la sección Colymbea? Graham (1987: 1526) publica una curva (redibujada de Savin *et al.*) de las paleotemperaturas globales de fondos oceánicos, para altas y bajas latitudes, en la cual se grafica una notable caída de éstas a partir del Mioceno medio, de modo que las paleotemperaturas posteriores son más bajas que las del Mioceno inferior. También Zinsmeister (1978) refiere que las faunas de moluscos de Chile central indican condiciones subtropicales durante el Mioceno medio y superior, y supone la presencia de corrientes marinas cálidas, tipo El Niño, en las costas chilenas; tales faunas desaparecen abruptamente a fines del Mioceno y son reemplazadas por faunas empobrecidas templado-frías, similares a las existentes hoy en día en la costa de Chile. Según este autor, tal cambio faunístico podría haber sido causado por la súbita introducción de aguas subantárticas más frías en la corriente de Humboldt, producto, a su vez, de la glaciación antártica, lo cual cerró el paso de agua fría hacia el este y a la vez desplazó el frente polar hacia el norte con el consiguiente desplazamiento del "west wind drift", todo lo cual hace que la corriente de agua polar

choque, ahora, contra Sudamérica, desviándose luego hacia el norte por las costas de Chile. Simpson (1983), por su parte, señala que a fines del Terciario se desarrolla un sistema de precipitaciones que aumenta gradualmente, en Chile, de norte a sur, contemporáneo con el desarrollo de un gradiente termal que decrece de norte a sur. El carácter frío de la corriente de Humboldt no tan sólo influye sobre las temperaturas, sino también sobre las precipitaciones, al producir un efecto de sombra de lluvia sobre el continente en Chile central (Solbrig, 1976). De modo que es posible presumir que la pluviosidad disminuyó en Chile central al introducirse aguas frías subantárticas a la corriente de Humboldt, es decir a fines del Mioceno. La influencia de estos dos factores, enfriamiento climático y disminución de las precipitaciones, pensamos que puede ser postulada como responsable de la extinción de la sección Eutacta. También esta situación debe haber afectado las poblaciones de los representantes de la sección Colymbea, particularmente la disminución de los niveles pluviométricos, lo cual habría eliminado las poblaciones de Chile central, por una ostensiblemente menor humedad, reduciendo su área en la cordillera de la costa a regiones de mayor pluviosidad, como Nahuelbuta. Ello se ve refrendado por el hecho que, actualmente, en el área de Matanzas, las precipitaciones medias anuales son de 638 mm (en Rapel, 33° 57' S-71° 52' W), en tanto que en Nahuelbuta alcanzan valores por sobre 2.000 mm. Lo anterior no descarta, sin embargo, el efecto que debe haber tenido la competencia de las Angiospermas sobre las poblaciones de *Araucaria*.

Puesto que *Araucaria* sectio Colymbea estuvo presente en el área de la cordillera de la costa de Chile central durante el Mioceno, no es improbable que haya poblado también la latitud de Nahuelbuta. Si bien el basamento de la cordillera de Nahuelbuta corresponde a un evento plutónico metamórfico de edad Carbonífero superior, generado a una profundidad de 10-15 kilómetros de profundidad y expuesto a erosión durante el Triásico superior (Hervé *et al.*, 1976), la elevación de la misma, de acuerdo a Collao *et al.* (1979), corresponde a eventos postmiocénicos y, según Bruggen (1950), sería de edad pliocénica. Este levantamiento habría generado nuevos hábitats susceptibles de ser poblados por las entidades vegetales ya presentes en el área. No obstante, con posterioridad las glaciaciones cuaternarias habrían originado la formación de permafrost (C. Villagrán, com. pers.) en las partes altas de la cordillera de Nahuelbuta, provocando un descenso de la línea de los árboles y de los pisos vegetacionales. Retornadas las condiciones de interglacial las Araucarias habrían vuelto a la cima. La presencia de poblaciones de *Araucaria* sectio Colymbea capaces de soportar climas fríos tanto como cálidos en el contingente miocénico (originadas de stocks adaptados a climas cálidos), junto a su capacidad, como respuesta evolutiva, para poblar hábitats de estabilidad y estrés variables (Veblen, 1982), especialmente montanos, explica tanto su colonización como su pervivencia en Nahuelbuta y en los Andes cuando se produjo la elevación de una y otra, así como cuando ocurrió el retiro de los hielos tras las glaciaciones cuaternarias, proveyendo, en ambos casos, nuevos hábitats para colonizar.

La información del Cuaternario de Chile central, si bien escasa, no registra la presencia de *Araucaria* en Chile central durante aquel tiempo (Heusser, 1983; Villagrán, 1969, 1982).

2. La presencia de *Austrocedrus*

Austrocedrus es un género monotípico y endémico de Chile y de áreas argentinas limítrofes.

En Chile la especie única, *A. chilensis* (D. Don) Pic. Ser. *et* Bizz, tiene su límite norte de distribución en la provincia de San Felipe de Aconcagua, en el cerro Tabaco (32° 39' lat. S), en un cordón montañoso paralelo a la cordillera de los Andes y vecino a ella; el límite sur lo constituye el río Palena (±43° 40' lat. S). Esta distribución es esencialmente andina, puesto que en la cordillera de la costa sólo aparece en la cordillera de Nahuelbuta, a orillas del río El Manzano, cerca de Angol (±37° 46' S-72° 46' W), y en la ribera norte del río Bueno, en el lugar denominado El Peligro, entre Trinidad y Ensenada (40° 17' lat. S-73° 26' long. W).

En la región andina crece entre 500 y 2.000 msnm, disminuyendo el límite inferior de norte a sur. En cerro Tabaco crece a 1.700-2.000 msnm, en tanto que en Palena lo hace desde 500 msnm y en Nahuelbuta a cerca de 400 msnm.

En Argentina lo hace en sectores aledaños a la cadena andina, en su vertiente oriental, entre las provincias de Neuquén y Chubut (36° 30' S a 43° 35' S), alcanzando hasta 1.100 msnm.

En el sector andino chileno, *A. chilensis* crece en lugares de fuerte pendiente (70° o más), con suelos pedregosos y poco profundos, a menudo producto de derrumbes, pero en laderas de exposición polar, más húmedas que las ecuatoriales. En esta situación la especie forma masas puras. En las regiones del Maule y de la Araucanía, además de la situación ya descrita, se le encuentra en lugares de menor pendiente o incluso planos, en cajones cordilleranos, cerca de cursos de agua, asociándose marginalmente a bosques de *Nothofagus caducifolios* (*N. glauca* y/o *N. obliqua*) o a matorrales esclerófilos. No obstante, en Parque Inglés (35° 27' S-71° 02' W), en la 7ª Región, crece en forma bastante similar a como lo hace en Bariloche, es decir, asociándose con *Nothofagus dombeyi*, pero en un área en que la vegetación zonal es de deciduas (bosques de *Nothofagus obliqua* var *macrocarpa*). En Nahuelbuta, donde es una especie escasa, crece en la vertiente oriental, menos húmeda que la occidental, asociada a *Nothofagus dombeyi*, en un sector donde la vegetación es esencialmente de deciduas (C. Villagrán, com. pers.), junto a cursos de agua. En el río Bueno lo hace sobre sustrato rocoso, similar al hábitat andino, en masas puras (P. Ojeda, comunicación personal).

En el territorio chileno la cantidad de precipitación anual aumenta de norte a sur; así, por los Andes, en el límite norte de distribución de la especie la precipitación en Putaendo, la ciudad más cercana, oscila entre 200 y 500 mm anuales, en San Gabriel (33° 40' lat. S) ±555 mm anuales, en Vilches (35° 30' lat. S) ±1.600 mm anuales, en la reserva forestal Malleco (38° 10' lat. S) ±2.000 mm anuales, en el alto río Manso, la especie crece en condiciones xerófilas. En Angol, la ciudad más cercana al río El Manzano, la precipitación anual es de 1.059 mm anuales.

En Argentina, en la cordillera del Viento, crece en condiciones similares a las descritas para el hábitat andino chileno. En los alrededores del lago Nahuelhuapi, donde la pluviosidad disminuye notoriamente de oeste a este, debido a la pantalla de lluvia que produce la cordillera de los Andes, la especie forma bosque puro en el extremo oriental de las formaciones boscosas, pero se mezcla con *Nothofagus dombeyi* al occidente de los anteriores y con la estepa patagónica hacia el oriente; todo ello en suelos más profundos y de mucho menor pendiente que la de los Andes chilenos y con precipitaciones de entre 600 y 2.000 mm anuales. En esta diversidad de valores de precipitación, entre 600-900 mm anuales constituye bosques marginales, de baja densidad, en medio de la estepa patagónica, entre 900-1.600 mm anuales forma bosques compactos, monoespecíficos, y entre 1.600-2.000 mm anuales, bosques mixtos con *Nothofagus dombeyi* (Dezzotti y Sancholuz, 1991). De acuerdo a Veblen (1988), en los sectores más orientales, con precipitación media anual de 800-1.200 mm, *A. chilensis* forma bosque puro; más al oeste, con precipitación media anual de 1.200—2.000 mm se asocia con *Nothofagus dombeyi*; más al oeste aún, la precipitación aumenta por sobre esa cifra y el bosque se hace de *N. dombeyi* puro, sin *Austrocedrus*.

De la lectura de los ambientes en que vive, es posible decir que su rango de tolerancia respecto de pluviosidad es sumamente grande; igual de variados son los climas en que la especie vive. Sin embargo, parece claro que la especie tiende a ubicarse en sectores relativamente secos o francamente xerófilos. *A. chilensis* es considerada una especie heliófila, intolerante, resistente a la sequía y al viento (Rodríguez *et al.*, 1983). Para la población de cerro Tabaco, Schlegel (1962) plantea que ésta se favorece, en lo esencial, del agua edáfica. Los resultados de Veblen y Lorenz (1987), a nuestro parecer, al menos cuestionan el carácter intolerante de la especie al concluir que en la dinámica de los "stands" de bosques mixtos de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*, el primero de ellos domina el reclutamiento de individuos durante los primeros 20-30 años de establecimientos del "stand", mientras *A. chilensis* domina el reclutamiento de los 20-30 últimos años, esto último, evidentemente, ocurre bajo el dosel de los primeros reclutados.

Restos fósiles del género se han señalado sólo para Sudamérica, a veces como especies de *Libocedrus*, pero referidos a *Austrocedrus chilensis*, el cual antiguamente era conocido como *Libocedrus chilensis*. En el Paleoceno superior-Eoceno inferior de río Pichileufú, Argentina, Berry (1938) cita una ramilla estéril como *Libocedrus prechilensis* Berry; la misma especie es señalada para niveles de la misma edad en Laguna del Hunco, Argentina, por Aragón y Romero (1984). Krausel (1925) describe una especie de *Cupressinoxylon* del Terciario, indiferenciado, procedente de Corcovado, Chiloé, madera que, de acuerdo a Florin (1941), probablemente pertenezca a *Austrocedrus* (*Libocedrus* en el original). Nishida (1984 b) describe *Cupressinoxylon austrocedroides* del río Bío-Bío, cerca de Nacimiento, y que asigna con dudas al Mioceno, señalando que podría parecerse a *Austrocedrus chilensis*. Finalmente, Gothan (*in* Halle, 1911) menciona madera fósil de *Libocedrus* sp. en las islas Malvinas.

Del registro fósil reseñado puede extraerse que su presencia en climas más cálidos, en el pasado, no constituye una novedad. Ello es coherente con la amplia diversidad climática en que crece la especie actual. Más complejo resulta explicar su extinción en el área de Matanzas, asumiendo que ésta es preantártica; no parece lógico suponer directamente razones de clima para ello, puesto que el clima actual del área es del tipo mediterráneo templado subhúmedo.

Una posible línea de análisis de esta problemática se refiere a las condiciones en que la especie actual se desarrolla en Chile central. Se trata de laderas de fuerte pendiente, de relieve fuerte y con suelos delgados, es decir, a todas luces, hábitats marginales y extremos, nuevos y muy inhóspitos para la inmensa mayoría de las especies arbóreas. Así, es factible plantear que *A. chilensis* crece allí porque otras especies arbóreas no pueden establecerse en condiciones tan precarias y por ende no pueden ejercer una eventual mayor competitividad, lo cual representaría una respuesta evolutiva de la especie, semejante a aquella que presenta, según Veblen (1982), *Araucaria araucana*. Este establecimiento actual de *A. chilensis* debe provenir del repoblamiento postglacial, cuando numerosos hábitats andinos quedaron disponibles tras el deshielo; los hábitats de mucha pendiente y suelos delgados no aptos para Angiospermas, pero sí para *Austrocedrus chilensis* fueron, y siguen siendo, ocupados por ésta (Villagrán, com. pers.). Ahora bien, en la cordillera de la costa, por su relieve bajo y suave (la erosión de esta cadena debe estar ocurriendo desde, al menos, el Cretácico medio, debido a la migración del arco magmático (Hervé *et al.*, 1987: 107), y por no haber estado glaciada durante el Cuaternario, este tipo de hábitat, ventajoso para *Austrocedrus*, es sumamente escaso, por lo que puestas sus poblaciones en condiciones de simpatria con las Angiospermas que poblaron el área, careció progresivamente de estos refugios locales. Los Andes, en cambio, por ser más jóvenes y hallarse en pleno proceso erosivo ofrecen numerosas áreas con estos hábitats favorables a *Austrocedrus*. Ello explicaría su distribución preferentemente andina. Su presencia en Río Bueno es coherente con lo aquí planteado; se trataría de un hábitat similar al andino, uno de los pocos, si no el único, factible para la especie en la cordillera de la costa.

Puede argumentarse, por supuesto, que si bien en la cordillera de la costa *Austrocedrus* careció progresivamente de hábitats como aquellos de los actuales Andes, donde no pudieran establecerse las Angiospermas, éste no habría tenido inconvenientes en mezclarse con Angiospermas del tipo de los *Nothofagus* siempreverdes, tal como lo hace actualmente en los alrededores del lago Nahuelhuapi. Es interesante destacar, en este punto, que en el yacimiento de Matanzas, junto a los restos fósiles de *Austrocedrus* se encontró también improntas foliares de *Nothofagus* siempreverdes. También durante el Pleistoceno, desde el interestadial al tardiglacial, en la región de Los Lagos, es frecuente una asociación entre Coníferas y *Nothofagus* tipo *dombeyi* (Villagrán, 1991). Veblen y Lorenz (1987) y Veblen (1986) establecen, en los alrededores de Bariloche, que en la dinámica de los "stands" de bosques mixtos de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*, tanto una como la otra especie se establecen abundantemente. *N. dombeyi* domina el reclutamiento de nuevos individuos durante los primeros 20 ó 30 años del "stand", *A. chilensis* los siguientes 20 ó 30 años. De esta manera, *N. dombeyi* parece comportarse como facilitador del establecimiento de *A. chilensis*, de un

modo similar a como lo hacen algunas Angiospermas arbóreas con *Podocarpus* en Nueva Zelanda, de acuerdo a Lusk y Ogden (1992).

En la cordillera de la costa de Chile central, los *Nothofagus* siempreverdes tienen su límite norte actual en la 7ª Región (35° 25' S), donde se disponen en fondos de quebradas, junto a cursos de agua, vale decir en condiciones de azonalidad. Estas especies no forman parte de vegetación zonal sino hasta la 10ª Región (±39° 40' S), donde las precipitaciones superan los 1.200 mm anuales, aunque ya en la cordillera de Nahuelbuta (±37° 30' S) se hacen importantes. De ello debe inferirse, lógicamente, que los *Nothofagus* siempreverdes también se extinguieron en el área de Matanzas. Dicha área es ocupada hoy en día por matorrales esclerófilos. De modo que *Austrocedrus*, a partir de algún tiempo no determinable por ahora, tampoco dispuso de este facilitador (*N. dombeyi*) que podría haberle permitido su subsistencia en el área. Ello sí se produce, sin embargo, actualmente aún en Nahuelbuta, aunque de modo precario y aparentemente relictual. En la misma cadena montañosa, pero más al sur de Matanzas (7ª a 9ª Regiones) existen bosques de *Nothofagus* caducifolios méxicos, como vegetación zonal, los cuales, evidentemente, se comportan en forma diferente a los siempreverdes respecto de las posibilidades de establecimiento de *Austrocedrus*. Este diferente comportamiento es, además, observable en algunos sectores andinos, donde ocurre que, al ponerse en contacto ambos tipos de bosques, de *Austrocedrus chilensis* y de *Nothofagus* caducifolios, los individuos de la primera especie sólo persisten en los márgenes del bosque caducifolio, sin encontrarse ejemplares de ella al interior del bosque.

Podría, todavía, suponerse que *Austrocedrus* pudo establecerse como bosque puro en suelos más profundos, tal como lo hace actualmente en los alrededores de Bariloche, en el sector más oriental de bosques y en parte de la estepa (Veblen y Markgraf, 1988). Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que, de acuerdo a estos mismos autores, el establecimiento de *Austrocedrus* en sectores de estepa patagónica corresponde a un repoblamiento de áreas alteradas en que el Hombre impedía el normal establecimiento de la especie. Por otro lado, en esta región, la principal competencia arbórea de *Austrocedrus* podría constituir la *Nothofagus dombeyi*, el cual, como ya se señaló, es, por el contrario, un facilitador de su establecimiento. En cambio, en Chile central occidental la competencia proviene de las especies arbóreas esclerófilas (*Lithraea caustica*, *Cryptocarya alba*, *Quillaja saponaria*, etc.). De tal modo que ambas situaciones no son estrictamente comparables.

Jiménez *et al.* (1993) sugieren que los patrones de regeneración de *A. chilensis* son diferentes en rodales dominados por él (regeneración postdisturbios) que en aquellos rodales en que se mezcla con *Nothofagus* (regeneración continua). Ello es coincidente con lo aquí planteado y puede explicar el distinto comportamiento de la especie en presencia o ausencia de *Nothofagus* siempreverdes, así como en un hábitat con continuas y recientes perturbaciones, como la cordillera de los Andes, y en otro mucho más estable durante largo tiempo, como la cordillera de la costa.

En resumen, pensamos que *Austrocedrus* se extinguió, en la cordillera de la costa de Chile central, debido a que a partir de cierto momento, posterior al Mioceno medio, pero que no estamos en condiciones de definir con más precisión, y hasta la actualidad, en ese sector no se dan las condiciones bióticas y/o abióticas que permiten su establecimiento y regeneración, las que sí ocurren, por contraste, en los Andes, en escasísimos lugares de la cordillera de la costa y en los alrededores de Bariloche. Tales condiciones abióticas se refieren, en lo fundamental, a la inexistencia, en la cordillera de la costa, de hábitats, como los andinos, en que no pueden establecerse Angiospermas arbóreas y sí puede hacerlo *A. chilensis*, es decir, suelos nuevos, delgados y de fuerte pendiente y en las que su regeneración se ve favorecida por los continuos grandes disturbios. Las bióticas, a la competencia de las especies arbóreas angiospérmicas y a la ausencia en la cordillera de la costa de Chile central de bosques facilitadores de su establecimiento, del tipo de bosques de *Nothofagus* siempreverdes, que permiten su regeneración continua.

3. La presencia de *Dacrydium*

Los registros más antiguos posiblemente atribuibles al género corresponden a macrofósiles del Cretácico inferior de Antártica. De Snow Hill (Graham Land) Halle (1913) describe *cf. Sequoia fastigiata* (Sternb.) Halle, la que en opinión de Florin (1941) probablemente pertenezca más bien a *Dacrydium*, similar a especies neocelandesas actuales (*D. bidwillii* Hook. f, *D. collensoi* Hook. y *D. intermedium* Kirk). De esta misma región dos especies referidas a *Elatocladus* (Halle, 1913; Seward y Conway, 1934) se asemejan, según el mismo autor, a formas juveniles de *Dacrydium* neocelandesas.

En el Cretácico superior, polen referido a este género aparece tanto en Antártica, en la isla Seymour (Baldoni y Barreda, 1986), como en Sudamérica, en la isla Quiriquina (Chile) (Takahashi, 1977a). También se le ha recuperado en Australia (Stover y Patridge, 1973), Nueva Zelanda (Couper, 1960), Campbell Plateau (Wilson, 1975). Aunque asignado con dudas al género, el registro de polen en este tiempo en Japón (Sato, 1961) resulta interesante.

Los registros polínicos del Paleógeno son copiosos en, prácticamente, todas las tierras australes: en Antártica, desde el Paleoceno de isla Seymour (Baldoni y Barreda, 1986) al Oligoceno del mar de Ross (Kemp, 1975; Kemp y Barret, 1975); en Nueva Zelanda (Couper, 1953, 1960; Heckel, 1972); en Australia (Cookson, 1953, 1957; Stover y Patridge, 1973; Cookson y Pike, 1953; Martin, 1973, 1978; Playford y Dettmann, 1978); en el Ninetyeast Ridge (Kemp y Harris, 1975). En Sudamérica se ha recuperado solamente polen, hasta ahora, en Chile y Argentina: en el Maestrichtiano-Daniano de la Formación Dorotea (Freile, 1972), en el Paleoceno de Patagonia (Archangelsky y Romero, 1974), en el Paleoceno de Arauco (Doubinger y Chotin, 1975), en el Paleoceno-Eoceno de Collón-Curá (Baldoni, 1987); en el Eoceno de Magallanes (Cookson y Cranwell, 1967), de Río Turbio (Romero, 1975, 1977), de Osorno (Troncoso y Barrera, 1980), de Concepción (Takahashi, 1977b) y en el Oligoceno de Magallanes (Fasola, 1969). Además de ello, Cookson y Pike (1953) describen *D. rhomboideum*, ejes foliosos, en Victoria (Australia), y semillas posiblemente referibles a la misma especie, en el Oligoceno; asimismo, para el Eoceno de Nueva Zelanda se cita a *D. cupressinum* Etting. (Florin, 1941).

Del Mioceno y el Plioceno se ha recuperado polen en Papua-Nueva Guinea (Cookson y Pike, 1953; Khan, 1976), en Nueva Zelanda (Mildenhall, 1978; Couper, 1951, 1960) y en Australia (Heckel, 1972; Stover y Patridge, 1973; Cookson y Pike, 1953; Martin, 1973, 1978). En Sudamérica no existen, hasta ahora, registros del género durante el Neógeno, muy probablemente debido a que son escasos los trabajos publicados para esta época, puesto que actualmente sobrevive una especie del género (en su sentido lato) en el extremo sur del subcontinente. De este modo, el presente registro es el primero del género para el Mioceno sudamericano, el primero de un macrofósil de *Dacrydium* en Sudamérica y, además, el registro más boreal del género en el subcontinente.

El género *Dacrydium* s.l. fue dividido por Quinn (1982) en 4 géneros, basando la distinción genérica en la posición del óvulo, por lo que no es practicable la asignación genérica de material fósil estéril mientras no se tenga estudios detallados de la parte vegetativa.

De acuerdo a Quinn (l.c.) el género *Dacrydium* s. str. incluye 16 especies distribuidas en Nueva Zelanda, Nueva Caledonia, Nueva Guinea, Isla Fidji, Islas Salomon, Indonesia, Filipinas, Tailandia y sur de China. El género *Lepidothamnus*, 3 especies, de Nueva Zelanda y Chile. El género *Lagarostrobos*, 2 especies, en Nueva Zelanda y Tasmania. El género *Halocarpus*, 3 especies neocelandesas. Es interesante notar que el complejo genérico está ausente de Australia, con excepción de Tasmania, a pesar del profuso registro fósil del Terciario, éste se habría extinguido allí durante el Plioceno, según Cookson y Pike (1953).

De acuerdo al registro fósil y a la actual presencia en Chile de *Lepidothamnus fonckii* Phil., no es sorprendente la presencia de especies emparentadas a éste en el Mioceno chileno, sí lo es su presencia en latitudes tan boreales respecto de su distribución actual, así como su posterior extinción de esa área.

Lepidothamnus fonckii crece en Chile desde Valdivia (39° 48' lat. S), con alrededor de 2.350 mm anuales de precipitación y 11,9 °C de temperaturas medias, al canal Beagle (±55° lat. S), con sólo 450 mm anuales de precipitación y 5,9 °C de temperaturas medias. En la parte norte de su distribución no crece en los Andes, sino que sólo en la cordillera de la costa. Su hábitat lo constituyen lugares húmedos y fangosos, hallándose a menudo en turberas y fiadis.

En Nueva Zelanda, las especies del complejo genérico, salvo *D. cupressinum*, son árboles pequeños o arbustos que crecen en hábitats donde experimentan poca competencia de Angiospermas, en suelos inundados, suelos muy infértiles o sitios muy fríos (Dodson, 1978; Lusk, com. pers.). Todas estas especies tienen rangos de distribución restringidos. *Dacrydium cupressinum* Sol ex Lamb., la especie de distribución más amplia allí, crece en bosques mixtos montanos y de tierras bajas (Allan, 1961; Schmithusen, 1966). En Nueva Zelanda, *Dacrydium* es considerado, en general, un género indicador de condiciones húmedas.

En Nueva Caledonia *Dacrydium guillauminii* es una reófito, mientras *D. araucarioides* Brogn. y Griseb. vive exclusivamente en "maquis miniers" sobre suelos ultrabásicos, el mismo hábitat comparte *D. balansae* Brogn. y Griseb., el cual además ocupa la selva densa, con precipitaciones anuales de entre 800-4.000 mm (Morat *et al.*, 1986).

Aunque no hemos reseñado los hábitats de todas las especies de *Dacrydium s.l.*, de la muestra descrita es claro que las especies del género crecen en una notable diversidad de climas, desde lugares con precipitaciones escasas, de alrededor de 450 mm anuales, a lugares con alrededor de 3.000 mm anuales (archipiélagos magallánicos occidentales) y hasta 4.000 mm; lo mismo es válido para las temperaturas anuales medias, 5,9 °C en Magallanes y alrededor de 20 °C en Nueva Caledonia; en suelos ultrabásicos o ácidos (turberas). En lo que parecen coincidir muchas, si no todas las especies, es en desarrollarse en suelos inundados o, a lo menos, muy húmedos (en los suelos ultrabásicos cuando el "maquis miniers" es eliminado por fuego, es reemplazado por vegetación de Cyperaceae, típica de suelos inundados (Morat *et al.*, 1986). Pensamos que, confiablemente, podemos postular un suelo de características muy húmedas para explicar la presencia de representantes de este complejo genérico; ello independientemente del clima, pero obviamente favorecido por una alta pluviometría.

En estas condiciones, en el Mioceno de Navidad *Dacrydium s.l.* sp. reafirma el carácter húmedo del ambiente, el cual es avalado, además, por todo el conjunto paleoflorístico. No nos es posible, por ahora, determinar si formaba parte del bosque zonal o si, por el contrario, se desarrollaba en hábitats especializados, constituyendo vegetación azonal.

Para visualizar las razones de su desaparición de aquellas latitudes (actualmente su límite norte se halla en Valdivia) queremos llamar la atención a las condiciones en que viven actualmente muchas de las especies del género *s.l.* Se trata, en general, de situaciones extremas, que parecen constituir verdaderos refugios frente a la competencia de Angiospermas. Tanto en Nueva Caledonia, como en Nueva Zelanda y en Chile el hábitat de las especies de *Dacrydium* (con excepción de *D. cupressinum*) es muy especializado y difícil para las Angiospermas. La extinción del género en Chile central-occidental puede haber sido causada por factores bióticos derivados del amplio desarrollo de las Angiospermas, las que habrían ocupado muchos de los hábitats más generalistas; el deterioro climático del Neógeno superior, con la consiguiente mayor aridización y menor humedad, a su vez, habría eliminado aquellos hábitats pantanosos que podrían haberle servido de refugio, por la no competencia de Angiospermas, en Chile central. Los pocos lugares pantanosos que subsisten en Chile central están ocupados por bosquetes de *Drimys winteri* Forst. y/o Myrtaceae y siendo las especies de *Dacrydium* poco tolerantes, su eventual refugio allí fue, o se hizo, posteriormente, impracticable.

Al respecto, Morat *et al.* (1986: 155), refiriéndose a diversas Gimnospermas de Nueva Caledonia, entre ellas *Dacrydium*, señalan que "los sustratos ultrabásicos poco favorables a las intrusiones alóctonas... han debido proteger un buen número de especies preexistentes. Siendo así suprimida la competencia interespecífica, los grupos antiguos, preadaptados a esos medios especiales, pero poco competitivos en otros aspectos (vigor reducido, crecimiento lento, fructificación

irregular, germinaciones poco numerosas y frágiles, etc.), han sido preservados". Tales grupos, lógicamente, en una primera etapa, provendrían de otros ambientes y logran soportar la presión selectiva impuesta por estos medios extremos, mientras otros no alcanzan tal éxito. Schmithusen (1966), por su parte, al referirse a las especies neocelandesas de *Dacrydium s.l.*, señala que "ellas crecen principalmente como relictos dentro de sectores altos en sitios donde la competencia es insignificante".

Si el actual *Lepidothamnus fonckii* está en la línea de descendencia de la forma fósil aquí estudiada, el fenómeno descrito habría restringido su distribución a los actuales hábitats extremos, los que en la actualidad sólo se presentan en el sur y extremo sur de Sudamérica. Si, por el contrario, esta órgano-especie fósil era parte de un contingente más numeroso del género, sin relación al actual *Lepidothamnus fonckii*, su extinción implicó que no tuvo posibilidades de refugio y simplemente desapareció.

4. La presencia de *Saxegothaea*

El material colectado atribuible a este género en la Formación Navidad ofrece algunas limitantes que es preciso tener en consideración al evaluar la validez de lo que pueda inferirse aquí: en primer lugar, se trata de hojas dispersas; por otro lado, al estado actual de nuestros conocimientos, no es clara la distinción entre este género y *Prumnopytis* mediante la hoja; en tercer lugar, el registro fósil del género es extremadamente magro.

El género *Saxegothaea* es monotípico, se le incluye, clásicamente, en la familia Podocarpaceae, sin embargo existe una tendencia a segregarlo en una familia monotípica, debido a la presencia de conos. La única especie actual, *S. conspicua* Lindl., es endémica de los bosques subantárticos del centro-sur y sur de Chile, desde el río Maule (7ª Región) a Aisén (11ª Región), creciendo en lugares húmedos, a menudo junto a cursos de agua (particularmente en su área más boreal), no sobrepasando los 1.100 msnm, en forma aislada o en pequeños grupos. Se asocia a *Nothofagus dombeyi*, *N. nitida*, *Laurelia philippiana*, *Eucryphia cordifolia*, *Weinmannia trichosperma*, *Drimys winteri* y *Podocarpus nubigena* (Rodríguez et al., 1983).

El registro fósil del género incluye hojas, referidas a *Saxegothopsis fuegianus* Dusen, en el Oligoceno de Tierra del Fuego, en Barrancas de Carmen Silva (Dusen, 1899), y de Cabeza de mar, en Magallanes (Gilkinet, 1909). Además de ello, Cowentz (1885) describe *Cupressinoxylon patagonicum* Cowentz, del Paleoceno-Eoceno inferior del río Lymay, madera que, en opinión de Krausel (citado por Florin, 1941) recuerda la de *Saxegothaea conspicua*.

La presencia del género en Matanzas, si tomamos como referencia a *S. conspicua*, también implica una mayor humedad que la actual en el área. Su retracción areal puede explicarse, precisamente, por la disminución de esta humedad, lo cual, a su vez, es consecuencia del deterioro climático del Neógeno superior. Contrariamente, a otros linajes, *S. conspicua* se ha mezclado, aunque marginalmente, con latifoliadas.

5. Consideraciones generales

Los hallazgos fósiles aquí reseñados, sumados a la información bibliográfica, nos permiten concluir que todas las familias de Coníferas actualmente creciendo en el sur de Sudamérica ya se hallaban en este territorio al menos desde el Paleoceno superior-Eoceno inferior y que todas ellas se encontraban representadas en Chile central occidental durante el Mioceno. Con posterioridad a este tiempo, importantes extinciones, así como notables restricciones distribucionales, afectaron a todas ellas.

Como consecuencia de las interpretaciones que aquí hemos realizado, podemos postular que, frente al desarrollo y expansión de las Angiospermas*, las Coníferas adoptaron dos estrategias

*Para una discusión detallada de las causas que podrían explicar la dominancia de las Angiospermas y la persistencia de las Gimnospermas, ver Bond (1989).

diferentes, no excluyentes entre sí. Algunas, como *Saxegothaea*, *Podocarpus* y *Prumnopitys*, optaron por mezclarse con aquellas; en tanto otras, como *Dacrydium*, se refugiaron en hábitats extremos donde atenuaron o evitaron los efectos de la competencia de ellas; no faltando las que desarrollaron ambas estrategias, como *Austrocedrus* y *Araucaria*. Si todo ello ya venía ocurriendo al momento de la fosilización del material de Matanzas, es algo que no podemos definir por ahora; llama la atención, sin embargo, la escasez de material de *Dacrydium*, *Araucaria* y *Austrocedrus*, que podría ser indicio de una condición de marginalidad, y la mayor presencia de *Podocarpus*.

Las Coníferas, en particular, esta vez, avalan lo aseverado anteriormente (Troncoso, 1991) en el sentido de suponer una mayor pluviosidad durante el Mioceno en el área, respecto del actual, y no contradicen la inferencia de un clima más cálido que el actual.

La extinción de las Coníferas en Chile central occidental obedecería principalmente a la presión de competencia ejercida por las Angiospermas (fenómeno gradual para el que no hay razones para suponer que haya cesado en la actualidad), lo cual se ha visto acentuado por una aridización y menor humedad, productos del deterioro climático del Neógeno superior, causado, a su vez, por la glaciación antártica y el enfriamiento de la corriente de Humboldt.

La existencia de estos taxa en tiempos tan recientes como el Mioceno inferior alto a superior inicial, así como el conjunto paleoflorístico que los acompaña, plantea, con fuerza, una nueva problemática: si esto es así, los grandes cambios vegetacionales y florísticos que originaron la situación actual son más recientes, drásticos y complejos de lo que se supone tradicionalmente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores hacen un reconocimiento a FONDECYT y a la Red Latinoamericana de Botánica, quienes financiaron estas investigaciones. A la Universidad de Talca, que brindó las facilidades para su ejecución. Al colega Daniel Frassinetti, del Museo Nacional de Historia Natural, quien puso a nuestra disposición interesante material. También a la colega Dra. Carolina Villagrán, de la Universidad de Chile, y al Dr. Chris Lusk, de la Universidad de Talca, por sus acertadas sugerencias. Las fotografías que se incluyen son obra del Sr. Óscar León, del Museo Nacional de Historia Natural y del Sr. Francisco Stecher, de la Universidad de Talca.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLAN, H. H.
1961 Flora of New Zealand, Vol. 1. R. E. OWEN, Government Printer, Wellington, N. Z. 1085 pp.
- ARAGON, E. y E. J. ROMERO
1984 Geología, paleoambientes y paleobotánica de yacimientos terciarios del occidente de Río Negro, Neuquén y Chubut. IX Congr. Geol. Argentino, Bariloche. Actas 4: 475-507.
- ARBER, E. A. N.
1917 The earlier mesozoic floras of New Zealand N. Z. Geol. Surv. Paleont. Bull. 6. 80 pp.
- ARCHANGELSKY, S.
1967 Estudio de la formación Baqueró. Cretácico inferior de Santa Cruz, Argentina. Rev. Mus. La Plata (n.s.). Paleont. 5 (32): 63-171.
- ARCHANGELSKY, S.
1970 Fundamentos de Paleobotánica. Fac. Cs. Nat. y Museo Univ. Nac. La Plata. Serie Técnica y Didáctica N° 11. La Plata, Argentina. 347 pp., 22 láms.

ARCHANGELSKY, S. y E. J. ROMERO

- 1974 Polen de Gimnospermas (Coníferas) del Cretácico superior y Paleoceno de Patagonia. *Ameghiniana* 11 (3): 217-236.

ARGUIJO, M., VOLKHEIMER, W. y U. ROSENFELD

- 1982 Estudio palinológico de la Formación Piedra Pintada, Jurásico inferior de la cuenca neuquina (Argentina). *Bol. IG-USP. (Univ. São Paulo)* 13: 100-107.

BALDONI, A.

- 1981 Taofloras jurásicas y eocretácicas de América del Sur. in Volkheimer, W. y E. Musacchio ed. *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur. Contr. Comité sudamericano del Jurásico y Cretácico al II Congr. Latinoam. Paleont. Porto Alegre, 1981: 359-391.*

BALDONI, A.

- 1987 Nuevas descripciones palinológicas en el área de Collón-Curá (Terciario inferior), provincia del Neuquén, Argentina. *IV Congr. Latinoam. Paleont. Bolivia, 1987. I: 399-414.*

BALDONI, A. y V. BARREDA

- 1986 Estudio palinológico de las formaciones López de Bertodano y Sobral, isla Vicecomodoro Marambio, Antártida. *Paleobot. e Palinol. na América do Sul 1985. Bol. IG-USP (Univ. São Paulo)* 17: 89-98.

BERRY, E. W.

- 1928 Tertiary fossil plants from the Argentine Republic. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 73 (22): 1-27, 5 pl.

BERRY, E. W.

- 1938 Tertiary flora from the rio Pichileufu, Argentina. *Geol. Soc. America. Special Papers* 12, 149 pp.

BOND, W. J.

- 1989 The tortoise and the hare: ecology of Angiosperm dominance and Gymnosperm persistence. *Biol. Journ. Linnean Soc.* 36: 227-249.

BRUGGEN, J.

- 1950 *Geología*. 2ª ed. Ed. Nascimento. Santiago de Chile. 510 pp.

CONWENTZ, H.

- 1885 Sobre algunos árboles fósiles de Río Negro. *Bol. Acad. Nac. Ciencias, Córdoba*, t. 7: 435-456.

COOKSON, I.

- 1953 The identification of the sporomorph *Phyllocladidites* with *Dacrydium* and its distribution in southern tertiary deposits. *Austr. Journ. Bot.* 1 (1): 64-70.

COOKSON, I.

- 1957 On some Australian tertiary spores and pollen grains that extend the geological and geographical distribution of living genera. *Proc. Royal Soc. Victoria* 69: 41-53.

COOKSON, I. y L. CRANWELL

- 1967 Lower tertiary microplankton, spores and pollen grains from southernmost Chile. *Micropaleontology* 13 (2): 204-216.

COOKSON, I. y K. PIKE

- 1953 A contribution to the tertiary occurrence of the genus *Dacrydium* in the Australian region. *Austr. Journ. Bot.* 1(3): 474-484.

COLLAO, S., MONTECINOS, P., OVIEDO, L. y R. OYARZÚN

- 1979 Nuevos antecedentes estructurales en la serie metamórfica occidental de la cordillera de Nahuelbuta, Chile. 2° Congr. Geológico Chileno. Actas t.1: 99-110.

COUPER, R. A.

- 1953 Upper mesozoic and caenozoic spores and pollen grains from New Zealand. N. Z. Geol. Survey Paleont. Bull. 22, 77 pp., 9 pl.

COUPER, R. A.

- 1960 New Zealand mesozoic and caenozoic plant microfossils. N. Z. Geol. Survey Paleont. Bull. 32, 87 pp., 12 pl.

DE LIMA, M. R.

- 1982 Palinología da formação Codó na região de Codó, Maranhão. Bol. IG-USP (Univ. São Paulo) 13: 43-134.

DE LIMA, M. R., FULFARO, V. J. y A. BARTORELLI

- 1980 Análise palinológica de sedimentos cretáceos da região de Marabá, estado do Pará. Bol. IG-USP (Univ. São Paulo) 11: 155-161.

DETTMANN, M. E.

- 1963 Upper mesozoic microfloras from southeastern Australia. Proc. Roy. Soc. Victoria 77: 1-148, 27 pl.

DEZZOTTI, A. y L. SANCHOLUZ

- 1991 Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. Bosque (Univ. Austral de Chile) 12 (2): 43-52.

DODSON, J. R.

- 1978 A vegetation history from north-east Nelson, New Zealand. N. Z. Journ. Bot. 16: 371-378.

DOUBINGER, J. y C. ÁLVAREZ-RAMIS

- 1975 Empreintes foliaires, pollen et spores du tertiaire du rio Limay (Province de Neuquen, Argentine). Actes du 98° Congr. Nat. des Sociétés Savantes. Tome 2: 11-19.

DOUBINGER, J. y P. CHOTIN

- 1975 Etude palynologique de lignites tertiaires du bassin d'Arauco-Concepción (Chili). Rev. Española Micropaleont. 7(3): 549-565.

DOUBINGER, J. y R. MAROCCO

- 1976 Découverte d'une microflore wealdienne (Néocomien) dans la région de Cuzco (Sud du Pérou). Première datation des grés Huancané. Sci. Géol. Bull. (Strasbourg) 29 (1): 79-89.

DUEÑAS, H.

- 1989 Asociaciones palinológicas de las formaciones Colón y Molina, nororiente colombiano. Bol. IG-USP, (Univ. São Paulo). Publ. Especial, número 7: 173-181.

DUSEN, P.

- 1899 Über die tertiäre flora der Magellansländer. Svenska Exped. till Magellansländerna Bd. 1 (4): 87-107, Láms. 7-12.

DUSEN, P.

- 1908 Über die tertiäre Flora der Seymour insel. Wis. Engebn. Schwed. Sud-Exped. 1901-1903; 3(3): 1-27, 4 pl.

EDWARDS, W. N.

- 1934 Jurassic plants from New Zealand. *Ann. & Mag. Nat. Hist. Ser 10. vol. 13 (73): 81-109. 2 pls., 6 fig.* London.

ETTINGHAUSEN, C. VON

- 1887 Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora Neuseelands. *Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, Math-Naturw. C1 Bd 53: 143-192.* Viena.

FASOLA, A.

- 1969 Estudio palinológico de la Formación Loreto (Terciario medio), provincia de Magallanes. Chile, *Ameghiniana 6 (1): 3-19.*

FIORI, A.

- 1938 Filliti terziare della Patagonia. II. *Giornale di geologia 13: 41-66, 1 tav.*

FLORIN, R.

- 1940 The tertiary fossil conifers of south Chile and their phytogeographical significance. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. Tredje Ser. Bd 19 (2): 3-103, 6 láms.*

FREILE, C.

- 1972 Estudio palinológico de la Formación Cerro Dorotea (Maestrichtiano-Paleoceno) de la provincia de Santa Cruz. I. *Rev. Mus. La Plata (n.s.) Paleont. 6(38): 39-63, 3 láminas.*

GILKINET, A.

- 1901 Quelques plantes fossiles des terres Magellaniques. *Expedition Antarctique Belge. Résultats du voyage S. Y. Belgique, Vol. 9: 1-6.*

GRAHAM, A.

- 1987 Tropical american tertiary floras and paleoenvironments: Mexico, Costa Rica and Panama. *Amer. J. Bot. 74 (10): 1519-1531.*

HALLE, T.

- 1911 On the geological structure and history of the Falkland Islands. *Bull. Geol. Inst. Uppsala 11: 5-117, 4 láminas.*

HALLE, T.

- 1913 Some mesozoic plant bearing deposits in Patagonia and Tierra del Fuego and their floras. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl 51(3): 1-58, 5 láminas.*

HARRIS, W. K.

- 1965 Basal tertiary microflora from the Prince town area, Victoria, Australia. *Paleontographica 115 B: 75-106.*

HECKEL, H.

- 1972 Pollen and spore assemblages from Queensland tertiary sediments. *Geol. Surv. Queensland Publ. 355. Paleont. Papers 30: 1-34, 6 pl.*

HERNÁNDEZ, P. y V. AZCÁRATE

- 1971 Estudio paleobotánico preliminar sobre restos de una taoflora de la península Byers (Cerro Negro). Isla Livingston; Islas Shetland del Sur, Antártida. *Ser. Cient. INACH II (1): 15-50.*

HERVE, F., MUNIZAGA, F., MANTOVANI, M. y M. HERVE

- 1976 Edades Rb-Sr neopaleozoicas del basamento cristalino de la cordillera de Nahuelbuta. *1^{er} Congr. Geológico Chileno. Actas t. 2: F19-F26.*

- HERVE, F., GODOY, E., PARADA, M. A., RAMOS, V., RAPELA, C., MPODOZIS, C. and J. DAVIDSON
1987 A general view on the Chilean-Argentine Andes, with emphasis on their early history in circum-pacific orogenic belts and evolution of the Pacific Ocean basin. Ed. J. W. Monger & J. Francheteau. Geodynamic series vol. 18. Publ. número 0132 of the Int. Lithosphere Program: 97-113.
- HEUSSER, C.
1983 Quaternary pollen record from Laguna de Tagua Tagua, Chile. *Science* 219: 1429-1432.
- JIMÉNEZ, H. LE QUESNE, C. y J. C. ARAVENA
1993 Dinámica de un rodal de *Austrocedrus chilensis* (D.DON) Flor. et Boul. en Alto Bío-Bío, VIII Región. *Noticiero de Biología (Soc. Biol. Chile)* 1 (1): 24.
- KEMP, E.
1975 Palynology of leg 28 drill sites, Deep Sea Drilling Project. Initial reports of the Deep Sea Drilling Project vol. 28: 599-623.
- KEMP, E. y P. BARRET
1975 Antarctic glaciation and early tertiary vegetation. *Nature* 258: 507-508.
- KEMP, E. y W. K. HARRIS
1975 The vegetation of tertiary islands on the Ninetyeast ridge. *Nature* 258: 303-307.
- KHAN, A.
1976 Palynology of tertiary sediments from Papua New Guinea. II. Gymnosperm pollen from Upper tertiary sediments. *Austr. Journ. Bot.* 24: 783-791.
- KRAUSEL, R.
1925 Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora Südamerikas. I. Fossile Holz aus Patagonien und benachbarten Gebieten. *Ark. für Bot.* Bd. 19 (4): 1-36. Stockholm.
- LUSK, CH. y J. OGDEN
1992 Age structure and dynamics of a Podocarp-broadleaf forest in Tongariro National Park, New Zealand. *Journ. Ecology* 80: 379-393.
- MARTIN, H.
1973 The palynology of some tertiary Pleistocene deposits, Lachlan river valley, New South Wales. *Austr. J. Bot. supplement ser.* 6: 1-57.
- MARTIN, H.
1978 Evolution of the Australian flora and vegetation through the tertiary: evidence from pollen. *Alcheringa* 2: 181-202.
- MARTÍNEZ-PARDO, R.
1990 Major Neogene events of the South eastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 7: 263-278.
- MC-COY, F.
1847 On the fossil botany and zoology of the rocks associated with the coal of Australia. *Ann. & Mag. Nat. Hist.* 20: 145-157, Láms. 9-11. London.
- MC LACHLAN, I. y E. PIATERSE
1978 Preliminary palynological results: site 361, leg 40, Deep Sea Drilling Project. Initial reports of the Deep Sea Drilling Project; vol. 40: 857-881.
- MENÉNDEZ, C. A. y M. CACCAVARI
1966 Estructura epidérmica de *Araucaria nathorstii* DUS. del terciario de Pico Quemado, Río Negro. *Ameghiniana* 4(6): 195-199.

MILDENHALL, D. C.

- 1978 Palynomorphs from Miocene-pliocene sediments Grey Valley (k 31-metric), south island, New Zealand. N. Z. Geol. Survey report pal., 24, 16 pp.

MORAT, P. H., JAFFRE, T., VEILLON, J. M. y H. S. MACKEE

- 1986 Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle Calédonie. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris 4° ser. 8, sect. b. Adansonia 2: 133-182.

MULLER, J.

- 1968 Palynology of the Pedawan and plateau sandstone formations (Cretaceous-Eocene) in Sarawak, Malaysia. Micropaleontology 14(1): 1-37, 5 láms.

NISHIDA, M.

- 1984a The anatomy and affinities of the petrified plants from the tertiary of Chile. II. *Araucarioxylon* from Quiriquina island, near Concepcion. Contr. to the botany of the Andes I: 86-90. Academia Scientific Book Inc. Tokyo.

NISHIDA, M.

- 1984b The anatomy and affinities of the petrified plants from the tertiary of Chile, I. Contr. to the botany of the Andes I. (Ed. M. Nishida): 81-85. Academia Scientific Book Inc. Tokyo.

NISHIDA, M. y H. NISHIDA

- 1988 Preliminary studies on the petrified plants from the Creto-tertiary of Chile. A report of the botanical survey to Bolivia and southern Chile (1986-87). Fac. Science Chiba Univ.: 26-30.

NISHIDA, M., NISHIDA, H. y T. OHSAWA

- 1989 Comparison of the petrified woods from the cretaceous and tertiary of Antarctica and Patagonia. Procc. NIPR (National Institute of Polar Research, Tokyo) Symposium on polar biology 2: 198-212.

NISHIDA, M. OHSAWA, T., y M. RANCUSI

- 1990 Miscellaneous notes on the petrified Coniferous woods from central Chilean Patagonia, XI Region, Chile. A report of the paleobotanical survey to Patagonia, Chile (1989). The Monbusho Int. Sc. Res. Program 1988-1989. Fac. Science Chiba Univ.: 21-29.

PALMA-HELDT, S.

- 1983 Estudio palinológico del terciario sedimentario de Lonquimay, Provincia de Malleco, Chile, Rev. Geológica de Chile 18: 55-75.

PAPU, O. H.

- 1989 Estudio palinológico de la Formación Paso del Sapo (Cretácico superior), valle medio del río Chubut. Granos de polen, consideraciones estadísticas, paleoecológicas y paleoambientales. Ameghiniana 25(3): 193-202.

PLAYFORD, G. y M. DETTMANN

- 1978 Pollen of *Dacrydium franklinii* Hook. f and comparable early tertiary microfossils. Pollen et Spores 20 (4): 513-534.

PRAMPARO, M.

- 1988 Nuevos aportes a la palinología de la formación La Cantera, cretácico de la cuenca de San Luis, en su localidad tipo. 4° Congr. Argentino Paleont. y Bioestrat. (Mendoza). Actas 3: 41-50.

QUINN, C. J.

- 1982 Taxonomy of *Dacrydium* Sol. ex Lamb. emend de Laub. (Podocarpaceae). Austr. J. Bot. 30: 311-320.

RAVEN, P. y D. AXELROD

- 1984 Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Missouri Bot. Garden 61(3): 539-673.

RODRÍGUEZ, R., MATTHEI, O. y M. QUEZADA

1983 Flora arbórea de Chile. Ed. Univ. Concepción, Chile; 408 pp.

ROMERO, E. J.

1977 Polen de Gimnospermas y Fagaceas de la Formación Río Turbio (Eoceno), Santa Cruz, Argentina. Fundación para la educación, la ciencia y la cultura. Bs. Aires. 223 pp.

ROMERO, E. J.

1986 Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Ann Missouri Bot. Garden* 73: 449-461.

SATO, S.

1961 Pollen analysis of carbonaceous matter from the Hakobuchi group in the Enbetsu district, northern Hokkaido, Japan. *Palynological study on Cretaceous sediments (I)*. *Journ. Fac. Science Hokkaido Univ. ser 4. Geol. and Mineralogy XI (1)*: 77-93.

SCAFATI, L. H. y M. A. MORBELLI

1984 Nuevos datos palinológicos de la Formación Lajas. Jurásico medio de la cuenca Neuquina. *Actas 3^{er} Congr. Argentino Paleont. y Bioestrat. (Corrientes)*: 73-105.

SCHLEGEL, F.

1962 Hallazgo de un bosque de cipreses cordilleranos en la provincia de Aconcagua. *Bol. Univ. Chile* 32: 43-46.

SCHMITHUSEN, J.

1966 Probleme der Vegetationsgeschichte in Chile und Neusseland. *Vegetatio, Acta Geobotánica. Band 13*: 189-206.

SCHULMEYER, D.

1978 Observaciones fitogeográficas sobre la cordillera de Nahuelbuta. *Inst. Geográfico Militar Stgo., Chile. Boletín informativo, 2º trimestre 1978*: 11-27.

SEWARD, A. C.

1903 Fossil floras of Cape Colony. *Ann. South African Mus. vol. 4*: 1-122, 14 láms. London.

SEWARD, A. C.

1904 On a collection of jurassic plants from Victoria. *Rec. Geol. Surv. Victoria. Vol 1. Part. 3*: 155-187. Melbourne.

SEWARD, A. C. y V. CONWAY

1934 A phytogeographical problem: Fossil plants from the Kerguelen Archipelago. *Ann. Bot.* 48: 715-742. London.

SIMPSON, B.

1983 An historical phytogeography of the high andean flora. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 56: 109-122.

SOLBRIG, O.

1976 The origin and floristic affinities of the south american temperate desert and semidesert regions. In *Goodall Evolution of Desert Biota*. U. Texas Press, Austin: 7-49.

STOVER, L. E. y A. D. PATRIDGE

1973 Tertiary and late Cretaceous spores and pollen from the Gippsland basin, Southeastern Australia. *Royal Soc. Victoria, Proc.* 85: 237-286.

TAKAHASHI, K.

1977a Upper Cretaceous palynoflora from Quiriquina island, Chile. *Bull. Fac. Liberal Arts, Nagasaki Univ. Nat. Sci.* 17: 29-53, 4 pl.

TAKAHASHI, K.

1977b Palynology of the lower tertiary Concepcion Formation, central Chile. *Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan, N. S.* 106: 71-88, pl. 9-12.

TORRES, T. y M. RALLO

- 1981 Anatomía de troncos fósiles del Cretácico superior de Pichasca, en el norte de Chile. Anales. II Congr. Latinoam. Paleont.: 385-398.

TORRES, T., VALENZUELA, E. e I. GONZÁLEZ

- 1982 Paleoxilología de península Byers, Isla Linvingston, Antártica 3^{er} Congr. Geol. Chileno: 321-342.

TRONCOSO, A.

- 1986 Nuevas órgano-especies en la taoflora terciaria inferior de península Fildes; isla Rey Jorge, Antártica. Ser. Cient. INACH 34: 23-46.

TRONCOSO, A.

- 1991 Paleomegafloa de la Formación Navidad, Miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Santiago, Chile 42: 131-168.

TRONCOSO, A. y E. BARRERA

- 1980 Polen del Eoceno de Osorno. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 37: 179-203.

VAN DER HAMMEN, T. y D. BURGER

- 1966 Pollen flora and age of the Takutu Formation (Guyana). Leidse Geol. Med. 38: 173-180.

VEBLEN, T.

- 1982 Regeneration pattern in *Araucaria araucana* forest in Chile. Journ. Biogeography 9: 11-28.

VEBLEN, T.

- 1988 *Nothofagus* regeneration in tree falls gaps in northern Patagonia. Canadian Journ. Forest Research 19: 365-371.

VEBLEN, T. y D. LORENZ

- 1987 Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forest in northern Patagonia. Vegetatio 71: 113-126.

VEBLEN, T. y V. MARKGRAF

- 1988 Steppe expansion in Patagonia? Quaternary Research 30: 331-338.

VILLAGRÁN, C.

- 1969 Notas palinológicas de los bosques relictuales de la zona central de Chile. Noticiario Mensual Museo Nac. Hist. Nat. Santiago 13 (153): 3-12.

VILLAGRÁN, C.

- 1982 Estructura florística e historia del bosque pantanoso de Quintero (Chile, Quinta Región) y su relación con las comunidades relictuales de Chile central y norte chico. 3^{er} Congr. Geol. Chileno, Concepción, A 377-A 402.

VILLAGRÁN, C.

- 1991 Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el tardiglacial y postglacial. Rev. Chil. Hist. Nat. 64: 447-460.

WALKOM, A.

- 1919 Mesozoic floras of Queensland. Pts. 3,4. The flora of the Burrumand Styx River Series. Publ. Geol. Surv. Qd. 263: 1-78.

WALKOM, A.

- 1921 Mesozoic floras of New South Wales. Part I. Fossil plants from Cockabutta Mountain and Talbragar. Mem. Geol. Surv. NSW Paleont. 12: 1-21.

WILSON, G. J.

1975 Palynology of deep-sea cores from DSDP site 275, southeast Campbell Plateau. Initial reports of the Deep-sea drilling project. Vol. 29: 1031-1035.

ZINSMEISTER, W. J.

1978 Effect of formation of the west antarctic ice sheet on shallow-water marine faunas of Chile. Antarctic J. of the US 13(4): 25-26.

Contribución recibida: 03.12.93; aceptada: 29.12.93.