



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Polen y esporas de la Formación Navidad, Neógeno de Chile

Pollen and spores of the Navidad Formation, Neogene from Chile

VIVIANA BARREDA^{1, *}, ALFONSO ENCINAS² & LUIS FELIPE HINOJOSA³¹ División Paleobotánica, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", A. Gallardo 470, C1405DJR, Buenos Aires, Argentina² Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile³ Departamento de Ciencias Ecológicas, Universidad de Chile & Instituto Milenio de Ecología y Biodiversidad

*Autor correspondiente: vbarreda@macn.gov.ar

RESUMEN

El análisis palinológico de la Formación Navidad en afloramientos de la Cordillera de la Costa, Chile central, brindó asociaciones dominadas por leños, cutículas, algas de agua dulce, esporas y granos de polen (elementos de origen continental) con muy escasa participación de quistes de dinoflagelados, acritarcos y cubiertas internas de foraminíferos arenáceos (componentes marinos) indicando que estas asociaciones se habrían acumulado en un ambiente marino. Las asociaciones de polen y esporas indican el desarrollo de una vegetación de bosque con participación de elementos gondwánicos (Podocarpaceae, Araucariaceae, Nothofagaceae) y neotropicales (Sapotaceae, Malphigiaceae, Arecaceae, Chloranthaceae, Tiliaceae/Bombacaceae) –Paleoflora Mixta– apoyando hipótesis previas basadas en las megaflores. En los márgenes de los bosques se habrían desarrollado parches con vegetación esclerófila con Anacardiaceae y Fabaceae como componentes principales. Sobre suelos arenosos o marismas salinos se habrían desarrollado elementos herbáceo-arbustivos, xerofíticos y halofíticos, como Chenopodiaceae y Calyceraceae. Se destaca el primer registro de taxones endémicos de las familias Calyceraceae y Asteraceae (Barnadesioideae) para la palinoflora de Chile. Estas comunidades vegetales se habrían desarrollado bajo condiciones de clima subtropical, cálido y húmedo. Desde el punto de vista cronoestratigráfico las asociaciones esporopolínicas sustentan una edad neógena para la Formación Navidad.

Palabras clave: Chile, Neógeno, palinología, Sudamérica.

ABSTRACT

Palynological assemblages recovered from the Navidad Formation in outcrops of the Cordillera de la Costa, central Chile, are dominated by wood remains, cuticles, spores and pollen grains and fresh water algae (continental elements) with scarce dinoflagellate cysts, acritarchs, foraminiferal linings marine palynomorphs) indicating that these assemblages would have been accumulated in a marine environment. Spore-pollen assemblages indicate a forest vegetation with the co-existence of Gondwanan (Podocarpaceae, Araucariaceae, Nothofagaceae) and neotropical (Sapotaceae, Malphigiaceae, Arecaceae, Chloranthaceae, Tiliaceae/Bombacaceae) taxa –Mixed Paleoflora– supporting previous assumptions based on the macroflora. On the forest margins, patches of sclerophyllous formations with Anacardiaceae and Fabaceae as prevailing components may have also established. Xerophitic and halophytic shrubby-herbaceous elements (Chenopodiaceae, Calyceraceae) may have developed in sandy soils and costal salt marshes. Endemic components such as Calyceraceae and Asteraceae (Barnadesioideae) were recorded for the first time in Chile. This flora would have developed under warm and humid climatic conditions. The spore-pollen assemblages support a Neogene age for the Navidad Formation.

Key words: Chile, Neogene, palynology, South America.

INTRODUCCIÓN

La región de bosques de Chile central corresponde a un ecosistema aislado de otras regiones boscosas dentro y fuera del continente sudamericano. La región se caracteriza por su elevada proporción de géneros y especies endémicos (32 % de los géneros de bosque, varios monotípicos (86.7 % de las plantas con

semillas); mezcla de elementos fitogeográficos de distintas procedencias, destacando los elementos neotropicales (16.7 % de los géneros de la flora total), australasianos (7.3 % de los géneros) y australantárticos (12.7 % de los géneros) (Villagrán & Hinojosa 1997, 2005).

Desde la perspectiva de la biogeografía histórica, los patrones fitogeográficos antes descriptos serían una consecuencia

de la conjunción de procesos tectónicos y climáticos ocurridos en el Cenozoico. Durante el Paleógeno y Neógeno temprano (65-2.6 millones de años) la separación de Sudamérica de Antártica (~35 Ma.), y el levantamiento de la Cordillera de los Andes durante el Neógeno, provocaron el aislamiento de la región de bosques del sur de Sudamérica de otras fuentes boscosas dentro y fuera del continente. En sincronía con los eventos tectónicos, los cambios climáticos asociados habrían configurado la estructura florística y fitogeográfica de la región. Así, los modelos paleofitogeográficos muestran la sucesión temporal y espacial de diferentes unidades paleoflorísticas, desde Tropicales-Subtropical Gondwánicas a Mixtas y Subtropical Neógenas, estas últimas desarrollándose preferentemente en las áreas centrales de Chile y Argentina (Hinojosa 2005, Hinojosa et al. 2006). La sucesión de estas floras se encuentra íntimamente ligada a al menos tres escenarios climáticos contrastantes que caracterizan estos tiempos: (1) condiciones tropicales-subtropicales, cálidas y húmedas relacionadas a un óptimo climático global durante fines del Paleoceno a principios del Eoceno; (2) condiciones más templadas y más 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); (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 periodo anterior (Hinojosa & Villagrán 1997, 2005, Hinojosa 2005, Hinojosa et al. 2006).

Para Chile central el aporte de restos vegetales referidos al Neógeno provienen preferentemente de la Formación Navidad, los cuales han sido claves para el entendimiento de la evolución florística del área, en especial a lo referente al estudio de macrorrestos (hojas fósiles), sin embargo los modelos paleofitogeográficos como el descripto más arriba no han sido sometidos a refutación con evidencia palinológica. Las asociaciones macroflorísticas suelen estar muy sesgadas a comunidades ribereñas, por lo que el aporte de la información palinológica, con mayor representación de la vegetación regional, resulta un excelente complemento para

reconstruir las comunidades productoras. El objetivo central de esta contribución es el de caracterizar la Formación Navidad desde el punto de vista palinológico a los efectos de poder contrastar los resultados que se obtengan por este medio con la evidencia paleobotánica (Tanai 1983, Troncoso 1991, Troncoso & Romero 1993, Troncoso & Encinas 2006, Hinojosa 2005). También, lograr una mejor caracterización de las comunidades vegetales fósiles y, en la medida de lo posible, realizar inferencias temporales y paleoambientales. Se espera que las asociaciones polínicas recuperadas presenten congruencia con las interpretaciones florísticas provenientes de las macrofloras.

La zona de estudio se encuentra situada en el sector occidental de la Cordillera de la Costa de Chile central, entre los 33° y 34°30'S. De acuerdo al último esquema estratigráfico propuesto para el Neógeno del área (Encinas et al. 2006), la Formación Navidad suprayace al basamento plutónico y metamórfico y a rocas sedimentarias cretácicas de la Formación Punta Topocalma (Cecioni 1978) e infrayace a la Formación Licancheu (Encinas et al. 2006). Está constituida por areniscas, limolitas, conglomerados y coquinas y alcanza un espesor que varía entre 100 y 200 metros. La unidad es portadora de una diversa fauna fósil; se destacan moluscos (e.g., Sowerby 1846, Philippi 1887, Tavera 1979, Frassinetti & Covacevich 1984, Nielsen 2005), foraminíferos (e.g., Martínez-Pardo & Valenzuela 1979, Finger et al. 2007), ostrácodos (e.g., Osorio 1978, Finger et al. 2007), cangrejos (Feldmann et al. 2005) y peces (Suárez et al. 2006). El estudio de foraminíferos planctónicos indicó para esta formación una edad comprendida entre el Tortoniano (Mioceno tardío, zona N16) y el Zancleano (Plioceno temprano, zona N19) (Finger et al. 2007, Encinas et al. 2008).

ANTECEDENTES PALEOBOTÁNICOS

Darwin (1846), Philippi (1887) y Tavera (1979) son los primeros en hacer referencia a la presencia de estratos con troncos fósiles e impresiones de hojas en la Fm. Navidad, asociados con la fauna marina. Posteriormente, Tanai (1983), Troncoso (1991), Troncoso y Romero (1993) y Troncoso y Encinas (2006)

describen estas asociaciones desde un punto de vista taxonómico, e Hinojosa (2005) realiza estimaciones paleoclimáticas sobre la base de estudios fisionómicos. El único estudio palinológico previo sobre la Formación Navidad es el de Meón et al. (1994)¹ quienes analizan tres secciones a lo largo de la costa de Navidad, reconociendo dos asociaciones esporopolínicas diferentes tanto en composición cuanto en requerimientos paleoecológicos. La primera proveniente del área cercana al pueblo de Matanzas (Fig. 1), correspondería a una asociación diversa, dominada por Araucariaceae, Podocarpaceae con fuerte presencia de Pteridophyta. Otros taxones abundantes se vinculan con Nothofagaceae, Myrtaceae y Proteaceae. Finalmente describen otras 17 familias de angiospermas presentes en muy bajas proporciones como Palmae, Winteraceae, Malpighiaceae, Monimiaceae y Asteraceae entre las más significativas. La segunda asociación, menos diversa que la anterior, fue recuperada de la zona cercana a la desembocadura del río Rapel (Fig. 1), denominada Punta Perro. Para esa localidad mencionan una alta proporción de Chenopodiaceae (85 % del espectro), con subordinadas Araucariaceae, Podocarpaceae, Myrtaceae y baja representación de Pteridophyta. También reconocen Myricales o Junglandales y destacan la ausencia de Nothofagaceae. Las diferencias observadas en entre las asociaciones fueron interpretadas por Meón et al. (1994)¹ como el reflejo de un cambio paleoclimático significativo, desde condiciones cálidas y húmedos en el área de Matanzas, a otras con mayor aridez en la zona de Punta Perro.

MÉTODOS

Once muestras de roca provenientes de distintas secciones de la Formación Navidad fueron procesadas para palinología siguiendo técnicas estándar (Wood et al. 1996). De estas, tan solo seis (Figs. 1, 2) resultaron fértiles, aunque con diferentes grados de abundancia y diversidad. Las preparaciones palinológicas se encuentran depositadas en el Museo de Historia Natural de Santiago de Chile con los números SGO.PB. 1572-1577.

1 MEÓN H, TORRES T & R MARTÍNEZ PARDO (1974) Sporopollinic analysis in the Navidad Formation near Navidad (Chile). 7° Congreso Geológico Chileno, Concepción. Resumen expandido: 488-490.

A continuación, se detalla la ubicación, litología y la edad de las capas portadoras de palinomorfos.

Muestra 1: La localidad de muestreo se encuentra en el acantilado costero, en las inmediaciones del cerro Punta Toro (Fig. 1). La muestra fue obtenida de una capa de limolitas de color gris oscuro situada sobre una capa de coquinas que sobreyace a su vez al basamento granítico. La capa portadora del polen presenta abundantes fósiles de gasterópodos, bivalvos, equinodermos, corales solitarios, foraminíferos, ostrácodos y restos de madera. En la misma se

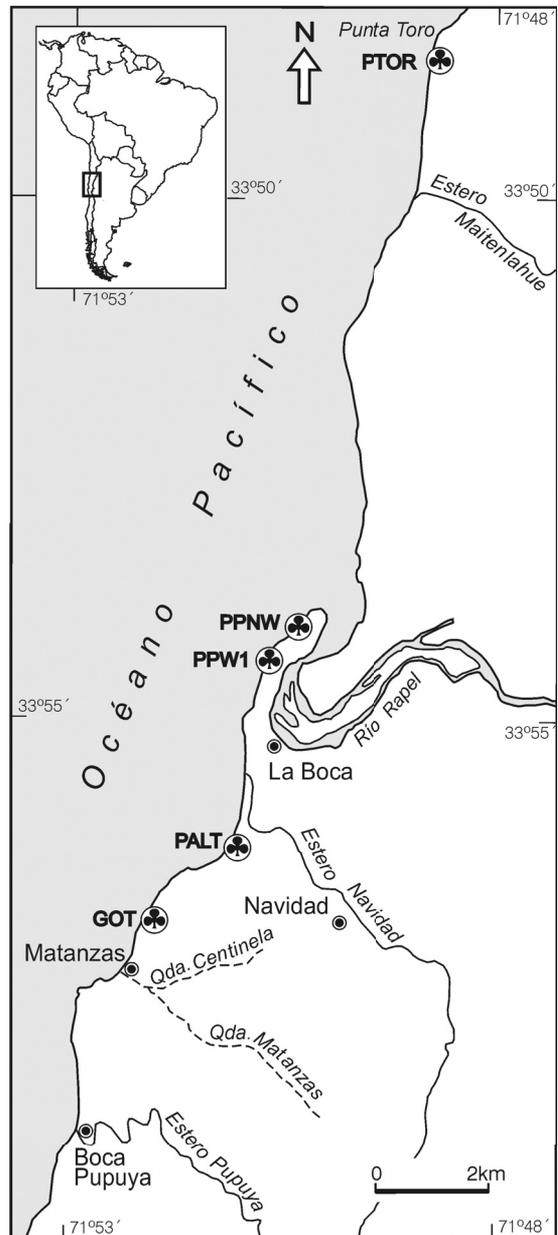


Fig. 1: Mapa de ubicación.

Locality map.

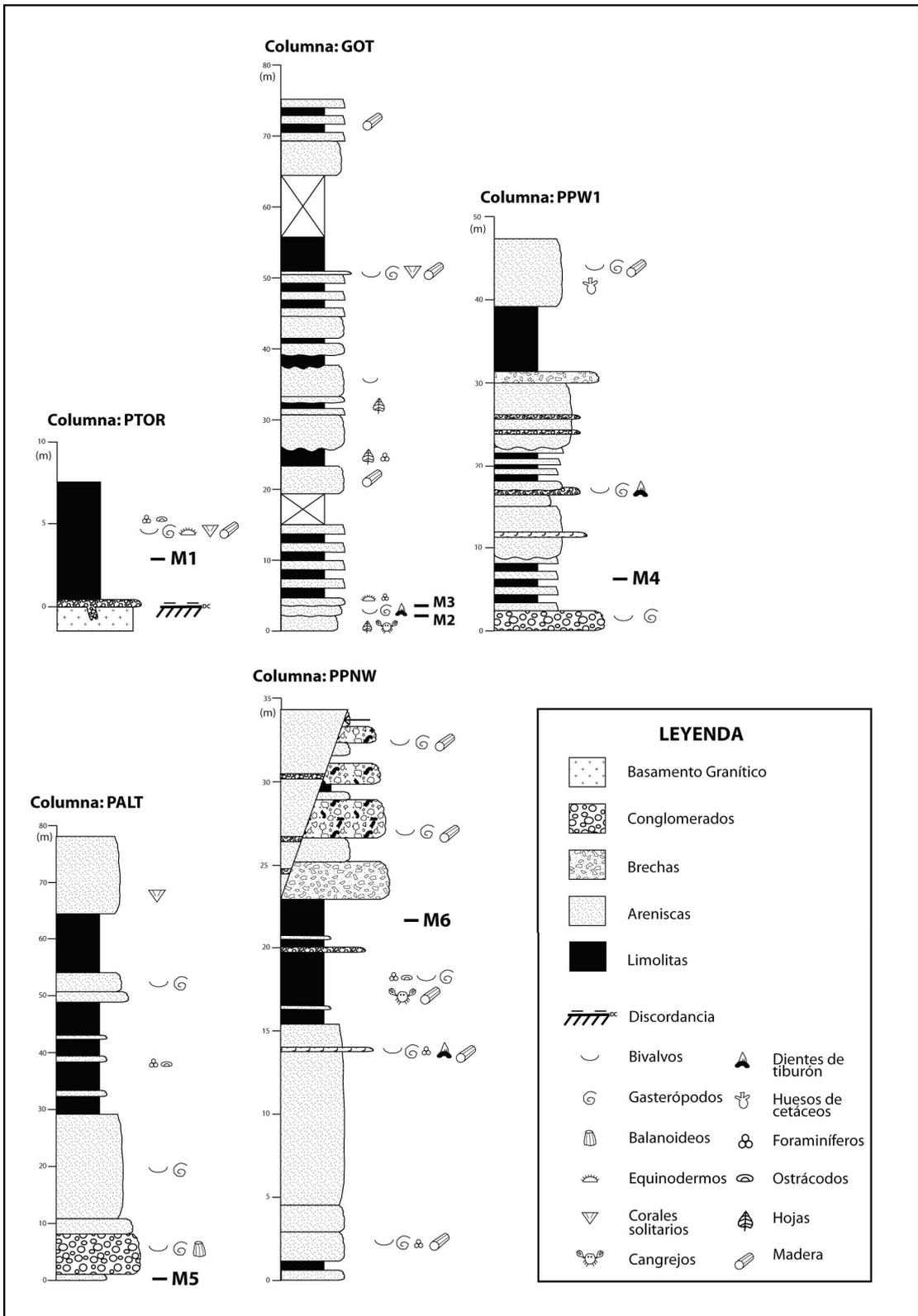


Fig. 2: Perfiles estratigráficos con la ubicación de las muestras analizadas (M1 a M6).

Stratigraphic sections showing sampled levels (M1 to M6).

obtuvieron foraminíferos planctónicos que indican una edad Zancleana (zona N19).

Muestras 2 y 3: La localidad de muestreo se encuentra en el acantilado costero, en la zona de Los Goterones, aproximadamente 1 kilómetro al norte de Matanzas (Fig. 1). Las muestras fueron obtenidas de una capa de areniscas con base erosiva y abundantes intraclastos de limolita que contiene fósiles de bivalvos, gasterópodos, equinodermos, foraminíferos, ostrácodos, dientes y vértebras de tiburón. En dicha capa se obtuvieron foraminíferos planctónicos que indican una edad Tortonianiana (zona N16).

Muestra 4: La localidad de muestreo se encuentra en el acantilado costero, en la parte oeste de Punta Perro, cerca de la localidad de La Boca (Fig. 1). La muestra se obtuvo de capa de limolitas situada en un tramo de la columna que está constituido por una alternancia de areniscas y limolitas. El tramo en el que se muestreó sobreyace a un conglomerado basal que a su vez se apoya sobre el basamento granítico. No se obtuvieron foraminíferos que permitan conocer con precisión la edad de esta capa, aunque en la misma columna, en un nivel estratigráficamente superior, se encuentra una capa de limolitas que se correlaciona con aquella en que se obtuvo la muestra 6 y que presenta una edad Zancleana.

Muestra 5: La localidad de muestreo se encuentra en el acantilado costero, en la zona de Punta Alta, al sur de la desembocadura del Estero Navidad (Fig. 1). La muestra se obtuvo de una capa de areniscas finas de color gris oscuro que aflora en la playa y está ubicada en la base de la columna. No se obtuvieron foraminíferos que permitan conocer con precisión la edad de esta capa, aunque en la misma columna, en un nivel estratigráficamente superior, se encuentra una capa de limolitas en la que se obtuvieron foraminíferos planctónicos que indican una edad Zancleana (zona N19).

Muestra 6: La localidad de muestreo se encuentra en el acantilado costero, en la parte noroeste de Punta Perro, cerca de la localidad de La Boca (Fig. 1). La muestra se obtuvo de un intervalo de limolitas de color gris oscuro que presenta abundantes fósiles de gasterópodos, bivalvos, foraminíferos, ostrácodos, cangrejos, otolitos, ophiuroideos y restos de madera. En esta capa se obtuvieron foraminíferos planctónicos que indican una edad Zancleana (zona N19).

El estudio fue llevado a cabo con un microscopio Leitz Dialux del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (División Paleobotánica), y las fotomicrografías fueron tomadas con una cámara digital Coolpix 4500. Las coordenadas del material ilustrado corresponden a la reglilla England Finder.

En la Tabla 1 se indica la correspondencia entre los números de muestra palinológica y la localidad de proveniencia; en la Tabla 2 se incluyen la lista de especies identificadas, sus afinidades botánicas y los porcentajes obtenidos para cada una de las especies presentes en la asociación. Se contaron un mínimo de 200 ejemplares por muestra con excepción de los niveles uno y seis, de baja fertilidad, donde solo se contabilizaron 103 y 89 especímenes respectivamente.

Para establecer una relación entre cada muestra se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA). Este análisis se llevó a cabo utilizando el porcentaje de granos de polen (Gimnospermas y Angiospermas) y esporas (Pteridófitas) presentes en las muestras (Fig. 5). Para una mejor visualización de las relaciones entre cada muestra se realizó un análisis de agrupamiento de los dos primeros ejes del análisis de correspondencia (Fig. 6). La medida de distancia

utilizada fue euclideana y el método de agrupamiento de UPGM.

RESULTADOS

Características de las asociaciones

El material recuperado de la Formación Navidad es diverso y bien preservado, con concentraciones variables. Representan asociaciones mixtas dominadas por palinomorfos de origen continental. En las muestras analizadas los palinomorfos marinos se encuentran subordinados y, además de los quistes de dinoflagelados, se reconocen acritarcos y cubiertas internas de foraminíferos arenáceos. Entre los elementos continentales junto a los granos de polen y esporas se documentaron algas de agua dulce, fragmentos de leños, tejidos de plantas y esporas de hongos, estas últimas abundantes en la mayor parte de las muestras (Tablas 1 y 2).

En los niveles analizados de la Fm. Navidad se identificaron 65 morfoespecies de polen y esporas, de las cuales dos corresponden a briófitas, 14 a pteridófitas, siete a polen gimnospermas, y al menos 42 a polen de angiospermas (Figs. 3 y 4). Es necesario recalcar que la diversidad real de las muestras es mayor a la indicada, especialmente entre las angiospermas, ya que algunos géneros con morfologías generalizadas dejados en nomenclatura abierta, incluirían más de una especie natural.

TABLA 1

Relación de correspondencia entre el número de muestra palinológica y las localidades de proveniencia.

Table shows the relation of correspondence between palynological samples and sites.

Número de muestra	Correspondencia
1	Punta Toro (PTOR)
2	Goterones (GOT-1)
3	Goterones (GOT-2)
4	P. Perro (PPW1)
5	P. Alta (PALT)
6	P. (PPNW)

TABLA 2

Lista de especies identificadas, afinidades botánicas y frecuencias relativas.

Species list, botanical affinities and relative abundance of occurring taxa.

Taxon fósil	Número de muestra					
	1	2	3	4	5	6
Nº Esporas de pteridófitas y briófitas	19	20	20	24	17.5	20
1 <i>Anthocerpis gandolfii</i> Zamalao	-	•	-	-	-	-
2 <i>Baculatisporites</i> spp.	•	0.5	•	0.5	0.5	2
3 <i>Cyatheacidites annulatus</i> Cookson	8	3.5	2	5	4	4
4 <i>Cyathidites australis</i> Cookson	6	4	2.5	0.5	0.5	2
5 <i>Cyathidites minor</i> Couper	5	3.5	1	3	3	4
6 <i>Cyathidites subtilis</i> Partridge	-	5	5	11	8	8
7 <i>Deltoidospora</i> sp.	-	-	•	1	-	-
8 <i>Ischyosporites areapunctatis</i> (Stuchlík) Barreda	•	1	4	2	1	-
9 <i>Laevigatosporites onatus</i> Wilson & Webster	-	1	2	1	-	-
10 <i>Murincingulisporites chenquensis</i> Barreda	-	•	-	-	-	•
11 <i>Peromonolites</i> sp.	-	•	1	-	0.5	-
12 <i>Peromonolites vellosus</i> Partridge	-	-	-	-	•	-
13 <i>Polyodiisporites inangahuensis</i> (Couper) Potonié	-	0.5	-	-	-	•
14 <i>Polyodiisporites radiatus</i> Pocknall & Mildenhall	-	1	1.5	-	-	-
15 <i>Retitrites austroclavatioides</i> (Cookson) Döring et al.	-	-	1	-	-	-
16 <i>Steroisporites antiquasporis</i> Wilson & Webster	•	-	-	-	-	-
Polen de gimnospermas	32	20	22.5	46	28	7.5
17 <i>Araucariacites australis</i> Cookson	3.5	1	1	5	4	2
18 <i>Lygistipollenites florinii</i> (Cookson & Pike) Stover & Partridge	5.5	6.5	5.5	7.5	•	-
19 <i>Microcaryidites antarcticus</i> Cookson	-	-	-	-	•	-
20 <i>Phyllocladites mawsonii</i> Cookson ex Couper	•	0.5	-	1	-	-
21 <i>Podocarpidites elegans</i> Romero	15	5	4.5	9	11	-
22 <i>Podocarpidites ellipticus</i> Cookson	•	7	7	6	7	-
23 <i>Podocarpidites</i> sp.	8	-	4.5	17.5	6	5.5
Polen de angiospermas	15.5	27	14.5	24.5	26.5	9.5
24 <i>Acaciapollenites</i> sp.	-	•	-	-	-	-
25 <i>Arecipites suberrucatus</i> (Pocknall) Mildenhall & Pocknall	•	•	-	-	-	-
26 <i>Chenopodipollis</i> sp.	-	-	-	0.5	-	-
27 <i>Clavatipollenites</i> sp.	-	6	3.5	1.5	-	2
28 <i>Corsinipollenites</i> sp.	-	-	-	-	•	-
29 <i>Cricotriporites</i> sp.	-	-	-	-	•	-
30 <i>Dicolpobolus</i> sp.	-	0.5	-	-	-	-
31 <i>Diporites aspis</i> Pocknall & Mildenhall	-	•	-	-	-	-

Taxon fósil

Afinidad botánica

Anthocerotaceae *Anthoceros*

Osmundaceae

Lophosoriaceae *Lophosoria quadripinnata*Cyatheaceae *Cyatheia*Cyatheaceae *Cyatheia*Cyatheaceae *Cyatheia*Cyatheaceae *Cyatheia*Dicksoniaceae *Dicksonia*

Blechnaceae

Pteridaceae *Pteris semiadnata*

Blechnaceae

Blechnaceae

Polypodiaceae *Polypodium*Polypodiaceae *Polypodium*Lycopodiaceae *Lycopodium*Sphagnaceae *Sphagnum*Araucariaceae *Araucaria*Podocarpaceae *Dacrydium cupressinum*Podocarpaceae *Microcachrys*Podocarpaceae *Lagarostrobos franklinii*Podocarpaceae *Podocarpus*Podocarpaceae *Podocarpus*Podocarpaceae *Podocarpus*Fabaceae Mimosoideae *Acacia*

Arecaceae

Chenopodiaceae

Chloranthaceae

Onagraceae

Celtidaceae *Celtis*Arecaceae *Metroxylon?*Onagraceae *Epilobium*

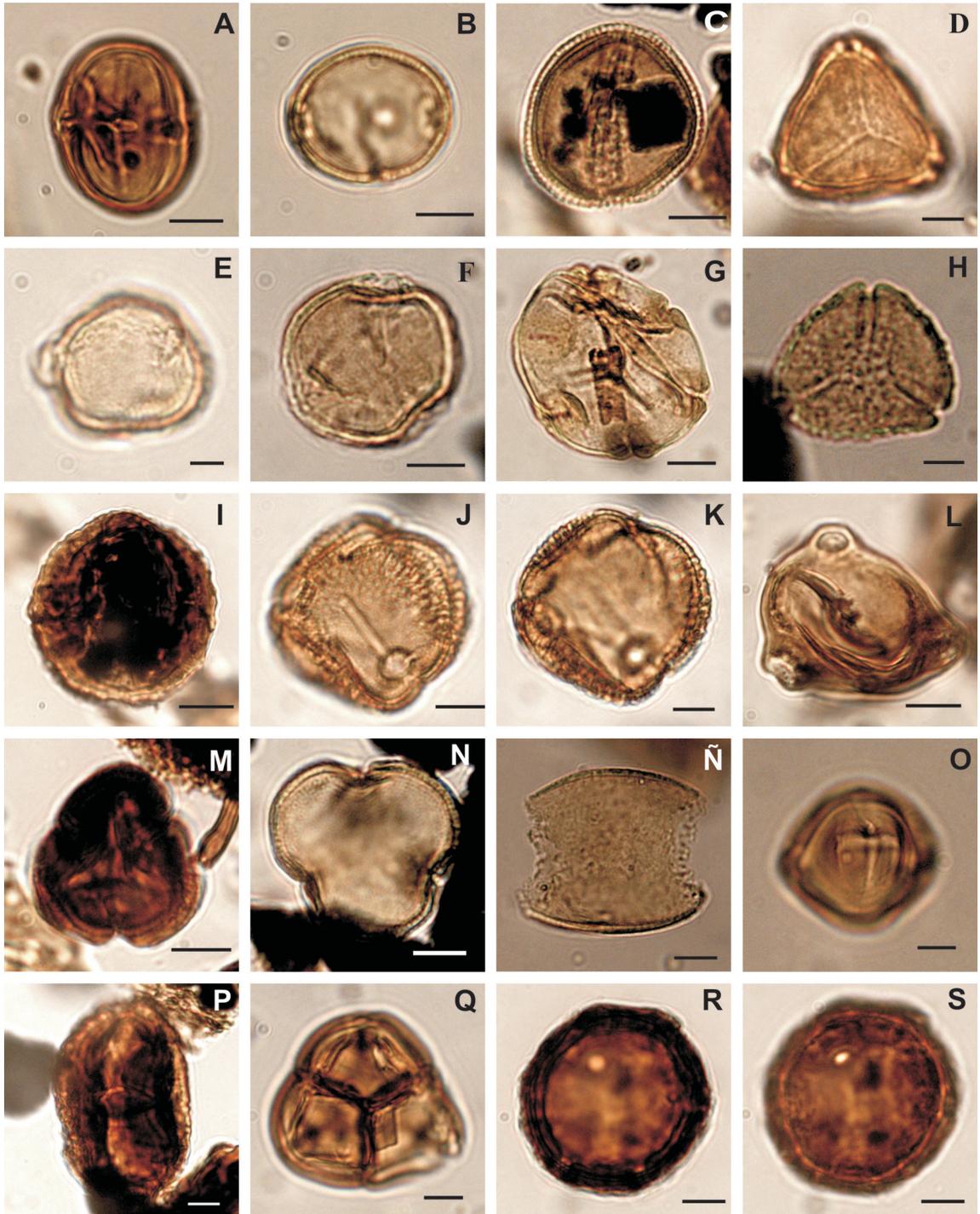


Fig. 3: (A) *Sapotaceodapollenites rotundus* Harris; (B) *Cricotriporites* sp.; (C) *Clavatipollenites* sp.; (D) *Myrtaceidites* sp.; (E) *Psilatricolporites quenua* Barreda & Palazzesi; (F) *Psilatricolporites* sp.; (G) *Nothofagidites saraensis* Menéndez & Caccavari; (H) *Myrtaceidites verrucosus* Partridge; (I) *Mutisiapollis* sp.; (J-K) *Rhoipites romeroi* Baldoni; (L) *Corsiniipollenites* sp.; (M) *Quilembaypollis* sp.; (N) *Intratrirporopollenites* sp.; (Ñ) *Dicolpopollis* sp.; (O) *Psilatricolporites* cf. *protrudens* Palazzesi & Barreda; (P) *Mutisiapollis* sp.; (Q) *Ericipites* sp.; (R-S) *Perisyncolporites pokorny* Germeraad, Hooping & Muller. Escala gráfica= 10 μ m. Scale bar= 10 μ m.

Las asociaciones están constituidas por proporciones comparables de esporas de pteridófitas y briófitas y polen de gimnospermas y angiospermas. Entre los helechos las familias Cyatheaceae (*Cyathidites* spp.) y Lophosoriaceae (*Cyatheacidites annulatus*) están bien representadas en todas las muestras. También están presentes aunque en forma subordinada helechos relacionados

con Blechnaceae (*Laevigatosporites ovatus*, *Peromonolites vellosus*, *Peromonolites* sp.), Polypodiaceae (*Poypodiisporites* spp.), y posiblemente Dicksoniaceae (*Ischyosporites areapunctatis*) y Osmundaceae (*Baculatisporites turbioensis*). Se documentan esporádicamente algunas esporas de briófitas vinculadas con Anthocerathaceae (*Anthoceriporis gandolfii*) y Sphagnaceae (*Stereisporites antiquasporis*).

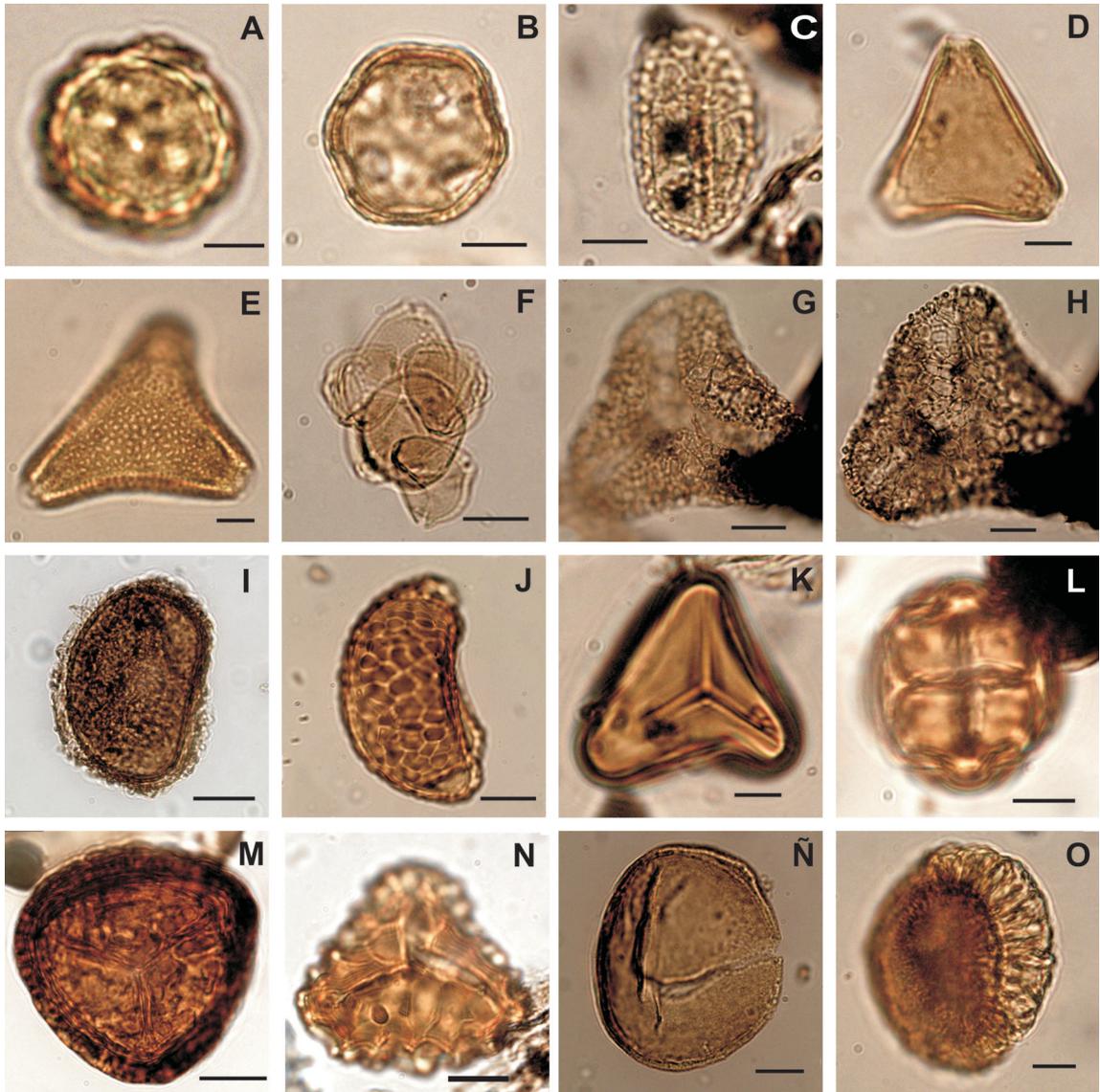


Fig. 4: (A) *Chenopodiipollis* sp.; (B) *Periporopollenites demarcatus* Stover; (C) *Liliacidites* sp.; (D) *Proteacidites* sp. 3; (E) *Proteacidites* sp. B (de Macphail & Cantrill 2006); (F) *Senipites* sp.; (G-H) *Luminidites* sp. aff. *L. reticulatus* (Couper) Pocknall & Mildenhall; (I) *Peromonolites vellosus* Partridge; (J) *Polypodiisporites radiatus* Pocknall & Mildenhall; (K) *Cyathidites subtilis* Partridge; (L) *Acaciapollenites* sp.; (M) *Cyatheacidites annulatus* Cookson; (N) *Ischyosporites areapunctatis* (Stuchlik) Barreda; (Ñ) *Araucariacites australis* Cookson; (O) *Lygistepollenites florinii* (Cookson & Pike) Stover & Partridge. Escala gráfica = 10 μ m. Scale bar = 10 μ m.

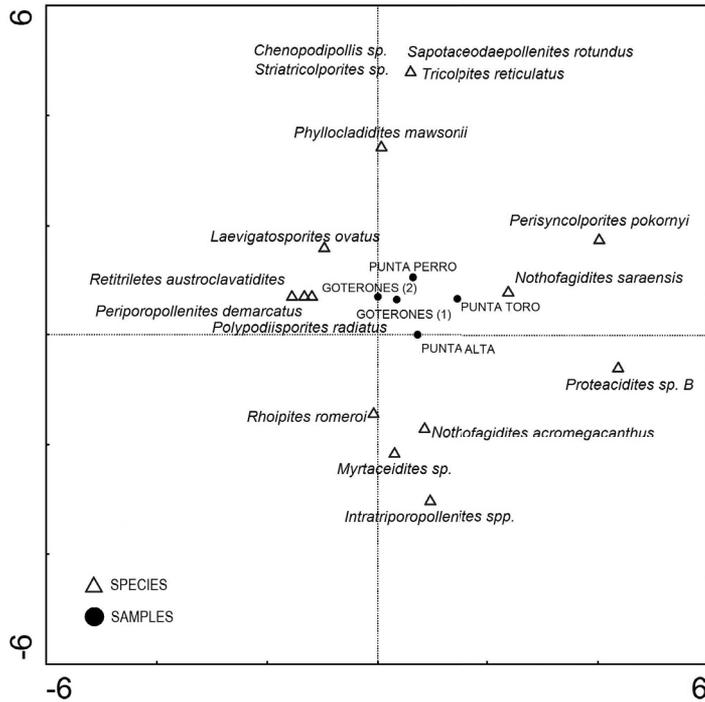


Fig. 5: Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) de los porcentajes de polen y esporas presentes en diferentes localidades de muestreo de la Formación Navidad. Los dos primeros ejes del análisis de correspondencia representan el 44.9 % de la varianza total de las especies presentes. Se destacan algunos taxones polínicos.

Detrended correspondence analysis (DCA) of the pollen and spores percentages recorded in different samples from the Navidad Formation. The first two axes of the correspondence analysis represent 44.9 % of the species variance. Some pollen taxa are highlight.

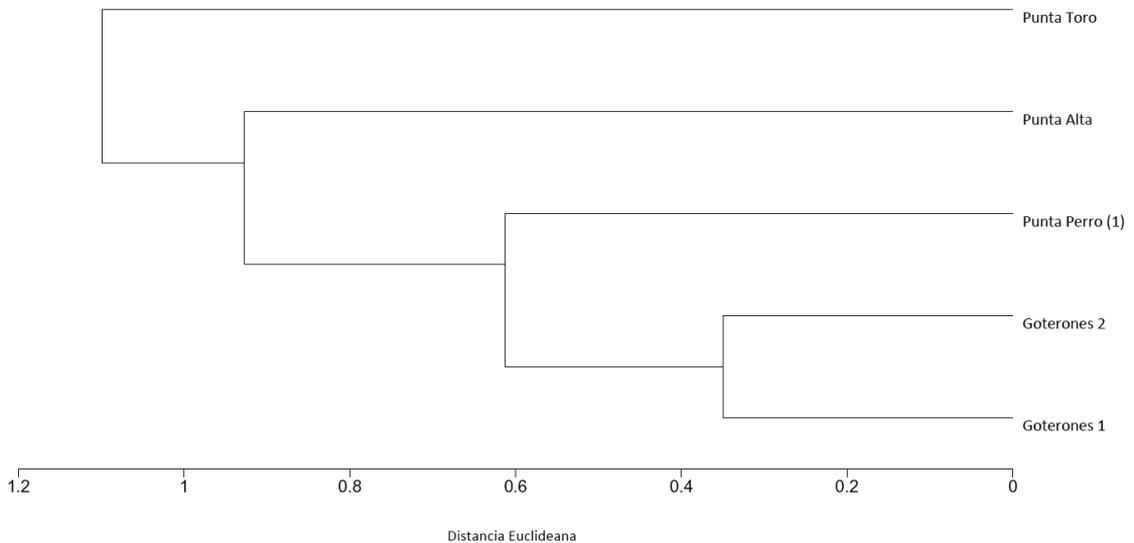


Fig. 6: Análisis de conglomerados de las muestras estudiadas. La medida de disimilitud fue la distancia euclidea y se utilizó el método de agrupamiento UPGM.

Cluster analysis of the studied samples. The dissimilarity measure was the Euclidean distance and the UPGM clustering method was used.

Entre las gimnospermas domina la familia Podocarpaceae, con especies afines a *Podocarpus* (*Podocarpidites* spp.) y *Dacrydium* (*Lygistepollenites florinii*), y en forma subordinada a *Lagarostrobos* (*Phyllocladidites mawsonii*) y *Microcachrys* (*Microcachryidites antarcticus*). Polen de Araucariaceae, afín a *Araucaria* (*Araucariacites australis*), se identificó en todas las muestras pero en bajas proporciones.

Las angiospermas son relativamente diversas pero ningún grupo es claramente dominante. Nothofagaceae alcanza las mayores frecuencias aunque raramente supera el 15 % del espectro palinológico. Dentro de la familia, las formas afines al subgénero *Nothofagus* (*Nothofagidites saraensis*, *N.* sp.) son dominantes. Además de Nothofagaceae, Clhoranthaceae está bien documentada y en algunos niveles es abundante. Myrtaceae está representada por al menos dos morfoespecies y entre las Proteaceae se documentan tipos polínicos vinculables con los géneros actuales *Lomatia* (*Proteacidites* sp. B de Macphail & Cantrill 2006) y posiblemente *Orites* (*Proteacidites* sp. 1 de Olivero et al. 1998). Entre los taxones reconocidos en este análisis que son escasos pero significativos desde el punto de vista estratigráfico y/o paleoclimático se encuentran: Asteraceae, con especies afines a la subfamilia Mutisioidae (*Mutisiapollis* spp.) y Barnadesioideae (*Quilembaypollis* sp.); *Quilembaypollis* sp. muestra grandes similitudes con especies de *Dasyphyllum*, género Neotropical especialmente diverso en el sur de Brasil, en Chile se registran dos especies *D. diacanthoides* y *D. excelsa*; Rosaceae (*Psilatricolporites quenua*, *Psilatricolporites* sp.); Calyceraceae (*Psilatricolporites* sp.); Fabaceae (*Margocolporites* spp.; *Acaciapollenites* sp.); Malpighiaceae (*Perisyncolporites pokornyii*); Sapotaceae (*Sapotaceodaepollenites rotundus*) y Tiliaceae-Bombacaceae (*Intratiporopollenites*) entre las más significativas. Este es el primer registro fósil en Chile de la familia Calyceraceae y de la subfamilia Barnadesioideae (Asteraceae), clados endémicos sudamericanos y hasta ahora solo documentados como fósiles en Argentina (Palazzesi et al. 2009, 2010).

El análisis de correspondencia sin tendencia se efectuó con la exclusión de la muestra 6 ya que solo se contabilizaron 89 morfotaxones de esporas y polen. Los dos

primeros ejes del análisis de correspondencia sin tendencia aportan con el 44.9 % de la varianza total de las especies. La Fig. 5 muestra la disposición de cada una de las muestras de la Formación Navidad en función de los promedios ponderados de las morfoespecies recuperadas. La separación entre muestras no es clara, sin embargo se pueden hacer algunas interpretaciones. Destaca en el análisis la presencia de asociaciones de Pteridophyta y Misodendraceae (taxón epifítico asociado a bosques de *Nothofagus*) en las localidades de Goterones (M2, M3); mientras que Chenopodiaceae, Anacardiaceae, Sapotaceae, Gunneraceae y Podocarpaceae, se asocian a la localidad de Punta Perro (M4). La muestra de Punta Alta (M5) se distingue del resto por la presencia de taxones relacionado a Myrtaceae y Nothofagaceae. Notable es la presencia de *Nothofagus* junto a taxones que no se encuentran representados en la flora de Chile hoy en día como Tiliaceae/Bombacaceae. Finalmente la muestra de Punta Toro (M1) se corresponde con taxones asociados a Nothofagaceae (subgénero *Nothofagus*), Proteaceae (género *Lomatia*) junto con Malpighiaceae.

El análisis de conglomerados (Fig. 6), asocia ambas muestras de Goterones –M2, M3– (distancia euclídeana de 0.35); a este grupo se le asocia la localidad de Punta Perro –M4– (distancia 0.61); luego Punta alta –M5– (distancia 0.93) y finalmente Punta Toro –M1– a una distancia euclídeana de 1.1.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Tipos de vegetación y paleoclima

La reconstrucción de la vegetación sobre la base de asociaciones esporopolínicas fósiles es aproximada ya que muestras individuales solo representan un registro parcial de la flora de origen. Por otra parte, en muy pocas ocasiones el polen fósil disperso puede ser referido a taxones actuales con una precisión mayor que la genérica, y por lo común solo a nivel de familia. Este bajo nivel de resolución taxonómica a veces causa dificultades para reconstruir la vegetación y/o determinar sus requerimientos paleoecológicos, ya que un género y/o familia pueden incluir taxones con

amplio rango de requerimientos ecológicos y diferentes formas de vida. Sin embargo, teniendo en cuenta estas limitaciones, que en parte son inherentes a todo el registro fósil, las asociaciones esporopolínicas son una de las herramientas más eficaces para determinar la composición y estructura general de las comunidades vegetales productoras, a la vez que constituyen un excelente complemento de los microfósiles.

En el caso particular de la Fm. Navidad, el registro palinológico es bastante coincidente con el registro paleobotánico previo, gran parte de las familias reconocidas por improntas de hojas fueron identificadas en el presente análisis, a excepción de las Lauraceae, Thymelaeaceae, Melastomataceae, Loganiaceae = Desfontaineaceae, Gesneriaceae y Cunoniaceae. Las primeras, sin embargo, presentan polen muy lábil que difícilmente se preserva en el registro fósil, y las otras tienen tipos polínicos con morfologías muy generalizadas que hacen difícil su identificación en asociaciones de polen disperso. A las familias reconocidas por el registro paleobotánico se agregan Asteraceae, Poaceae, Tiliaceae/Bombaceae, Sapotaceae, Calyceraceae, entre las más significativas.

Las asociaciones palinológicas recuperadas de la Fm. Navidad sugieren para los niveles analizados, un ambiente de marisma litoral o pantano costero con escasa influencia marina. Esta interpretación surge de la baja representación de los componentes marinos, tanto en número de individuos cuanto en diversidad específica, y la magnitud del aporte continental con abundantes leños, cutículas, esporas e hifas de hongos, algas de agua dulce y demás elementos de origen terrestre. Sin embargo, la presencia de otros fósiles indicativos de un ambiente marino abierto (Suárez et al. 2006, Finger et al. 2007, Encinas et al. 2008) en la mayor parte de las capas muestreadas en este estudio, podría indicar, de manera alternativa, que los palinomorfos fueron transportados a un ambiente más profundo. Habría prevalecido una vegetación de bosque, de considerable diversidad, con participación de elementos australes como Podocarpaceae y Araucariaceae, junto con Myrtaceae y Proteaceae y componentes neotropicales como Malpighiaceae, Sapotaceae, Tiliaceae/Bombacaceae. El sotobosque habría

estado dominado por helechos, algunos de ellos arborescentes como las Cyatheaceae y angiospermas herbáceas como Gunneraceae y Onagraceae. Las Nothofagaceae no habrían sido un componente dominante de la flora, o al menos se habrían desarrollado a cierta distancia de la cuenca de depositación. Esta interpretación resulta de las bajas frecuencias relativas observadas en la Fm. Navidad que contrasta con la alta productividad polínica de la familia. En áreas marginales de los bosques podrían haberse desarrollado formaciones esclerófilas con participación de Anacardiaceae y Fabaceae y en zonas costeras sobre suelos áridos y salobres Calyceraceae y Chenopodiaceae.

Estas comunidades vegetales se habrían desarrollado bajo condiciones de clima subtropical, cálido y húmedo. Los grupos florísticos dominantes en la asociación (Podocarpaceae, Araucariaceae, Nothofagaceae) actualmente se desarrollan bajo condiciones de alta humedad. Estos requerimientos también se sustentan por la abundancia de helechos, de angiospermas hidrófitas como las Sparganiaceae y la gran abundancia de esporas de hongos. Por otro lado, la presencia de Malpighiaceae, Arecaceae, Sapotaceae, Anacardiaceae, Myrtaceae, y, en algunos niveles la abundancia de Chloranthaceae y Cyatheaceae, todas familias de reconocido carácter megatérmico, sugieren un clima lo suficientemente benigno como para permitir su desarrollo. En el mismo sentido, los tipos morfológicos de Podocarpaceae aquí reconocidos y sus abundancias relativas también apoyarían esta interpretación paleoclimática. *Lygistepollenites florinii*, abundante en las asociaciones de Navidad, es afín al género actual *Dacrydium*, que alcanza su máxima diversidad en los bosques tropicales de Nueva Guinea (Truswell & Macphail 2009); en cambio, *Microchrydites antarcticus* y *Pyllocladidites mawsonii*, afines a especies actuales de requerimientos fríos (*Microcahrys tetragona* y *Lagarostrobos franklinii* respectivamente), son muy escasos. Estos resultados serían coincidentes con el bosquejo paleoclimático inferido para la megaflore de Goterones; donde las estimaciones de paleotemperaturas a partir de estudios de fisionomía foliar sugieren una temperatura media anual de entre 15.6 ± 2.1 y 16.9 ± 2.1 (Hinojosa 2005, Hinojosa & Villagrán 2005)

Los análisis de correspondencia y de conglomerados, utilizados para intentar mayores precisiones y establecer relaciones entre las muestras estudiadas sugieren que las asociaciones de la localidad de Goterones (M2, M3) corresponderían a una comunidad de bosque húmedo, con *Nothofagus* asociado a *Misodendron*, y un sotobosque dominado por helechos. Troncoso (1991) documenta en estas mismas capas macrorrestos de *Nothofagus* asociados a Araucariaceae, Podocarpaceae, Myrtaceae y Melastomataceae. Todos estos grupos, salvo Melastomataceae, se encuentran representados en el registro polínico. De acuerdo al análisis de agrupamiento, la muestra de Punta Perro (M4) se asocia con las provenientes de Goterones. En esta localidad se destacan la presencia de Chenopodiaceae, junto a elementos Neotropicales como Sapotaceae y Anacardiaceae. Meón et al. (1994)¹, reconocieron en una muestra de Punta Perros altas frecuencias de Chenopodiaceae (85 %), que interpretaron como indicativas de condiciones de aridez. El presente análisis si bien registra Chenopodiaceae y Anacardiaceae, estos tipos polínicos se encuentran en muy bajas proporciones y su presencia se considera más vinculada al desarrollo de comunidades litorales que al establecimiento de condiciones paleoclimáticas áridas. Esta interpretación se sustenta en la asociación acompañante y en particular en la presencia de Sapotaceae. Esta familia de distribución pantropical, en Chile se encuentra representada por la especie *Pouteria splendens*, restringida a la costa de Chile centro-norte, desarrollándose bajo condiciones de neblina costera.

La siguiente asociación en el análisis de agrupamiento corresponde a Punta Alta (M5), que también representaría una asociación forestal con *Nothofagus*, asociado a Myrtaceae y familias tropicales como Tiliaceae/Bombacaceae. Finalmente, la localidad Punta Toro (M1), también correspondería a una asociación forestal con *Nothofagus* (subgénero *Nothofagus*), Proteaceae (afines a *Lomatia*) y Malpighiaceae. Esta última familia pantropical también es registrada por Troncoso (1991) para la localidad de Goterones. Probablemente, la distinción de Punta Toro en los análisis de correspondencia y de conglomerado puede ser un artefacto del menor número de granos de polen presente en la muestra.

En resumen, los resultados alcanzados desde el punto de vista palinológico confirmarían la presencia de Paleofloras Mixtas para el Mioceno de Chile central, originalmente propuesta por Troncoso (1991), y también los modelos paleovegetacionales planteados para el Neogeno de Chile central (Hinojosa 2005, Hinojosa et al 2006); se destaca el primer registro de taxones endémicos de las familias Calyceraceae y –Barnadesioideae– Asteraceae para la palinoflora del país.

Inferencias temporales

La información palinológica disponible hasta el momento no permite efectuar inferencias temporales precisas, por un lado debido al escaso número de muestras fértiles que se obtuvieron en este estudio y por otro por la falta de análisis palinológicos de detalle en el Neógeno de Chile que puedan utilizarse de referencia.

Tanto a partir del análisis de los biocrones cuanto a las afinidades con otras asociaciones fósiles solo permitieron sostener una antigüedad neógena para los niveles analizados. La mayor parte de las especies identificadas en la Fm. Navidad tienen un biocrón amplio dentro del Cenozoico, aunque algunas familias de angiospermas tienen cierta utilidad como indicadores estratigráficos. En términos generales las familias Asteraceae y Poaceae tienen una distribución mundial neógena (Graham 1996, Jacobs et al. 1999) y en la Patagonia extra-andina, en particular, Asteraceae y Poaceae no son frecuentes con anterioridad al Oligoceno (Barreda et al. 2008). Además, la subfamilia Barnadesioideae (Asteraceae) y la familia Calyceraceae (presentes en la Fm. Navidad), grupos vegetales endémicos de Sudamérica, hasta el momento no tienen registros anteriores al Mioceno (Palazzesi et al. 2009, 2010).

La asociación en su conjunto presenta similitudes con otras reconocidas en el Mioceno Temprano de la Patagonia extra-andina, particularmente con la proveniente de la Fm. Chenque (Barreda 1996). No obstante, la extrapolación de los datos del sector argentino es problemática (especialmente a partir del Mioceno), ya que el ascenso andino, entre otros forzantes, habrían sido responsables de uno de los cambios fisonómicos más importantes

en las comunidades bióticas de la Patagonia extra-andina y que básicamente se vinculan con el progresivo reemplazo de comunidades de bosque húmedo todavía presente durante el Mioceno Temprano, por un bosque xerófilo más bajo y abierto hacia el Mioceno Tardío/Plioceno (Barreda et al. 2007).

En síntesis, las asociaciones palinológicas de la Formación Navidad permiten sustentar una antigüedad neógena para los niveles analizados.

AGRADECIMIENTOS: Los autores agradecen a Ken Finger por el estudio de foraminíferos de la Formación Navidad que permitieron ajustar la edad de los niveles portadores de palinomorfos y a los revisores del trabajo por sus valiosos comentarios. A Encinas fue financiado por el Proyecto Fondecyt 1010691, el Programa MECE Educación Superior UCH0010 y la Beca PG/50/02 del Departamento de Postgrado y Postítulo-Universidad de Chile. F. Hinojosa agradece a FONDECYT 1060041 y 1090339 (CONICYT), a los proyectos P05-002; PFB-23 de la Iniciativa Científica Milenio (Mideplan).

LITERATURA CITADA

- BARREDA VD (1996) Bioestratigrafía de polen y esporas de la Formación Chenque, Oligoceno tardío?-Mioceno de las provincias de Chubut y Santa Cruz, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 33: 35-56.
- BARREDA VD, LM ANZÓTEGUI, AR PRIETO, P ACEÑOLAZA, M BIANCHI et al. (2007) Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 11 Ameghiniana 50 aniversario*: 173-191.
- BARREDA VD, MV GULER & L PALAZZESI (2008) Late Miocene palynological assemblages from Patagonia: Continental and marine evidence. En: Rabassa J (ed) *Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego*: 343-350. Elsevier, Amsterdam.
- CECIONI G (1978) Petroleum possibilities of the Darwin's Navidad Formation near Santiago, Chile. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 25: 3-28.
- DARWIN C (1846) Geological observations on South America. Being the third part the geology of the voyage of the Beagle, under command of Capt. Fitzroy, R.N. during the years 1832 to 1836. Smith, Elder and Co., London.
- ENCINAS A, F HERVÉ, R VILLA-MARTÍNEZ, SN NIELSEN, KL FINGER et al. (2006) Finding of a Holocene marine layer in Algarrobo (33°22' S), central Chile. Implications for coastal uplift. *Revista Geológica de Chile* 33: 339-345.
- ENCINAS A, KL FINGER, SN NIELSEN, A LAVENU, LA BUATOIS et al. (2008) Rapid and major coastal subsidence during the late Miocene in south-central Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 25: 157-175.
- FELDMANN RM, CE SCHWEITZER & A ENCINAS (2005) New decapods from the Navidad Formation (Miocene) of Chile. *Journal of Crustacean Biology* 25: 427-449.
- FINGER KL, SN NIELSEN, TJ DEVRIES, A ENCINAS & DE PETERSON (2007) Paleontologic evidence for sedimentary displacement in Neogene Forearc Basins of Central Chile. *Palaios* 22: 3-16.
- FRASSINETTI D & V COVACEVICH (1984) Estudio del género *Glycymeris* da Costa, 1778 en el Terciario de Chile con descripción de dos nuevas especies (Mollusca: Bivalvia). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 40: 107-133.
- GRAHAM A (1996) A contribution to the geologic history of the Compositae. En: Hind DJN & HJ Beentje (eds) *Compositae systematics. Proceedings of the International Compositae Conference*: 123-140. Royal Botanical Gardens, 1994, Kew.
- HINOJOSA LF (2005) Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile* 32: 95-115.
- HINOJOSA LF & C VILLAGRÁN (2005) Did South American mixed paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217: 1-23.
- HINOJOSA LF, JJ ARMESTO & C VILLAGRÁN (2006) Are Chilean coastal forests pre-Pleistocene relicts? Evidence from foliar physiognomy, palaeoclimate, and phytogeography. *Journal of Biogeography* 33: 331-341.
- JACOBS BF, JD KINGSTON & LL JACOBS (1999) The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 590-643.
- MACPHAIL MK & DJ CANTRILL (2006) Age and implications of the Forest Bed, Falkland Islands, southwest Atlantic Ocean: Evidence from fossil pollen and spores. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 240: 602-629.
- MARTÍNEZ PARDO R & M VALENZUELA (1979) Discoastéridos de la Formación Navidad (emend. Etchard, 1973), en Punta Perro, Provincia de San Antonio, Chile. *Congreso Geológico Chileno* 2: 77-100.
- NIELSEN SN (2005) Cenozoic Strombidae, Aporrhaidae, and Struthiolariidae (Gastropoda, Stromboidea) from Chile: Their significance to biogeography of faunas and climate of the south-east Pacific. *Journal of Paleontology* 79: 1120-1130.
- OLIVERO EB, V BARREDA, S MARENSSI, S SANTILLANA & D MARTINIONI (1998) Estratigrafía, sedimentología y palinología de la Formación Sloggett (Paleogeno continental), Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 53: 504-516.
- OSORIO R (1978) Ostracoda from the Navidad Formation (Miocene), Chile. *Journal of the Faculty of Sciences, Hokkaido University* IV 18: 57-84.
- PALAZZESI L, V BARREDA & MC TELLERÍA (2009) Fossil pollen grains of Asteraceae from the Miocene of Patagonia: Barnadesioideae affinity. *Review of Palaeobotany and Palynology* 155: 83-88.
- PALAZZESI L, V BARREDA & MC TELLERÍA (2010) First fossil record of Calyceraceae (Asterales): Pollen evidence from southern South I. America. *Review of Palaeobotany and Palynology* 155: 83-88.
- PHILIPPI RA (1887) Los fósiles cuaternarios y terciarios de Chile. Brockhaus, Leipzig.
- SOWERBY GB (1846) Descriptions of Tertiary fossil shells from South America. En: Darwin C (ed) *Geological observations on South America*: 249-264. Being the third part the geology of the

- voyage of the Beagle, under command of Capt. Fitzroy, R.N. during the years 1832 to 1836. Smith, Elder Co., London.
- SUÁREZ ME, A ENCINAS & D WARD (2006) An Early Miocene elasmobranch fauna from the Navidad Formation, Central Chile, South America. *Cainozoic Research* 4: 3-18.
- TANAI T (1983) Phytogeographic and phylogenetic history of the genus *Nothofagus* Bl. (Fagaceae) in the southern hemisphere. *Journal Faculty of Science Hokkaido University, Ser. 4*, 21: 505-582.
- TAVERA J (1979) Estratigrafía y paleontología de la Formación Navidad, Provincia de Colchagua, Chile (lat 30°50'-34° S). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 36: 1-176.
- TRONCOSO A (1991) Paleomegaflores de la Formación Navidad, Miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 42: 131-168.
- TRONCOSO A & EJ ROMERO (1993) Consideraciones acerca de las coníferas del Mioceno de Chile central occidental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 44: 47-71.
- TRONCOSO A & A ENCINAS (2006) La tafoflora de cerro Centinela (Chile, VI Región): Vegetación y clima de Chile central a fines del Mioceno - comienzos del Plioceno. *Ameghiniana* 43: 171-180.
- TRUSWELL EM & MK MACPHAIL (2009). Polar forests on the edge of extinction: What does the fossil spore and pollen evidence from East Antarctica say? *Australian Systematic Botany* 22: 57-106.
- VILLAGRÁN C & LF HINOJOSA (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.
- VILLAGRÁN C & LF HINOJOSA (2005) Esquema biogeográfico de Chile. En: Llorente J & JJ Morrone (eds) *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*: 551-557. Ediciones de la UNAM, México DF.
- WOOD GD, AM GABRIEL & JC LAWSON (1996) Palynological techniques- processing and microscopy. En: Jansonius J & DC McGregor (eds) *Palynology: Principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation 1: 29-50.

Editor Asociado: Claudio Latorre

Recibido el 6 de octubre de 2010; aceptado el 12 de mayo de 2011

