



Universidad de Concepción  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas



## **Estudio taxonómico y paleoecológico de macrofloras del Triásico Tardío del centro sur de Chile**

Seminario de Título presentado a la  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Para optar al TÍTULO DE BIÓLOGO

**Luis Antonio Cid Hernández**



Concepción, Abril de 2023



Este Seminario de Título ha sido desarrollado en el Departamento de Botánica,  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

Prof. Guía

Dr. Eduardo Ruíz Ponce

---

Prof. Co-Guía

Dr. Philippe Moisan Tapia

---

Prof. Evaluadores

Dra. Glenda Fuentes Arce

---

Mg. Sylvia Palma Heldt

---

Prof. Coordinador Seminario de Título

Dr. Víctor Hernández Santander

---

Concepción, abril de 2024

## *AGRADECIMIENTOS*

Existe una lista interminable de personas a quienes agradecer, comenzando por mis amigas/os que han sido fundamental para sobrellevar todas las emociones que conlleva estudiar, siendo junto a ellas/os un lugar seguro, alegre, lleno de buenos consejos para no frustrarse , sino, para seguir enamorándose y apasionarse con lo que uno decidió estudiar. Además, estas amistades han formado la persona que soy hoy día enseñándome a crecer, explorar, imaginar y soñar con cariño en cada paso de mis etapas. Un ejemplo de esto, es el que hoy día este estudiando paleontología es gracias a una de esas buenas amistades y conversaciones que la vida me ha puesto en mi camino.

También, me gustaría escribirle un pequeño párrafo a mi familia, por sobre todo a mi madre Sonia Cid Paredes, que gracias a ella muchas cosas de las que he logrado he imaginado son proyección de su positividad, amabilidad, cariño, esfuerzo y sus efectivos abrazos cuando creo no ser capaz de lograr las mismas metas que me he puesto por delante. Solo me queda decirte gracias por todo, por ser quien me ha enseñado a ser una buena persona y que ayudar a los que quieres es fundamental para adentrarte en el mundo con una mirada que ilumina y alegra a los demás.

Cómo último, quiero escribir un párrafo para los/as científicos/as, en especial para los/as paleontólogos/as del futuro o que están en formación: El elegir una carrera no conocida por la ciudadanía dificulta el estudiarla, pero, eso también demuestra la pasión con la que estudiamos, nos esforzamos y amamos lo que hacemos. Es por esto, que la persona quien escribe este párrafo, nacido en un pueblo al sur de Chile, que solo se fue a estudiar Biología con una sueño ha logrado cosas maravillosas a su corta edad y que anhela saber las maravillosas cosas que la vida tiene para uno. Es por esto colegas, que nos vemos en el futuro en algún terreno, congreso o conversación en algún evento, que sus sueños se hagan realidad y que en el paso del tiempo su niñez interna salga a la luz mostrando lo hermoso que es cuando la expresamos.

## INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	4
INDICE.....	5
INDICE DE FIGURAS .....	7
INDICE DE TABLAS.....	9
RESUMEN .....	11
ABSTRACT .....	12
INTRODUCCION.....	13
Contexto geológico.....	16
Objetivos y pregunta de investigación.....	21
Objetivo general: .....	22
Objetivos específicos .....	22
Pregunta de investigación e hipótesis.....	23
Hipótesis I:.....	23
Hipótesis II: .....	23
Hipótesis III:.....	23
METODOLOGÍA.....	23
Área de estudio .....	24
Material estudiado .....	25
Análisis del material paleobotánico.....	26
Análisis de similitud. ....	27
Determinación de las interacciones Planta-Insecto .....	28

RESULTADOS .....	29
Sisitemática Paleobotánica . .....	29
Comparación de la macroflora descrita en la literatura de formaciones y localidad de Chile datadas en el Triásico con las localidades estudiadas en este trabajo (Estratos Cajón Troncoso y formaciones Panguipulli y Llafquentué-Huimpil).....	55
Biocronología . .....	61
Interacción paleoecológicas: Planta-Insecto .....	62
DISCUSION.....	70
CONCLUSION .....	73
ANEXO .....	75
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....	77

## INDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** *Expansión de herbívoría 3.* Ilustración de la distribución de grupos de alimentación funcional dentro de biotas específicas (lado izquierdo), en plantas hospederas (lado derecho) y en el centro observamos los insectos herbívoros que se vinculan con las asociaciones básicas (= grupos de alimentación funcional) con plantas hospedadoras dentro de cada intervalo de tiempo. Esta ilustración esta datada desde el Triásico Medio hasta el Reciente y la flecha indica la biota asociativa para esta fase de expansión 3. El recuadro en rojo indica el periodo de tiempo que se estudió en este trabajo (Triásico tardío). ..... 15
- Figura 2.** Mapa geológico preliminar del área del Cajón Troncoso y se encuentra delimitado los Estratos Cajón Troncoso con un cuadrado de color rojo. Extraída de Troncoso & Herbst, 2000..... 16
- Figura 3.** Mapa de ubicación Formación Llafquentué-Huimpil y su columna estratificada (Modificada de Troncoso *et al.*, 2004). ..... 17
- Figura 4.** Mapa de la ubicación de la localidad de muestreo en la 10° región de Chile, donde en el cuadrado de color rojo la ubicación de la Formación Panguipulli. (Modificado de Herbst *et al.*, 2005)..... 19
- Figura 5.** Columnas estratigráficas de Punta Peters (Lago Panguipulli) y Licán Ray (Lago Calafquén). (Extraída de Zavattieri *et al.*, 2003)..... 21
- Figura 6.** Mapa de Chile con sus regiones respectivas. En color verde las tres regiones donde se encuentran las unidades geológicas en estudio: Región del Maule (Estratos Cajón Troncoso), Región de la Araucanía (Formación Llafquentué-Huimpil) y Región de los Lagos (Formación. Panguipulli). ..... 25
- Figura 7.** A, B- *Dictyophyllum* sp. FLFH-15. C- *Linguifolium* cf. *lillieanum*. FLFH-10. D, E- *Linguifolium* cf. *lillieanum*. FLFH-17. Escala: 1 cm..... 34

<b>Figura 8.</b> A- <i>Kurtziana</i> sp. FLFH-19. B- <i>Cladophlebis</i> sp. FLFH- 18. C- <i>Cladophlebis</i> sp. FP- 07. D- <i>Cladophlebis</i> sp. FP- 08. E- <i>Asterotheca</i> sp. FLFH- 07. F, G- <i>Asterotheca</i> sp. FLFH- 23. H- <i>Spiropteris</i> sp. SNGM-273. I- <i>Dicroidium odontopteroides</i> . FCT- 03. J- <i>Dicroidium odontopteroides</i> . FCT- 08. Escala: 1 cm.....	48
<b>Figura 9.</b> A- <i>Taeniopteris</i> cf. <i>parvilocus</i> . FLFH-07. B- <i>Taeniopteris</i> cf. <i>parvilocus</i> . FLFH-09. C- <i>Neocalamites</i> sp. FLFH-09. D- <i>Neocalamites</i> sp. NI-45. E- <i>Heidiphyllum</i> cf. <i>minutifolium</i> . FLFH-15. F, G. <i>Heidiphyllum</i> cf. <i>elongatum</i> . NI-09. H. <i>Pterophyllum</i> sp. FLFH-24. Escala: 1 cm.....	55
<b>Figura 10.</b> Cluster de similitud entre las macrofloras presentes en 8 localidades del norte, centro y sur de Chile, con su valor de significancia en cada rama del dendrograma. ....	59
<b>Figura 11.</b> A, F- <i>Linguifolium</i> sp. (Agalla, DT S/I). NI-07. B, C- <i>Linguifolium</i> sp. (Perforación y succión, DT53). NI-06. D- <i>Linguifolium</i> cf. <i>lillieanum</i> (Perforación, DT S/I). NI-26. E- <i>Linguifolium</i> sp. (Agalla, DT S/I). NI-13. G, H- ¿ <i>Kurtziana</i> sp.? (Ovoposición, DT76). NI-08. Escala: 1 cm.....	66
<b>Figura 12.</b> A, B- <i>Dictyophyllum tenuifolium</i> (Multiples agallas, DT32). SNGM-214. C, D- <i>Dicroidium</i> sp. (Alimentación externa del follaje: Margen, DT81). SNGM-262. Escala: 1 cm.....	67
<b>Figura 13.</b> A, B- <i>Pseudoctenis multilineata</i> (Perforación y succión, DT132). SGOPb-1748. C, D- <i>Chansithea Asterotheca Rinquifolium</i> (Perforación y Succión, DT46). SGOPb-585. E- <i>Rochipteris</i> sp. (Minería de hojas, DT39). SGOPb-2013. F, G- <i>Dictyophyllum tenuifolium</i> (Perforación y succión, DT53). SGOPb-1939. H, I- <i>Dictyophyllum tenuifolium</i> (Minería de hojas y ovoposición, DT39, DT101). SGOPb-1942. Escala: 1 cm. ....	68
<b>Figura 14.</b> A. B- <i>Linguifolium</i> cf. <i>lillieanum</i> (Alimentación externa del follaje: Margen, DT12). FLFH- 10. D, E- <i>Linguifolium</i> cf. <i>lillieanum</i> (Agalla, DT S/I). FLFH-17. Escala: 1 cm.....	69
<b>Figura 15.</b> Matriz de distancia ocupada para la realización de cluster de similitud.....	76

## INDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Caracteres importantes para describir y clasificar flora entre sus órdenes, familias, géneros y especies (Maurillo, 1988; Smith, <i>et al.</i> , 2006; Arantes <i>et al.</i> , 2008; Rodríguez <i>et al.</i> , 2021). .....	75
<b>Tabla 2.</b> Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género <i>Neocalamites</i> sp.....	30
<b>Tabla 3.</b> Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género <i>Dictyophyllum</i> sp.....	32
<b>Tabla 4.</b> Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género <i>Asterotheca</i> sp.. .....	35
<b>Tabla 5.</b> Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género <i>Cladophlebis</i> sp.....	38
<b>Tabla 6.</b> Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género <i>Dicroidium</i> sp.....	41
<b>Tabla 7.</b> Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género <i>Pterophyllum</i> sp.....	43
<b>Tabla 8.</b> Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género <i>Kurtziana</i> sp.....	45
<b>Tabla 9.</b> Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género <i>Linguifolium</i> sp.....	49
<b>Tabla 10.</b> Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género <i>Taeniopteris</i> sp.....	51
<b>Tabla 11.</b> Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género <i>Heidiphyllum</i> sp.....	53
<b>Tabla 12.</b> Comparación de los taxones presentes en las formaciones y localidad de estudio (Cajón Troncoso y formaciones Llafquentué-Huimpil y Panguipulli) con otras formaciones de Chile datadas en el Triásico.....	56
<b>Tabla 13.</b> Biocronología de los taxones en estudio para estimar la edad relativa. ....	61

**Tabla 14.** Tipos de interacciones observadas en muestras de las tres localidades en estudio.....62

## *RESUMEN*

En este estudio se da a conocer la composición taxonómica de las macrofloras fósiles de tres unidades geológicas del Triásico Superior: Estratos del Cajón Troncoso (Región del Maule), Formación Llafquentué-Huimpil (Región de la Araucanía) y Formación Panguipulli (Región de los Lagos) ubicadas entre las latitudes 36° S y 39° S. Además, se realizaron interpretaciones paleoecológicas a través de análisis cualitativo evidenciando interacciones planta-insecto (herbivoría y oviposiciones) e inferencias paleoclimáticas, analizando la composición paleoflorística. Estas interpretaciones serán contrastadas comparando estas floras con otras formaciones coetáneas de regiones del Gondwana.

Para la realización de este trabajo se estudiaron ejemplares depositados en las colecciones de tres instituciones chilenas: Universidad Andrés Bello, Servicio Nacional de Minería y Geología y Museo Nacional de Historia Natural, en las cuales existen variados y diversos helechos (*Astherotheca*, *Dicroidium*, *Dictyophyllum*, *Cladophlebis*), coníferas (*Heidiphyllum*), entre otros grupos. Con este estudio se pretende aportar al conocimiento paleobotánico de flora que se desarrolló en latitudes medias en el margen sudoccidental de Gondwana.

**Palabras claves:** Paleoflora, Gondwana, afloramientos del Triásico de Chile

## *ABSTRACT*

In this study, the taxonomic composition of fossil macroflora from three Upper Triassic geological units is presented: Cajón Troncoso strata (Maule Region), Llafquentué-Huimpil formation (Araucanía Region) and Panguipulli formation (Los Lagos Region) located between 36°S and 39°S latitudes. In addition, paleoecological interpretations were made through qualitative analysis, evidencing plant-insect interactions (herbivory and ovipositions) and paleoclimatic inferences, analyzing the paleofloristic composition. These interpretations will be contrasted by comparing these floras with other coeval formations from Gondwana regions.

Specimens deposited in the collections of three Chilean institutions were studied: Universidad Andrés Bello, Servicio Nacional de Minería y Geología and Museo Nacional de Historia Natural, in which there are varied and diverse ferns (*Asterotheca*, *Dicroidium*, *Dictyophyllum*, *Cladophlebis*), conifers (*Heidiphyllum*), among other groups. This study aims to contribute to the paleobotanical knowledge of the flora that developed in mid-latitudes in the southwestern margin of Gondwana.

**Key words:** Paleoflora, Gondwana, Triassic outcrops in Chile

## INTRODUCCION

El Triásico fue un periodo geológico importante para la diversificación y recambio florístico terrestre, esto a causa de uno de los mayores eventos de extinción masiva de la Tierra, que ocurrió a finales del Pérmico (252 millones de años), conocido como la extinción del Pérmico-Triásico (e.g., Kustatscher *et al.*, 2018; Mancuso *et al.*, 2021; Padernera *et al.*, 2022) lo cual, estuvo acompañado de eventos geológicos como, el inicio de la separación del gran continente de Pangea en Gondwana y Laurasia a finales del Triásico e inicios del Jurásico; eventos climáticos, donde la Tierra experimentó condiciones climáticas similares a las de efecto invernadero, pasando de climas áridos-semiáridos a ambientes subhúmedos con lluvias invernales en varias regiones de Gondwana y esto generó una ausencia de casquetes polares y glaciaciones (Kerp *et al.*, 2020; Mancuso *et al.*, 2021); y eventos biológicos, como, la radiación de insectos holometábolos (eg., Orden Diptera y Familia Tipulidae) e insectos hemimetábolos (eg., Orden Plecoptera), aparecen los primeros mamíferos (Cynodontes), cocodrilos, tortugas y es el comienzo del linaje de los grandes dinosaurios (Gallego, 1997; Haller, 2002; Bonaparte, 2014; Desojo *et al.*, 2021). Con relación a las especies vegetales en el Triásico hubo un recambio florístico, pasando de estar dominada por *Glossopteris* en el Pérmico a *Dicroidium* en el Triásico Temprano-Tardío (Kustatscher *et al.*, 2018; Moisan, 2023). Otros elementos florísticos importantes que diversificaron en este periodo son la presencia de cicadofitas (e.g., *Pterophyllum*, *Pseudoctenis*), ginkgófitas (e.g., *Ginkgoites*, *Baiera*, *Sphenobaiera*), helechos con semilla (e.g., *Dicroidium*), varias familias modernas de helechos y coníferas (e.g., *Heidiphyllum*), siendo estos taxones muy extendidos y representativos en las floras triásicas de Gondwana (Kerp *et al.*, 2020).

Al existir una radiación de insectos y un recambio de la macroflora, también se registra diversificación y cambio de una amplia gama de interacciones durante el Triásico Medio a Tardío. Esta gama de interacciones (tipos de alimentación y daños) son evidenciados en el registro fósil y se encuentran preservados en estructuras como, las hojas, frondas, semillas y madera (e.g., Labandeira, 2006; Horn *et al.*, 2011). En el Silúrico los artrópodos eran principalmente detritívoros cambiando en el Carbonífero a herbivoria, lo cual, tendría un papel importante en la alimentación de este grupo y a su vez, produciría que el tejido de las

plantas en respuesta formara agallas ante la presencia de insectos o ácaros (parásitos). Posteriormente entre el Carbonífero-Pérmico se hace común la alimentación del mesofilo de las hojas (trazas de minado) por larvas de insectos (Coleóptera, Díptera, Himenóptera y Lepidóptera) y finalmente, en el Triásico se puede registrar un hábito más fitófago (Genise, 1999; Gallego *et al.*, 2003; Horn *et al.*, 2011). Además, las plantas actuaron como sitios donde los insectos depositaban sus huevos y, en consecuencia, el tejido de la planta en respuesta originó estructuras características como cicatrices (Horn *et al.*, 2011).

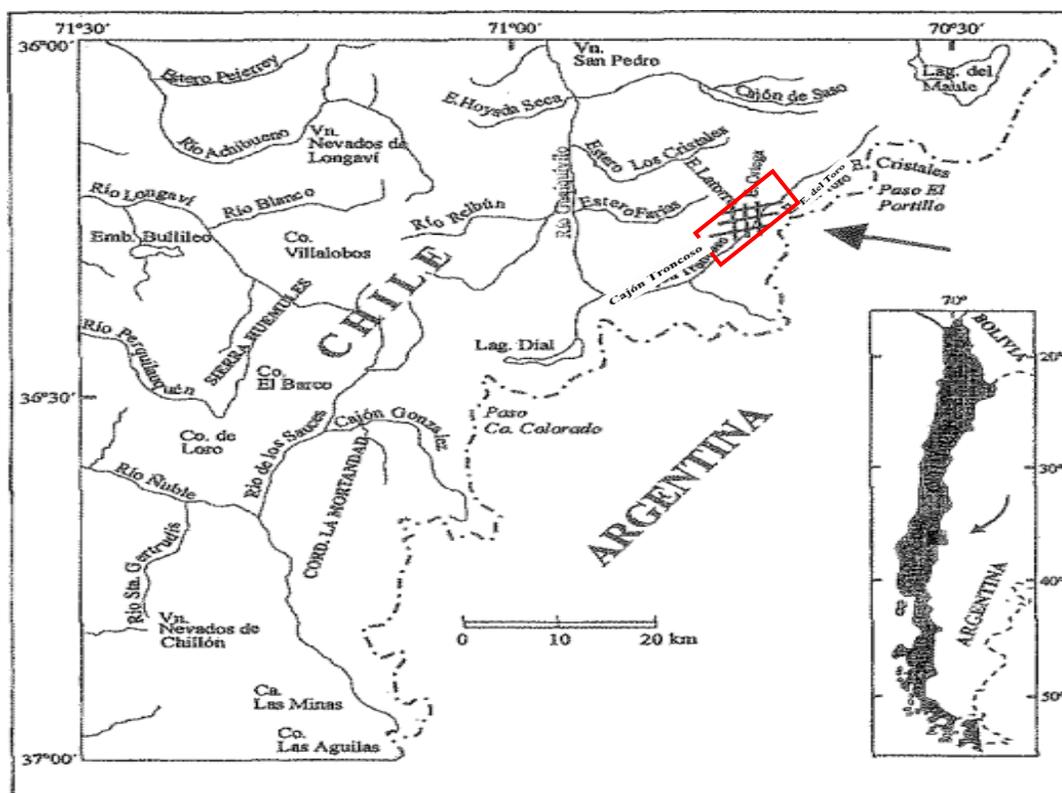
Hay varios estudios de este periodo que detallan y establecen los grupos de alimentación funcional de los artrópodos, situando los rasgos, adaptaciones alimentarias (e.g., aparatos bucales especializados) y también, las causas de diversas conductas de los insectos frente a estrategias físicas, químicas y morfológicas de las plantas ante la herbivoría (Genise, 1999; Peñalver *et al.*, 1999; Gallego *et al.*, 2003; Horn *et al.*, 2011; Kerp *et al.*, 2020). Uno de estos trabajos es el de Labandeira, (2006) enfocando su estudio en tres ejes principales. 1) Grupos de alimentación funcional o los tipos de alimentación, los cuales pueden ser: (a) alimentación externa del follaje, b) perforación y succión, c) perforación, d) minería de hojas, e) agallas, f) depredación de semillas y g) oviposición). 2) Las plantas que son hospederas y 3) La vinculación de las asociaciones básicas con las plantas hospederas en cada intervalo de tiempo (Labandeira, 2006; Labandeira *et al.*, 2007). También, hace alusión de la existencia de cuatro expansiones de herbívoros desde el Silúrico hasta el reciente, siendo la “expansión de herbivoría 3” datada desde el Triásico al reciente (Figura 1) la que nos interesará en este estudio. Estas asociaciones son muy diversas y antiguas en el registro fósil, apareciendo aproximadamente durante el Silúrico Superior (420 millones de años), siendo relevantes para entender la dinámica ecológica entre plantas e insectos en los ambientes terrestres, determinar los grupos de insectos y macroflora que han sobrevivido a múltiples extinciones masivas como, la Permo-Triásico, Triásico-Jurásico y Cretácico-Terciario, y además, comprender ¿por qué? y ¿cuáles? ordenes diversificaron luego de estos sucesos (Gallego *et al.*, 2003; Labandeira, 2006).



## Contexto geológico

### Estratos Cajón Troncoso

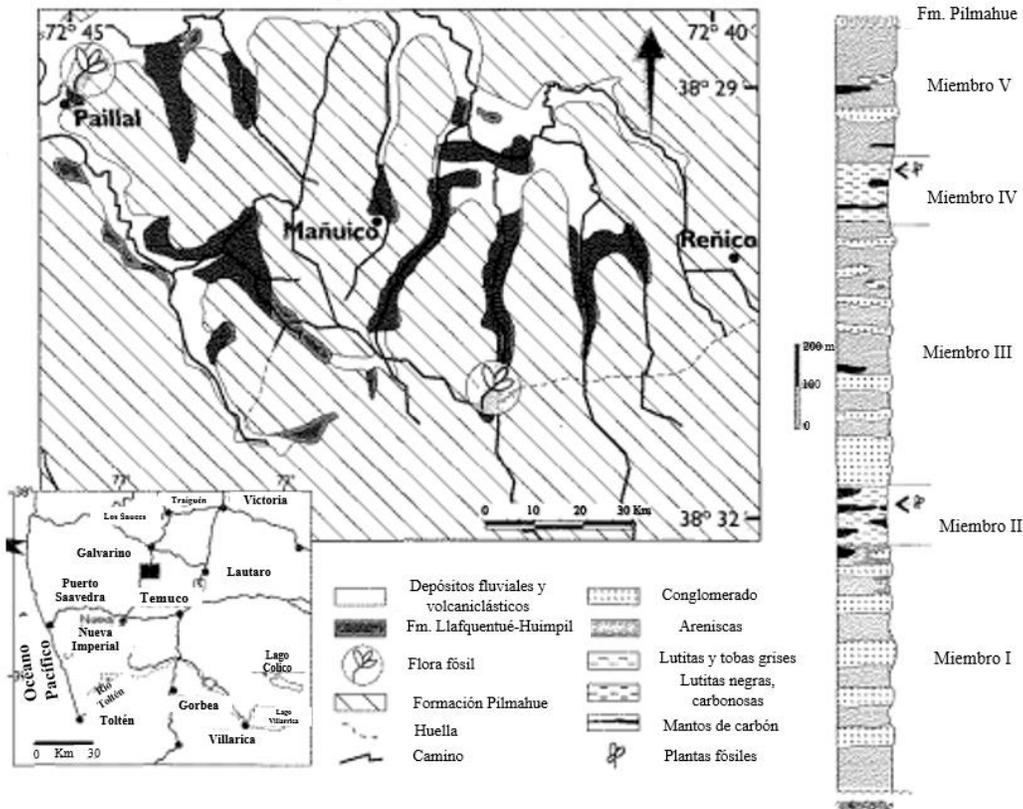
Los Estratos Cajón Troncoso ha sido una secuencia poco estudiada. El primer trabajo donde aparece su carta geológica fue realizado por Cornejo *et al.*, (1982) y posteriormente, Troncoso & Herbst, (2000) y Herbst & Gnaedinger, (2002) estudiaron los taxones de esta localidad (Moisan, 2023). Esta secuencia consiste en 150 m de lutita continental con una abundante flora fósil: *Asterotheca* sp., *Cladophlebis kurtzi*, *Cladophlebis* cf. *copiosa*, *Dictyophyllum tenuifolium*, *Pterophyllum azcaratei*, *Kurtziana cacheutensis* y *Linguifolium lillieanum* (Moisan, 2023), donde su data es posiblemente triásica y hacia su techo se puede observar una transición vítrea de composición riolítica (Cornejo *et al.*, 1982; Troncoso & Herbst, 2000). De esta unidad solo se reconoce su relación discordante bajo los Estratos del Toro (unidad informal con una datación del Jurásico), siendo los Estratos Cajón Troncoso la unidad más antigua que aflora en el área del Cajón Troncoso (Figura 2) y a su vez, esta localidad tiene una distribución reducida (Cornejo *et al.*, 1982).



**Figura 2.** Mapa geológico preliminar del área del Cajón Troncoso y se encuentra delimitado los Estratos Cajón Troncoso con un cuadrado de color rojo. Extraída de Troncoso & Herbst, 2000

### Formación Llafquentué-Huimpil

La Formación Llafquentué-Huimpil es una unidad sedimentaria, ubicada en las cercanías del borde oriental de la Cordillera de la Costa y al nor-noreste de la Ciudad de Temuco (Figura 3). Esta unidad se ha estudiado hace más de un siglo, siendo la primera vez en 1905 por Coevas y la denominación ha tenido varias modificaciones. En 1980 Parada & Moreno finalmente le otorgan el nombre de Formación Llafquentué-Huimpil y se le asigna una edad triásica, lo que significa que esta unidad se formó aproximadamente entre 251-201 Ma (Troncoso *et al.*, 2004). Sus afloramientos son limitados y se exponen de mejor manera en los lechos de los valles, en específico en los esteros Coyinhue, Huimpil y Nilpe (Troncoso *et al.*, 2004).



**Figura 3.** Mapa de ubicación Formación Llafquentué-Huimpil y su columna estratificada (Modificada de Troncoso *et al.*, 2004).

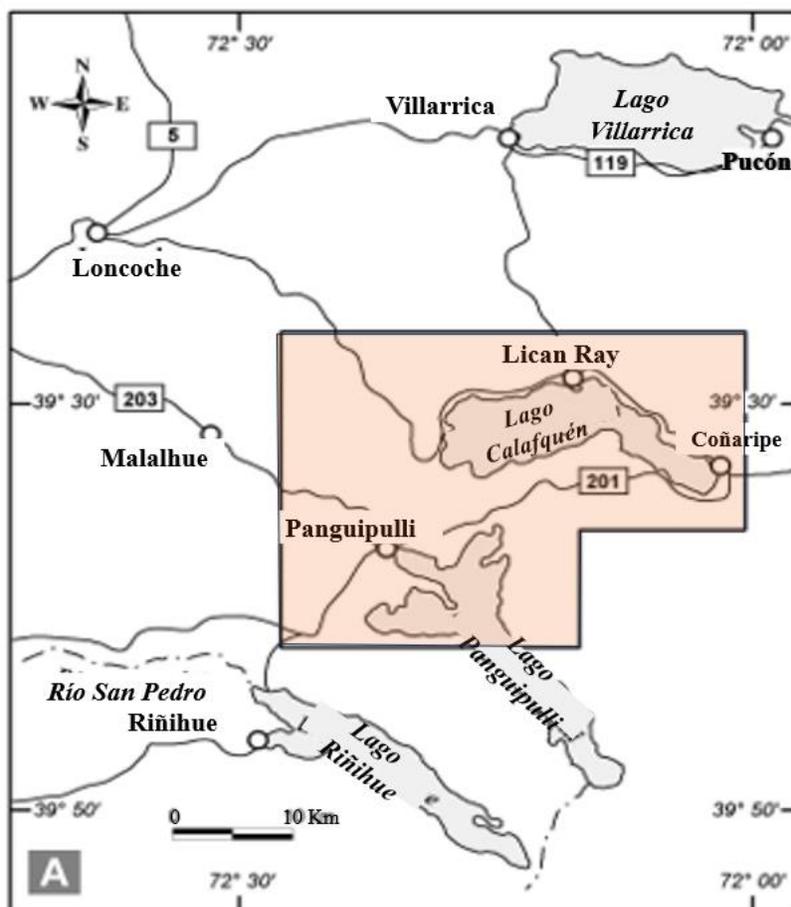
La potencia de la formación alcanza 1860 m y se divide en 5 miembros. Parada & Moreno, (1980) a su vez, describen principalmente dos litofacies: 1) litofacies arenosa-conglomerado que constituye a los miembros I, II y V, que corresponden a abanicos fluviales de alta energía, encontrándose cercanos a la fuente de origen de los materiales y 2) litofacies lutítica-carbonosa, en ambiente aluvial de baja energía, correspondiendo a una llanura de inundación, con ambiente de pantano donde se habrían formado carbones, representado por los miembros II-IV, y son los niveles con presencia de flora fósil, como, *Neocalamites* sp., *Gleichenites* sp., *Dicroidium odontopteroides*, *Taeniopteris parvilocus*, *Heidiphyllum elongatum*, *Cladophlebis* sp., *Dictyophyllum tenuifolium*, *Gleichenites*, *Chansitheca*, *Sphenobaiera*, entre otras, que fueron mencionados e identificados en los cuatro trabajos (Fritzsche, 1921; Hauser, 1970; Troncoso *et al.*, 2004 y Troncoso & Herbst, 2007) que se han realizado en esta localidad (Troncoso *et al.*, 2004; Moisan, 2023).

### **Formación Panguipulli**

La Formación Panguipulli fue descrita por primera por Tavera, (1971b) y Minato, (1977), sin embargo, cometieron un error en la identificación de los taxones y, por lo tanto, también, en la edad de la localidad. Posteriormente, Arrondo *et al.*, (1988) determinaron una edad Triásico para la Formación Panguipulli y se identificó nueva macroflora al igual que en el último trabajo realizado en el 2005 por Herbst y colaboradores (Moisan, 2023).

Esta unidad geológica se encuentra compuesta por rocas sedimentarias triásicas compuesta por areniscas, lutitas y conglomerados que afloran en las riberas de los lagos Riñihue; Calafquén y Panguipulli (Figura 4). Comprende sedimentitas con metamorfismo de bajo grado instruidas por plutones del Jurásico, Cretácico y Mioceno. La Formación Panguipulli se encuentra localmente cubierta por depósitos fluviales, deltaicos, abanicos aluviales y coluviales del Holoceno. además, se reconoce en los estratos las últimas dos glaciaciones que

afectaron a esta región, donde se pueden observar como evidencia, dinámicos glaciares (Morrenas) y materiales glaciofluviales del Pleistoceno (Herbst *et al.*, 2005).



**Figura 4.** Mapa de la ubicación de la localidad de muestreo en la 10ª región de Chile, donde en el cuadrado de color rojo la ubicación de la Formación Panguipulli. (Modificado de Herbst *et al.*, 2005).

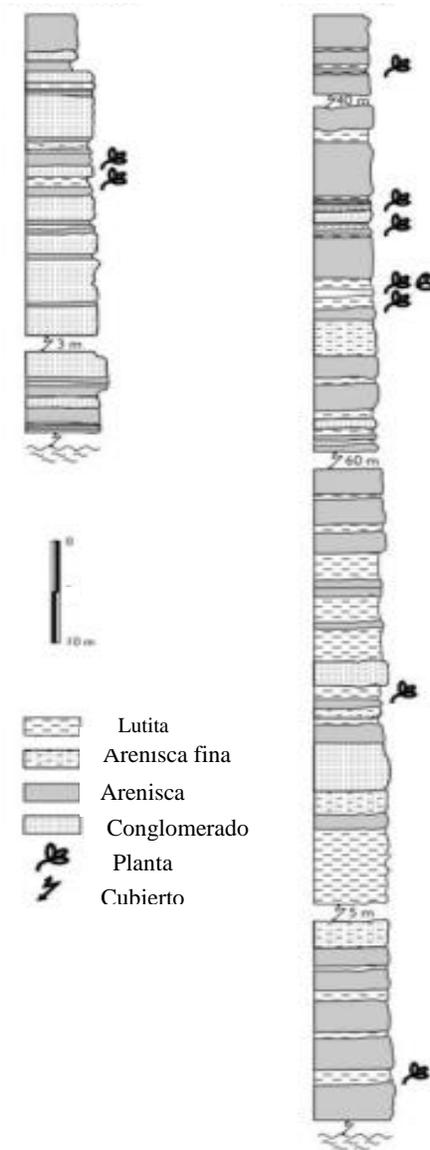
Esta localidad, presenta una secuencia de carácter rítmica (Figura 5), en parte turbidito-lacustre, que tiene una potencia aproximada de más de 800 m, donde se alternan por los bancos de areniscas de color gris a negro, de granulometría fina a gruesa, en partes conglomerádicas o bandeadas, lutitas negras que se intercalan a veces con areniscas finas, y niveles de conglomerados finos alternando con areniscas bandeadas, donde su base no se

encuentra expuesta (Zavattieri *et al.*, 2003). Las alternancias rítmicas de lutitas y areniscas corresponden a facies de abanico subacuático, inferior o distal, en zonas no canalizadas, y la otra facies de conglomerados corresponde a canales y pie de talud (Herbst *et al.*, 2005).

Las columnas estratigráficas parciales de la unidad, levantadas por Herbst *et al.*, (2005), en la ribera norte del Lago Panguipulli (Punta Peters) y en la ribera norte del Lago Calafquén, en las cercanías de la localidad de Licán Ray (Figura 5), las cuales presentan una abundante flora fósil, representada por los taxones “*Dicroidium*, *Cladophlebis*, *Gleichenites*, *Linguifolium*, *Pseudoctenis* y *Sphenobaiera*, en la primera, y taxones como, *Cladophlebis*, *Heidiphyllum*, *Lepidopteris*, *Neocalamites*, y *Rissikia* en la segunda” (Zavattieri *et al.*, 2003), y estas improntas de flora fósil se encuentran en distintos niveles de la columna, en capas de lutitas, indicando una edad Triásica Superior (230 Ma) (Zavattieri *et al.*, 2003; Herbst *et al.*, 2005).

Lago Panguipulli

Lago Calafquén



**Figura 5.** Columnas estratigráficas de Punta Peters (Lago Panguipulli) y Licán Ray (Lago Calafquén). (Extraída de Zavattieri *et al.*, 2003)

### Objetivos y pregunta de investigación

En Chile se encuentra un gran número de localidades fosilíferas datadas en el Triásico, representadas desde el norte al sur de este país (por ejemplo, Estratos Cajón Troncoso y las

formaciones Llafquentué-Huimpil y Panguipulli). Sin embargo, la cantidad de estudios sobre la sistemática y las interacciones planta-insecto hasta la fecha, son pocas (e.g., Troncoso & Herbst, 2000; Zavattieri *et al.*, 2003; Troncoso *et al.*, 2004; Herbst *et al.*, 2005; Moisan *et al.*, 2011; Moisan, 2023) y es por esto, que en esta contribución se pretende aportar al conocimiento, analizando la composición de la macroflora de tres unidades geológicas del Triásico Tardío pertenecientes a las siguientes unidades geológicas del centro-sur de Chile: Estratos Cajón Troncoso, formaciones Llafquentué-Huimpil y Panguipulli. Además, se realizarán interpretaciones paleoecológicas (interacciones planta-insecto) y paleoclimáticas para determinar en qué ambientes y condiciones se desarrollaba la paleoflora de hace ~201 Ma. Para la realización de este trabajo se estudiarán muestras de tres instituciones chilenas (Sernageomin, MNHN y UNAB), siendo esta última una colección con muestras recientemente recolectadas y sin previo estudio.

A continuación, basados en los antecedentes mencionados, se generan los siguientes objetivos, preguntas e hipótesis que serán respondidas en este trabajo.

### **Objetivo general:**

Estudiar la macroflora triásica para determinar composición y las interacciones planta-insecto en tres unidades sedimentarias del centro sur de Chile.

### **Objetivo específico**

1. Identificar y describir la macroflora de las secuencias (Estratos Cajón Troncoso y formaciones Panguipulli y Llafquentué-Huimpil) triásicas que afloran en Chile.
2. Determinar posibles afinidades florísticas en los tres sitios de estudio en base a la comparación de presencia de macroflora.
3. Determinar e identificar posibles evidencias de herbivoría en las muestras de las tres localidades en estudio.

## **Preguntas de investigación e hipótesis**

- 1- Dado el material recientemente colectado ¿existirá una afinidad en la macroflora entre las tres localidades en estudio?, y esta ¿tendrá una similitud con la composición paleoflorística que se ha descrito para otras localidades coetáneas de Gondwana?

**H1:** La macroflora de las unidades Llafquentué-Huimpil, Panguipulli y de los Estratos del Cajón Troncoso están dominadas por taxones que son típicos de la Flora de *Dicroidium* en Gondwana, por ejemplo, *Dicroidium Astherotheca* y *Gleichenites*, lo que implicaría una similitud en la composición paleoflorística con otras floras coetáneas de Gondwana.

**H2:** Las edades relativas de las secuencias en estudio, basado en los biocrones conocidos de los taxones aquí descritos indicarían una edad Triásico Superior, las cuales, serán similares con otras secuencias estratigráficas coetáneas de Chile y otras regiones del Gondwana. Además, comparten similitudes en la composición paleoflorística y paleoecológica.

- 2- Dado que en el Triásico existió una expansión de herbivoría ¿En esta macroflora habrá evidencia de daños por esta interacción? ¿Qué tipos de daños?

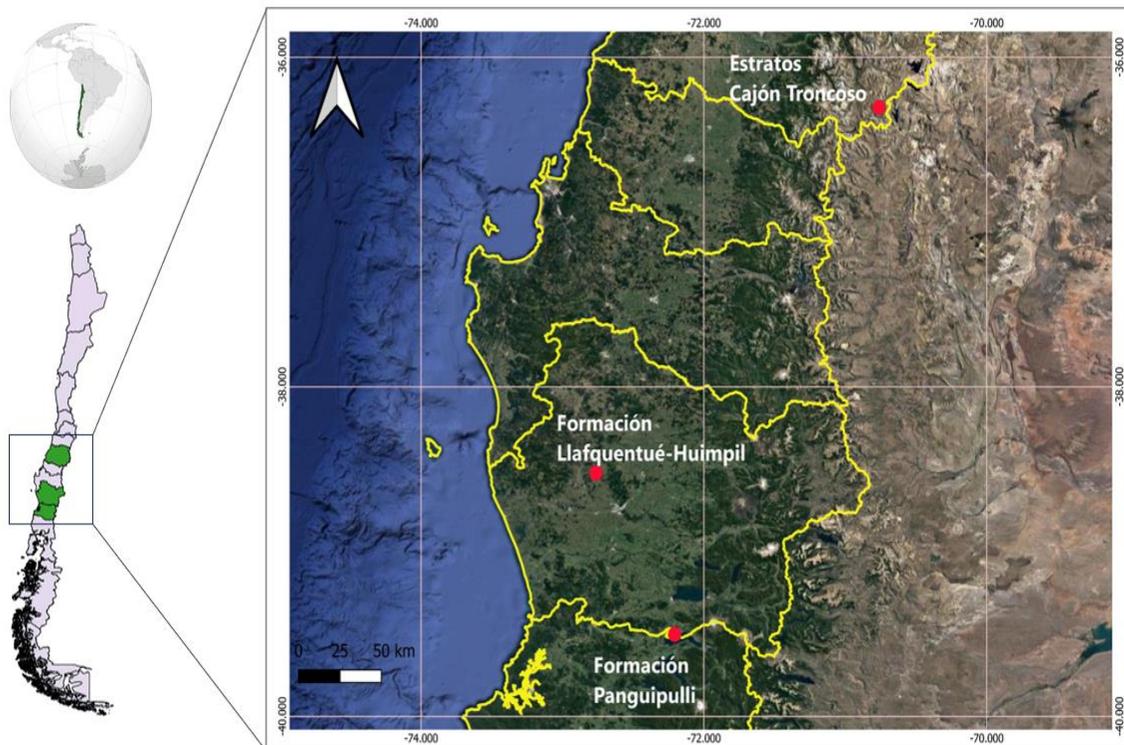
**H3:** Con relación a las interacciones paleoecológicas representadas en las tres secuencias datadas en el Triásico Tardío, se encontraran perforaciones semi-circulares como agallas, la cual nos indican interacciones con insectos.

## *METODOLOGÍA*

### Área de estudio

Los especímenes fueron recolectados en tres unidades geológicas de Chile: Estratos Cajón Troncoso Región del Maule (34°41' y 36°33' latitud sur), Formación Llafquentué-Huimpil Región de la Araucanía (37°35' y 39°37' latitud sur) y Formación Panguipulli en la Región de los Ríos (39°15' y 40°33' latitud sur) (Figura 6). Las muestras de los Estratos Cajón Troncoso fueron recolectadas por Cornejo *et al.*, (2000) y Muñoz & Niemeyer, (1984). Las muestras de la Formación Llafquentué-Huimpil fueron mencionadas por primera vez por Fritzsche, (1921) y los especímenes de la Formación Panguipulli se registraron por primera vez por Tavera, (1971) y Minato, (1977).

Actualmente, estas muestras se encuentran depositados en tres colecciones paleontológicas chilenas: Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), Universidad Andrés Bello (UNAB) y Servicio Nacional de Geología y Minería (Sernageomin).



**Figura 6.** Mapa de Chile con sus regiones respectivas. En color verde las tres regiones donde se encuentran las unidades geológicas en estudio: Región del Maule (Estratos Cajón Troncoso), Región de la Araucanía (Formación Llafquentué-Huimpil) y Región de los Lagos (Formación. Panguipulli).

## Material estudiado

Las muestras de la UNAB fueron recientemente recolectadas (entre el año 2017-2023) por Patricio Zambrano y Pablo Rossen en el marco de dos proyectos Fondecyt (11160329 y 1200428). Este material no ha sido estudiado con anterioridad y contiene un total de 70 muestras, donde 34 corresponde a impresiones de los Estratos Cajón Troncoso (código FCT 01-34), 25 muestra correspondes a la Formación Llafquentué-Huimpil (código FLFH 01-25) con 24 impresiones y 1 compresión (FLFH-25. A y FLFH-25. B) y; 9 correspondes a muestras de la Formación Panguipulli (código FP 01-09) con 8 impresiones y 1 compresión (FP-07. A y FP.08. B). Estos códigos son provisorios, ya que, corresponde a la primera vez que se estudian estas muestras.

En la colección de Sernageomin se estudiaron 48 muestras (impresiones foliares) asociadas a los Estratos Cajón Troncoso, registradas con el acrónimo de SNGM- (211-225, 239-254, 256, 257, 260-275 y una muestra sin código). Además, se detalla que 2 muestras (SNGM-258-259) publicadas en el trabajo de Troncoso & Herbst, (2000) no se consideraron porque el material se encontraba sin localización.

Por último, la colección del MNHN, alberga un total de 285 (283 impresiones y 2 compresiones), donde 126 están asociadas a la Formación Panguipulli (código SGOPb 1498, 1700-1702, 1705-1714, 1722-1730, 1735-1750, 1774, 1783-1838, 1842, 1843, 1845-1852, 1991, 1993 y siete muestras sin número (S/N)); y 106 corresponden a la Formación Llafquentué-Huimpil (código SGOPb 585-592, 657-669, 1962-1973, 1996-2020 y tres muestras sin código (S/N)). Además, se agregaron 53 especímenes que no se encontraban clasificados ni publicados hasta la fecha, asociados a la Formación Llafquentué-Huimpil y se les otorgó un código provisorio (NI-).

Todas las muestras anteriormente mencionadas, fueron revisadas y fotografiadas en sus respectivas colecciones paleontológicas. Además, los ejemplares de la Universidad Andrés Bello y el material del MNHN asociado al código NI- fueron descritos e identificados. Por último, en la colección de Sernageomin se revisó el material y, además, en este trabajo se describe un ejemplar (SNGM-273) que no fue mencionado en la publicación de Troncoso & Herbst, (2000).

### Análisis del material paleobotánico

La metodología para el análisis de los especímenes de las tres unidades geológicas consistirá en: i. examinación y documentación ii. descripción e identificación de impresiones de flora fósil, que en su mayoría son muestras sin presencia de materia orgánica.

- i. **Examinación y documentación:** Se midieron largo y ancho de estructuras morfológicas con ayuda de un piedemetro. Luego, se observaron bajo una lupa (Nikon Type 104) y un generador de luz (Nikon, NI-105) para visualizar interacciones planta-insecto y finalmente, se fotografiaron todos los especímenes de cada taxón con

una cámara (Iphone 11), sin embargo, solo se ilustran los mejores y más característicos ejemplares. Con un programa Photoshop (versión 2023- 24.6) se realizaron los ajustes como, brillo, contraste, entre otras características de las fotografías.

- ii. **Descripción e identificación:** Se agruparon impresiones de macroflora en taxones, los cuales tienen similitudes en: tipo y forma de la terminación de la fronda u hoja (vegetativo y fértil), disposición de pinnas y pínulas, forma del margen y ápice (Tabla 1) y el tipo de venación.

### Análisis de similitud

Para realizar este análisis se generó una matriz de datos, los cuales incluían ausencia o presencia de la macroflora de los taxones estudiados en las tres localidades. Además, se buscó estudios (Herbst, 2000; Leppe & Moisan, 2003; Gnaedinger & Herbst, 2004; Leppe *et al.*, 2006; Troncoso & Herbst, 2007; Moisan *et al.*, 2010; Herbst & Troncoso, 2012; Moisan, 2023) realizados en áreas geológicas coetáneas de Chile que estuvieran datadas en el Triásico. Estas áreas geológicas fueron elegidas por dos criterios (1) cantidad de estudios que se han realizado en Chile y (2) mayor número de taxones identificados. Las localidades elegidas fueron, dos de la zona norte (formaciones La Ternera y Quebrada del Salitre), una de la zona centro (Formación Estero la Higuera) y dos de la zona sur (formaciones Santa Juana y Tralcán).

Posteriormente, con esta matriz de datos se obtuvo una matriz de distancia, la cual fue ingresada al programa Rstudio generando un cluster o dendrograma, utilizando un índice de sorensen adaptado para ser usado en el package pvelust y, además, se encontró apoyado con un valor de significancia de las ramas del cluster. Este dendrograma tiene como finalidad agrupar unidades sedimentarias que tengan mayor relación entre sí.

## Determinación de las interacciones Planta-Insecto

Para las interacciones paleoecológicas nos basamos en la metodología propuesta por Labandeira *et al.*, (2007), ya que este trabajo acentúa las bases para el estudio de las interacciones planta-insecto. Este estudio se enfoca principalmente en 1) Grupos de alimentación funcional (FFG) y 2) Tipos de daños (DTs).

- 1- **Los grupos de alimentación funcional (FFG):** Cuando grupos de agentes externos se alimentan del follaje de una planta, estas tienen características singulares. Estas se dividen en siete: a) alimentación externa del follaje, b) perforación y succión, c) perforación, d) minería de hojas, e) agallas, f) depredación de semillas y g) oviposición.
- 2- **Los tipos de daños (DTs):** Son atributos causados por agentes externos, con características como, tamaño, forma, posición en el órgano de la planta, características estructurales internas, tipo y grado de desarrollo del tejido respuesta de la planta. Esta última característica será primordial para identificar cuando estamos en presencia de un tipo de daño o si es consecuencia de una mala manipulación de la muestra (Labandeira, 2006; Labandeira *et al.*, 2007).

Además, por el trabajo anteriormente mencionados, se sabe que hay una especialización en estos tipos de interacción entre los DT y FFG. Para poder clasificarlos se usó el trabajo denominado “Guía de tipos de daños por insectos (y otros) sobre fósiles vegetales comprimidos” realizado por Labandeira *et al.*, (2007), que corresponde a un atlas de imágenes y descripciones sobre los DTs y FFG en el registro fósil.

## *RESULTADOS*

### Sistemática Paleobotánica

Se identificaron y describieron 12 taxones, de los cuales, 6 corresponden a helechos pertenecientes a ordenes, como: Gleicheniales, Equisetales, Corystospermales, Osmundales y Marattiales. También, se describieron ejemplares de gimnospermas pertenecientes a ordenes, como: Cycadeoidales, Cycadales y Coniferales. Las descripciones de los taxones se desarrollan a continuación y, además, se compararon con trabajos previos con la finalidad de agrupar los ejemplares a niveles de géneros o especies.

**División:** Pteridophyta

**Clase:** Sphenopsida

**Orden:** Equisetales Tryon & Tryon, 1982

**Familia:** Apocalamitaceae Radczenko, 1957

**Género:** *Neocalamites* Halle, 1908

**Especie tipo:** *Neocalamites carrerei* (Zeiller) Halle, 1908

*Neocalamites* sp. (Figura 9. C-D)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 09. NI-45, 47, 49.

**Descripción.** Se dispone de pocos ejemplares, que corresponden a tallos articulados de 2 cm de largo y 0,5 cm de ancho, con un nodo de pequeño tamaño (0,5 cm de largo y menos de 0,1 cm de ancho), aunque, esta estructura es notoria en los ejemplares descritos. Además, se puede identificar cicatrices en ambos extremos del tallo comenzando desde el nodo. No se puede identificar hojas verticiladas (características de este taxón), ápice, disposición de las pinnas, ni estructuras reproductivas.

**Comentario.** El tipo de tallo articulado donde se disponen las hojas verticiladas y la presencia de nodo e internodo, son caracteres representativos para asociarlos al género

*Neocalamites* sp. (Tabla 2). Por la cantidad de muestras y detalles morfológico es insuficiente para agruparla a nivel de especie. Este género, además, tiene una similitud con *Equisetites*, sin embargo, este último se diferencia porque tiene nudos y entrenudos mucho más predominantes y de mayor tamaño, con presencia de surcos y costillas (Gnaedinger *et al.*, 2023).

**Tabla 2.** Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género *Neocalamites* sp.

Comparación de caracteres del género <i>Neocalamites</i>	Morfogénero en estudio	Berry, 1912. ( <i>N. knowltoni</i> )	Herbst <i>et al.</i> , 1998. ( <i>N. sp.</i> )	Escapa & Cúneo, 2006. ( <i>N. sp.</i> )	Troncoso & Herbsth, 2007. ( <i>N. sp.</i> )	Naugolnykh, 2009. ( <i>N. tubulatus</i> )
<b>Cantidad de hojas por nudos o anillo</b>	-	-	15 hojas por anillo	Mayor a 10	-	-
<b>Formas de las hojas y disposición</b>	-	Opuestas y verticilos	Acintadas	Verticiladas y alargadas	-	Alternas y alargadas
<b>Tipo de tallo</b>	Articulados	-	Articuladas	Articulado	Articuladas	Articulados
<b>Tipo de venación</b>	Cicatrices entre nudos	-	-	-	-	Cicatrices entre los nudos
<b>Pinnas/pínulas sésiles</b>	Sésiles	-	Sésiles	Sésiles	-	Sésiles
<b>Presenta nudos o/y entrenudos</b>	Presenta nodo	Presenta nudos	Presenta internodos	Presenta internodos y nudos	Presenta nodo	Presenta nudos

**División: Pteridophyta**

**Clase:** Incertae sedis  
**Orden:** Incertae sedis  
**Familia:** Incertae sedis  
**Género:** *Spiropteris* Shimper, 1869

*Spiropteris* sp. (Figura 8. H)

**Material estudiado.** Estratos Cajón Troncoso: SNGM- 273.

**Descripción:** Fronda enrollada o circinada, con un tamaño de 4,7 cm de largo y 3 cm de ancho. Se puede observar la parte apical de este helecho que es de forma ovalada y se encuentra envuelto aproximadamente tres veces a sí mismo, formando círculos casi perfectos.

**Comentario.** Todas las hojas y/o frondas en sus primeras etapas o estadios crecen de forma enrollada. La forma circinada de los helechos son peculiares y para agruparlos en flora fósil se erigió como un morfotaxón denominado *Spiropteris*, que incluye las frondas fósiles enrolladas circularmente (Mehlgvist *et al.*, 2009) y que se encuentra asociado al eje del raquis central. Podemos afirmar que este ejemplar corresponde a un helecho del género *Spiropteris* y no a otro organismo, ya que, se encontró en un ambiente riolítico y asociado a otras macrofloras (e.g., *Dicroidium odontopteroides*, *Asterotheca*).

**División:** Pteridophyta

**Clase:** Polypodiopsida

**Orden:** Gleicheniales

**Familia:** Dipteridaceae

**Género:** *Dictyophyllum* (Lindley & Hutton, 1834)

**Especie tipo:** *Dictyophyllum fuenzalidai* (Stipanovic & Menéndez, 1949) Bonetti & Herbst, 1964

*Dictyophyllum* cf. *fuenzalidai* (Figura 7. A-B)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 13, 15, 19, 20.

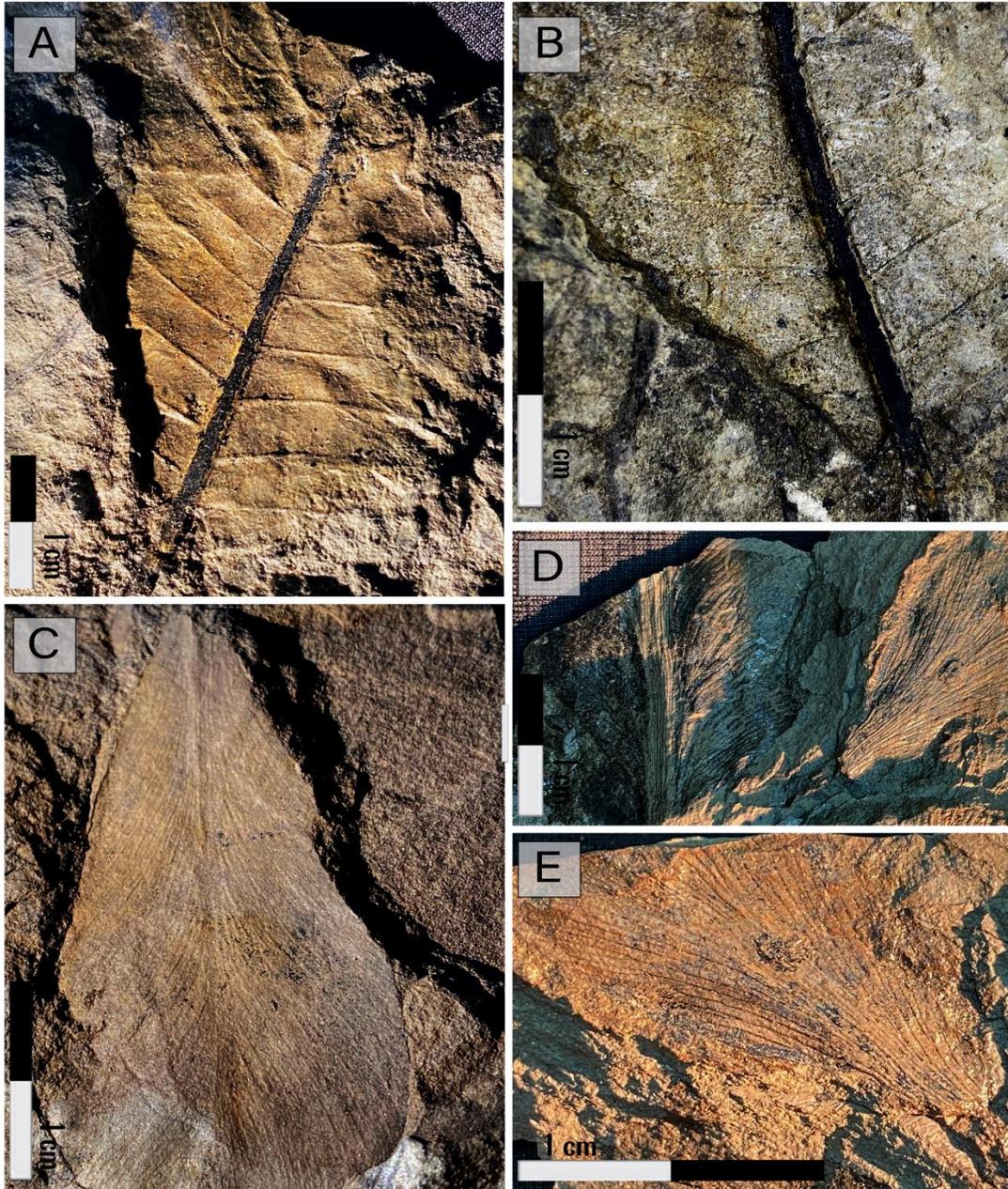
**Descripción.** Fronda estéril, con un tamaño de 5-10 cm de largo y 2-5 cm de ancho y fragmentada en los bordes y ápice de la muestra. Se visualiza un raquis central predominante de color negro brillante, su tamaño es de 5-7 cm de largo y 0,1-0,5 cm de ancho. Las pinnas son sésiles, con un margen liso y no se puede visualizar la forma del ápice. Tiene una venación pinnada, con venas laterales de primer orden de un tamaño de aproximadamente 2 cm de largo y menos de 0,1 cm de ancho, subpuestas entre sí, se desprenden del raquis central en ángulo recto para luego curvarse suavemente hacia el ápice de forma semi arqueada y la venación de segundo orden son de tipo areoladas, aunque sus detalles son difusos por la mala preservación de las muestras.

**Comentarios.** Algunos caracteres importantes como la forma del borde y ápice no se pueden visualizar por la fragmentación de las muestras. Sin embargo, se puede observar la venación de primer orden de tipo pinnada con una suave curva que se genera hacia el ápice y su venación de segundo orden de tipo areolada se identifica estas muestras tentativamente como *Dictyophyllum fuenzalidai* como se describe en los trabajos de Herbst, 2000; 2010 y Troncoso & Herbs, 2007 (Tabla 3).

**Tabla 3.** Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género *Dictyophyllum* sp.

Comparación de caracteres del género <i>Dictyophyllum</i>	Morfogénero en estudio	Bose & Jana, 1977. ( <i>D. indicum</i> )	Herbst, 2000 ( <i>D. fuenzalidai</i> )	Troncoso & Herbsth, 2007 ( <i>D. sp.</i> )	Guignard <i>et al.</i> , 2009. ( <i>D. nilssonii</i> )	Herbst, 2010. ( <i>D. sp.</i> )	Lanés <i>et al.</i> , 2013. ( <i>D. sp.</i> )

<b>Tipo de Frondas</b>	-	-	-	-	-	-	-
<b>Forma del margen (Pinnas, pínulas)</b>	Liso y entero (sin pínulas)	Ondulados	Liso (sin pínulas)	-	Enteros y lobulados (con pínulas)	-	Ondulados a ovalados
<b>Borde de la pinna</b>	-	-	Dentado	-	-	Dentado	-
<b>Forma del ápice (Pinnas y pínulas)</b>	-	-	Agudo a redondeado	-	Agudo a redondeado	Agudo a redondeado	Redondeados
<b>Tipo de venación</b>	Pinnada (1° orden) y areoladas (2° orden)	Ondulada (malla poligonal)	Dictiopteridoide (=pinnada)	1° orden levemente arqueada y 2° orden areolada	Nervadura central (pinas auriculares)	Dictiopteridoide (=pinnada)	Malla reticulada con areolas
<b>Pinnas/pínulas sésiles</b>	Sésiles	Sésiles	Sésiles	- Sésiles	-	Sésiles	-
<b>Ángulo de inserción de las pinnas o venación en el raquis</b>	90°	90°	90°	90°	60° a 90°	90°	75°- 90°



**Figura 7.** A, B- *Dictyophyllum* sp. FLFH-15. C- *Linguifolium* cf. *lillieanum*. FLFH-10. D, E- *Linguifolium* cf. *lillieanum*. FLFH-17. Escala: 1 cm.

**División:** Pteridophyta

**Clase:** Filicopsida Cleal y Thomas, 1994

**Orden:** Marattiales Tryon & Tryon, 1982  
**Familia:** Asterothecaceae *sensu* Engler, 1954  
**Género:** *Asterotheca* Presl *in* Corda, 1845

*Asterotheca* sp. (Figura 8. E-F-G)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 01, 07, 12, 17, 19, 23. NI-16, 18, 33.

**Descripción:** Fronda bipinnada estéril, tamaño de 3-4 cm de largo y 1,1-1,3 cm de ancho, con presencia de un raquis central con un largo de 3-4 cm y un ancho de 0,2 cm. Presenta pinnas opuestas con un tamaño de 0,3-0,5 cm de largo y 0,1 cm de ancho. Las pinnas oblongas a lanceoladas, alternas o subopuestas, de 0,3-0,5 cm de largo y 0,1 cm de ancho. Estas pinas se encuentran divididas formando pínulas, las cuales son más pequeñas que 0,1 cm. se puede ver una tenue venación en las pinnas más basales, con 6-7 pares de venas laterales con relación a su vena media que son marcadas y predominantes en los ejemplares. Algunas venas laterales tienen una bifurcación cercana a la base.

**Comentario.** Los caracteres morfológicos del material estudiado coinciden con los trabajos de Vieira *et al.*, 2004; Herbst & Amábili, 2011 y Zhou, 2023 (Tabla 4) salvo en detalles como la forma de las pinnas, mencionadas como falcadas o pinnas lineales y este trabajo son de tipo oblongas. Sin embargo, caracteres importantes como, su venación media marcada con 6-7 pares de venas laterales y una vez bifurcada cercana a la base, son similar a los trabajos anteriormente mencionados y, por lo tanto, se clasifica en el género *Asterotheca* sp. No se puede continuar a nivel de especie, porque el material descrito se encuentra fragmentado y no se visualizan caracteres como, la forma del margen, el ángulo de inserción de la pinna al raquis, ni tampoco su estructura reproductiva (esporangio).

**Tabla 4.** Comparación entre el morfógeno en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género *Asterotheca* sp.

<b>Comparación de caracteres del género <i>Asterotheca</i></b>	<b>Morfogénero en estudio</b>	<b>Herbts &amp; Troncoso, 1998. (<i>A. fuchsi</i>)</b>	<b>Cúneo, 2000. (<i>A. frenguelli</i>)</b>	<b>Vieira <i>et al.</i>, 2004. (<i>A. sp.</i>)</b>	<b>Herbst &amp; Amábili, 2011. (<i>A. sp.</i>)</b>	<b>Zhou, 2023. (<i>A. sp.</i>)</b>
<b>Tipo de Frondas u hoja</b>	Bipinnada	Bipinnadas	Bipinnada	-	-	Bipinnada
<b>forma de pinnas o pínulas</b>	Oblongas	Falcadas	Pínulas oblongas	Oblonga	Pinnas Lineales	Pínulas falcadas
<b>Disposición de pinnas y pínulas</b>	Alternas o subopuestas	-	Alternas	Subopuestas o alternas	Alternas	-
<b>Forma del margen (Pinnas, pínulas)</b>	-	Paralelos	Paralelos	rectos	Paralelos y lisos	Paralelos
<b>Forma del ápice (Pinnas y pínulas)</b>	-	Redondeado	Redondeados	Redondeados	Redondeado	-
<b>Tipo de venación</b>	venación en las pinnas más basales, con 6-7 pares de venas laterales con relación a su vena media que son marcadas y predominantes en los ejemplares. Algunas venas	con la vena media bien marcada y venación lateral con venillas una vez bifurcadas	Vena media cercano al ápice. Venas paralelas arqueadas, una vez bifurcada cercano a la base	-	Vena media recta, saliendo algo decurrente, relativamente robusta y adelgazándose hacia el ápice. Venas laterales arqueados, furcados una vez a mitad de	-

	laterales tienen una bifurcación cercana a la base				recorrido hacia el borde	
<b>Pinnas/pínulas sésiles</b>	-	Sésiles	-	-		Sésiles
<b>Ángulo de inserción de las pinnas o venación en el raquis</b>	-	70°	90°	87-98°	80-90°	-

**División:** Pteridophyta

**Clase:** Filicopsida Cleal & Thomas, 1994

**Orden:** Osmundales

**Familia:** Incertae sedis

**Género:** *Cladophlebis* (Brongniart, 1849)

**Especie:** *Cladophlebis mesozoica* Frenguelli

*Cladophlebis* cf. *mesozoica* (Figura 8. B-C-D)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 18. NI-23, 30, 41. Formación Panguipulli: FP- 07, 08, 09. Estratos Cajón Troncoso: FCT- 22, 23, 24, 33.

**Descripción:** Fronda bipinnada de tamaño entre 4,5-13 cm de largo y 1,5-3 cm de ancho aproximadamente, contiene alrededor de 7-8 pares de pinnas, sésiles e insertadas en un ángulo agudo (70°) en un raquis principal prominente de un tamaño de 1,5-4,5 cm de largo y 0,2-0,6 cm de ancho. Las pinnas que se encuentran en esta fronde son sésiles, opuestas o subopuestas entre sí, tiene una forma lanceolada con un margen liso a crenadas y un ápice redondeado a puntiagudo. Esta pinna tiene un tamaño de 0,8-1,5 cm de largo y 0,2-0,4 de

ancho, estos tamaños van disminuyendo hacia el ápice. Además, se puede visualizar venación en las pinnas de tipo arqueadas y las venas secundarias se bifurcan dos veces y una es cercano a la base.

**Comentario.** La presencia de pinnas lanceoladas, subopuestas, ápice redondeado a puntiagudo, con un ángulo de inserción de 70° en el raquis y su venación de tipo arqueada con venas secundarias con dos bifurcaciones y una de ellas cercana a la base, son caracteres importantes, además, de la comparación de los trabajos de la tabla 5, para asociar estos ejemplares a la especie *Cladophlebis mesozoica*. Este género tiene una similitud en su morfología a *Asterotheca*, sin embargo, la cantidad de bifurcaciones en sus venas (dos en *Cladophlebis* y una en *Asterotheca*) y los 6-7 pares de venas lateral en *Asterotheca* son diferencias claras entre los dos taxones.

**Tabla 5.** Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género *Cladophlebis* sp.

<b>Comparación de caracteres del género <i>Cladophlebis</i></b>	<b>Morfogénero en estudio</b>	<b>Herbst, 1998.</b> ( <i>C. kurtzi</i> )	<b>Troncoso &amp; Herbsth, 2007.</b> ( <i>C. sp.</i> )	<b>Barbacka &amp; Bodor, 2008.</b> ( <i>C. sp.</i> )	<b>Moisan <i>et al.</i>, 2010.</b> ( <i>C. mendozaensis</i> )	<b>Blanco-Moreno &amp; Buscalioni, 2021.</b> ( <i>C. sp.</i> )	<b>Artabe <i>et al.</i>, 2007.</b> ( <i>C. mesozoica</i> )
<b>Tipo de Frondas u hoja</b>	Bipinnada	-	-	Bipinnadas	Fronda bipinnada	Una vez pinnada	Bipinnada
<b>Forma de las pinnas o pínulas</b>	Pinnas lanceoladas	pínulas cladofleboides (falcadas)	pínulas cladofleboides	Pínulas falcadas	pínulas cladofleboides	Pinnas triangulares y pínulas falcadas	Pinnas lanceoladas y pínulas falcadas
<b>Disposición de pinnas y pínulas</b>	Opuestas o subopuestas	-	-	Opuestas y alternas	Pínulas alternas o subopuestas	Alternas	Subopuestas o alternas
<b>Forma del margen (Pinnas, pínulas)</b>	Liso a redondeado	Lisos a redondeados	Redondeadas	Dentados o enteros	Crenadas a lobuladas (Pínulas)	Eneros y rara vez dentado	Entero a levemente ondulado
<b>Forma del ápice (Pinnas y pínulas)</b>	Redondeado a puntiagudo	Redondeado	Redondeado	Agudo o subagudo	-	Subagudo	Agudo
<b>Tipo de venación</b>	venación en las pinnas de tipo arqueadas y las venas secundarias se bifurcan dos veces y una es cercano a la base	las venas laterales son arqueadas con la concavidad hacia abajo, una vez divididas cerca de la base	-	la nervadura central llega hasta la parte superior de la pínula; las venas secundarias se dividen una o dos veces	Las venas laterales se bifurcaron dos veces	La venación es abierta, las venas secundarias se dicotomizan dos veces	La venación es cladofleboide; tienen una vena media que alcanza el tercio distal pinnular y se

							resuelve en varias dicotomías
<b>Pinnas/pínulas sésiles</b>	Sésiles	-	-	-	Sésiles	Pínulas sésiles	Sésiles
<b>Ángulo de inserción de las pinnas o venación en el raquis</b>	70°	-	-	-	55-75°	45°	70°

**División:** Pteridophyta

**Clase:** Incertae sedis

**Orden:** Corystospermales Sternberg, 1820

**Familia:** Corystospermaceae Thomas, 1933

**Género:** *Dicroidium* Gothan, 1912

**Especie tipo:** *Dicroidium odontopteroides* Gothan, 1912

*Dicroidium odontopteroides* (Figura 8. I-J)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 06, 12, 15, 22. Estratos Cajón Troncoso: FCT- 01, 03-21, 26, 27, 28, 29, 30, 32, 34.

**Descripción:** Fronda vegetativa, con un tamaño de 1,2- 4 cm de largo y 0,7-1,8 cm de ancho, aproximadamente con 12 pares de pínulas, semicirculares e insertadas en un ángulo agudo (65-75°) en un raquis central de 4 cm de largo y 0,4 cm de ancho. Las pínulas que se encuentran en la pinna vegetativa, las cuales van disminuyendo de tamaño mientras se van acercando al ápice, tienen un tamaño de 0,3-0,8 cm de largo y 0,2-0,5 cm de ancho, sésiles,

opuestas o subopuestas entre sí, con una forma semicirculares, margen liso y ápice redondeado, además, se puede visualizar venación, sin una vena media clara, con un mismo punto de origen y de tipo odontopteroide.

**Comentario.** Los caracteres morfológicos que se pudieron identificar en estos especímenes fueron, su disposición opuesta o subopuesta, margen liso, y su venación de tipo odontopteroide, es decir, con varias venas entrando fuertemente en la pínula (Tabla 6). Estas características se compararon con diversos trabajos: Townrow, 1957; Hamad *et al.*, 2008; Moisan *et al.*, 2010; Bomfleur & Kerp, 2010; Herbst & Troncoso, 2012. Llegando a la conclusión de que tienen similitud con el género *Dicroidium* y, además, por la forma semicirculares de las pinnas y el ápice redondeado se le asocia a *Dicroidium odontopteroides*.

**Tabla 6.** Comparación entre el morfógeno en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género *Dicroidium* sp.

Comparación de caracteres del género <i>Dicroidium</i>	Morfógeno en estudio	Townrow, 1957. ( <i>D. odontopteroides</i> )	Hamad <i>et al.</i> , 2008. ( <i>D. sp</i> )	Moisan <i>et al.</i> , 2010. ( <i>D. odontopteroides</i> )	Bomfleur & Kerp, 2010. ( <i>D. sp</i> )	Herbst & Troncoso, 2012. ( <i>D. lancifolium</i> )
<b>Tipo de Frondas u hoja</b>	-	Pinnada a bipinnada	Bipinnadas	Bifurcadas y algunas pinnadas	Bifurcadas, pinnadas o bipinnadas	-
<b>Disposición de pinnas y pínulas</b>	Opuestas o subopuestas	Subopuestas	Alternas o subopuestas	Opuestas o subopuestas	Subopuestas (raramente alternas)	-
<b>Forma de las pinnas o pínulas</b>	Semicirculares	Decurrente	-	Semicirculares	Lineales y rectas	Pínulas lanceoladas

<b>Forma del ápice (Pinnas y pínulas)</b>	Redondeado	Obtuso	Redondeados	-	Redondead o a puntiagudo	Agudos a redondeados
<b>Tipo de venación</b>	venación, sin una vena media clara, con un mismo punto de origen y de tipo odontopteroid e.	Venación a menudo esfenopteroid e, con menos frecuencia odontopteroid e o aletopteroid e; (venas que surgen del punto de origen común)	Venación odontopteroid e, sin vena media clara, con varias venas entrando en la pínula; venas bastante densamente espaciadas, bifurcándose una o dos veces.	odontopteroid e, es decir, con varias venas igualmente fuertes que entran en la pínula	-	Venación densa
<b>Pinnas/pínulas sésiles</b>	Presencia de raquis	Presencia de raquis	-	Con presencia de raquis	Presencia de raquis	-
<b>Ángulo de inserción de las pinnas o venación en el raquis</b>	65-70°	-	45-70°	50-60°	-	-

**División:** Pinophyta Meyen, 1984

**Clase:** Cycadopsida Meyen, 1984

**Orden:** Cycadeoidales (Bennettitales) Meyen, 1984

**Familia:** Incertae sedis

**Género:** *Pterophyllum* Brongniart, 1828

*Pterophyllum* cf. *azcaratei* (Figura 9)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 24. NI-03, 39. Estratos Cajón Troncoso: FCT- 08.

**Descripción.** Fronda pinnada incompletas, con un tamaño de 4 cm de largo y 6 cm de ancho, raquis central de 3 cm de largo y 0,5 cm de ancho. Las pinnas son sésiles, insertadas en un ángulo casi recto (90°), sin ala laminar, son opuestas o subopuestas entre sí, alargadas de tipo falcadas, con un margen liso, terminando con un ápice redondeado. Esta pinna tiene un tamaño de aproximadamente 2-3 cm de largo y 1 cm de ancho, no se observa detalladamente un raquis secundario, sin embargo, podemos visualizar una venación paralela sin bifurcaciones encontrándose desde la base hasta el ápice. Como último, se puede observar una separación de 0.5 cm entre las pinnas.

**Comentarios.** Dado el bajo número de ejemplares disponibles, es difícil establecer comparaciones a nivel de especies. Sin embargo, por la forma de la fronda y por su tipo de venación paralela desde la base hasta el ápice es que lo asociamos a la especie tipo descrita en los trabajos de Leppe & Moisan, (2003): *Pterophyllum azcaratei* (Tabla 7). El género *Pterophyllum* sp. se encuentra bastante representado en formaciones datadas en el Triásico, por ejemplo, en el centro-sur de Chile con la Formación Santa Juana y en el norte en la Formación La Ternera (Herbst & Troncoso, 2007).

**Tabla 7.** Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género *Pterophyllum* sp.

Comparación de caracteres del género <i>Pterophyllum</i>	Morfogénero en estudio	Leppe & Moisan, 2003. ( <i>P. azcaratei</i> )	Herbst <i>et al.</i> , 2005. ( <i>P. tralcanensis</i> )	Pott <i>et al.</i> , 2007. ( <i>P. filicoides</i> )	Troncoso & Herbsth, 2007. ( <i>P. sp.</i> )	Herbst & Troncoso, 2012. ( <i>P. sp.</i> )

<b>Tipo de Frondas</b>	Pinnada	-	Pinnadas	Pinnadas	Pinnada	Bipinnada
<b>Disposición de pinnas y pínulas</b>	Opuestas o subopuestas	Opuestas	-	Opuestas	Subopuestas	-
<b>Forma del margen (Pinnas, pínulas)</b>	Liso, enteros y paralelos	Paralelos y rectos	Enteros y paralelos	Paralelos	-	Paralelos
<b>Forma del ápice (Pinnas y pínulas)</b>	Redondeado	Truncado, algo redondeado	Redondeados	Obtusos a muy redondeada	Redondeado y algo agudo	Agudo
<b>Forma de la pinna</b>	Falcadas	-	Falcadas	-	Falcadas	Falcadas
<b>Tipo de venación</b>	Paralela	Paralelas	Simples u ocasionalment e divididas 1 vez	Paralelas y normalmente se bifurcan	Paralelas	-
<b>Pinnas/pínulas sésiles</b>	Insertadas en un raquis	Insertadas en un raquis	Insertadas en un raquis	Insertado en un raquis	Insertadas en un raquis	Insertadas en un raquis
<b>Ángulo de inserción de las pinnas o venación en el raquis</b>	90°	80-90°	-	-	50-60°	75-85°

**División:** Pinophyta Meyen, 1984

**Clase:** Cycadopsida Strasburger, 1981

**Orden:** Cycadales Dumortier, 1829

**Familia:** Zamiaceae Reichenbach, 1837

**Género:** *Kurtziana* Frenguelli, 1942 *emend.* Petriella & Arrondo, 1982

*Kurtziana* sp. (Figura 8. A)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 05, 19. NI-08, 10.

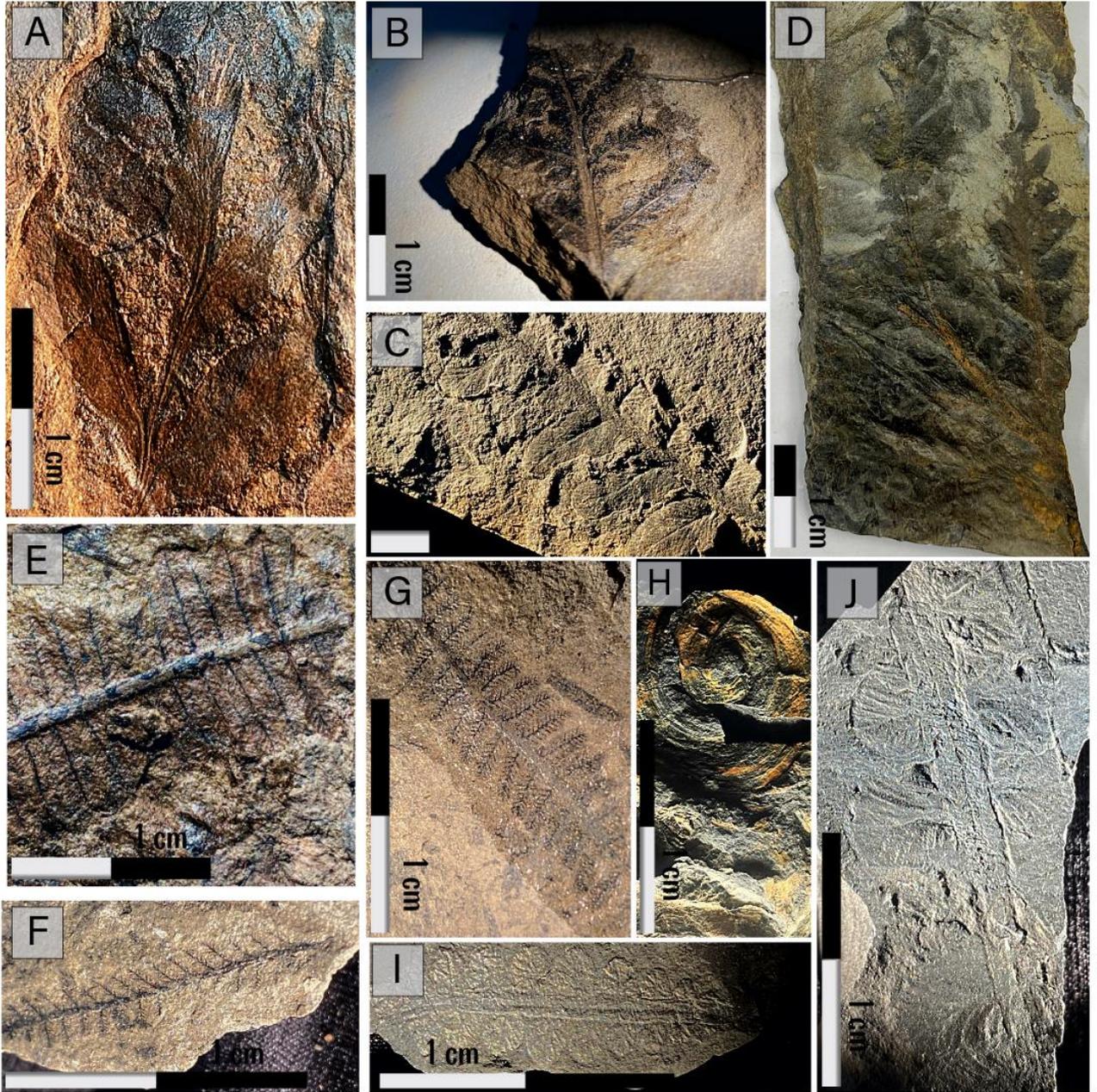
**Descripción:** Pinna vegetativa, con un tamaño de 4 cm de largo y 1,5-2,3 cm de ancho (tomando en cuenta las pinnas), aproximadamente con 6 pares de pínulas, insertadas en un ángulo agudo ( $70^{\circ}$ - $75^{\circ}$ ) en un raquis central de 4 cm de largo y 0,4 cm de ancho. Las pinnas están opuestas entre sí, son sésiles con una forma lanceolada a oblonga de margen liso a entero y con un ápice redondeado u obtuso. Su venación no es clara, sin embargo, se pueden ver venaciones laterales que se arquean suavemente y tiene algunas bifurcaciones aproximadamente en la mitad de la pinna.

**Comentario.** Se estudiaron dos ejemplares, con caracteres morfológicos similares a los trabajos (ejemplo Artabe *et al.*, 2007; Morel *et al.*, 2015) presentados en la tabla 8. Algunos de los caracteres importantes de mencionar son su forma del ápice redondeados a obtuso, su forma de las pinnas lanceolada a oblonga y su venación lateral que es arqueada con algunas bifurcaciones aproximadamente en la mitad de la pinna. Por ende, se clasifica estos ejemplares en el género *Kurtziana* sp.

**Tabla 8.** Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género *Kurtziana* sp.

<b>Comparación de caracteres del género <i>Kurtziana</i></b>	<b>Morfogénero en estudio</b>	<b>Artabe <i>et al.</i>, 1991. (<i>K. bandmayri</i>)</b>	<b>Spalletti <i>et al.</i>, 2007. (<i>K. bandmayri</i>)</b>	<b>Artabe <i>et al.</i>, 2007. (<i>K. cacheutensis</i>)</b>	<b>Artabe <i>et al.</i>, 2015. (<i>K. bandmayri</i>)</b>	<b>Morel <i>et al.</i>, 2015. (<i>K. cacheutensis</i>)</b>
<b>Tipo de Frondas u hoja</b>	-	Monopinnadas, imparipinnadas	Monopinadas, imparipinnadas	Monopinnada, imparipinnada	Monopinnada	Monopinnada
<b>Disposición de pinnas y pínulas</b>	Opuesta	-	-	-	Opuestas	Opuestas
<b>Forma del margen (Pinnas, pínulas)</b>	Liso a entero	Entero	Entero	Enteros	Enteros	Enteros
<b>Forma del ápice (Pinnas y pínulas)</b>	Redondeado a obtuso	Redondeado u obtuso	Obtuso redondeado	Redondeados u obtusos	Subredondeados	Subredondeados
<b>Forma de la pinna o pínula</b>	Lanceolada a oblonga	Lanceoladas	Lanceolada	Linear-oblongas	Elípticas a oblongas	Elíptica-oblonga
<b>Tipo de venación</b>	Su venación se ve borrosa, sin embargo, se pueden ver venaciones laterales que se arquean suavemente y tiene algunas bifurcaciones aprox. en la mitad de la pinna	Venación odontopterpeida con tendencia a aletopterídea	La vena media alcanza el tercio distal de la pinna y se resuelve en varias ramas. De la vena media nacen venas laterales con recorrido suavemente arqueado y se bifurca	La venación es aletopterídea. La vena media alcanza el tercio distal de la pinna y se resuelve en varias dicotomías. Las venas laterales se bifurcan en dos	vena media recta y numerosas venas laterales subparalelas, saliendo de la vena media con ángulos agudos	una vena media recta y numerosas venas laterales subparalelas, saliendo de la vena media con ángulos agudos.

				dicotomías sucesivas.		
<b>Pinnas/pínulas sésiles</b>	Sésiles	Sésiles	Sésiles	-	Sésiles	Sésiles
<b>Ángulo de inserción de las pinnas o venación en el raquis</b>	70-75°	70-85°	-	55-60°	-	-



**Figura 8.** A- *Kurtziana* sp. FLFH-19. B- *Cladophlebis* sp. FLFH- 18. C- *Cladophlebis* sp. FP- 07. D- *Cladophlebis* sp. FP- 08. E- *Asterotheca* sp. FLFH- 07. F, G- *Asterotheca* sp. FLFH- 23. H- *Spiropteris* sp. SNGM-273. I- *Dicroidium odontopteroides*. FCT- 03. J- *Dicroidium odontopteroides*. FCT- 08. Escala: 1 cm.

**División:** Tracheophyta Sinnott, 1935 ex Cavalier-Smith, 1998

**Clase:** Gymnospermopsida

**Orden:** Incertae sedis

**Familia:** Incertae sedis

**Género:** *Linguifolium* (Arber, 1917 emend Retallack, 1980)

**Especie tipo:** *Linguifolium lillieanum* (Arber, 1917)

*Linguifolium* cf. *lillieanum* (Figura 7. C-D-E)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 01, 07, 10, 17. NI- 06, 07, 12, 13, 16, 20, 22, 25, 26, 33, 45, 47, 48, 49, 52, 53.

**Descripción.** Fragmento de una hoja que mide entre 3,5-5 cm de largo y 4 cm de ancho, con un raquis central predominante por su gran tamaño (3,5-4 cm de largo y 0,5 cm de ancho) con relación al ejemplar descrito. Se puede visualizar venación que salen del raquis central con un ángulo de aproximadamente 70-80°, que son de tipo dicotómicas, lo cual se divide una sola vez y ocurre cercano a la base. Esta venación mientras va acercándose al ápice se va curvando ligeramente hasta llegar al borde de la hoja. Esta hoja tiene un margen entero, liso y semi redondeado, con un ápice redondeado y/o emarginado.

**Comentario.** Las venas de tipo dicotómicas que se dividen cercano a la base (o al raquis central) con una curvatura ligera (aproximadamente un ángulo agudo) hasta llegar al borde del ejemplar, hace alusión al género *Linguifolium* (Tabla 9). Los trabajos realizados por Gnaedinger & Herbst, 2004 y Herbst & Troncoso, 2012 hacen alusión a la especie *L. lillieanum*, lo cual tiene la mayor afinidad con los caracteres del morfogénero en estudio. Es por esto, que las muestras estudiadas son identificadas como *Linguifolium* cf. *lillieanum*.

**Tabla 9.** Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género *Linguifolium* sp.

<b>Comparación de caracteres del género <i>Linguifolium</i></b>	<b>Morfogénero en estudio</b>	<b>Gnaedinger &amp; Herbst, 2004. (<i>L. lillieanum</i>)</b>	<b>Herbst <i>et al.</i>, 2005. (<i>L. sp. cf. tenisonwoodsii</i>)</b>	<b>Troncoso &amp; Herbsth, 2007. (<i>L. sp.</i>)</b>	<b>Herbst &amp; Troncoso, 2012. (<i>L. lillieanum</i>)</b>	<b>Pattimore <i>et al.</i>, 2015. (<i>L. arber</i>)</b>
<b>Tipo de Frondas u hoja</b>	-	-	-	-	-	-
<b>Forma del margen (Pinnas, pínulas)</b>	Entero, liso y semi redondeado	-	Entero	Entero	Entero	Entera
<b>Forma del ápice (Pinnas y pínulas)</b>	Redondeado y emarginado	Redondeado	-	-	-	Agudos-obtusos
<b>Tipo de venación</b>	Dicotómica (cercano a la base) y curvándose hacia el borde	Venas laterales	Venas laterales bifurcadas y arqueadas hacia el borde	Curva ligeramente hacia el borde	Venas laterales, curvados (tipo arqueado)	Nervadura central, se ramifica (bifurcada) y se curva hacia el borde
<b>Ángulo respecto a su venación</b>	70-80°	70°	65-75°	80°	20°	80°

**División:** Tracheophyta Sinnott, 1935 ex Cavalier-Smith, 1998

**Clase:** Espermatopsida

**Orden:** Incertae sedis

**Familia:** Incertae sedis

**Género:** *Taeniopteris* Brongniart, 1832

**Especie tipo:** *Taeniopteris parvilocus* Anderson & Anderson, 1989

*Taeniopteris* cf. *parvilocus* (Figura 9. A-B)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 01, 06-09, 22. NI-27, 29.

**Descripción.** Hoja incompleta, tiene un tamaño de 6-10 cm de largo y 3-6 cm de ancho cm de ancho, con un raquis central de 6-10 cm largo y 0,5-1 cm de ancho (difuso de visualizar) de color negro. Esta hoja tiene un margen liso, entero y se pueden visualizar venaciones laterales-perpendicular de pequeño tamaño y en gran cantidad (aproximadamente entre 12-15 cm<sup>2</sup>) las cuales se insertan en un ángulo de 80-90°. Las venas tienen una bifurcación y mientras se van acercando al borde de la hoja, se curvan débilmente. No se puede observar el tipo de ápice, ni el tipo de fronda.

**Comentario.** Todos los ejemplares estudiados tienen una venación lateral-perpendicular, y en gran cantidad (aproximadamente entre 12-15 cm<sup>2</sup>). Este último carácter es algo representativo del género *Taeniopteris* (Tabla 10). Además, por su tipo de venación se asemeja a *T. parvilocus* como se menciona en el trabajo de Herbst *et al.*, (2005).

**Tabla 10.** Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género *Taeniopteris* sp.

Comparación de caracteres del género <i>Taeniopteris</i>	Morfogénero en estudio	Gupta, 1986. ( <i>T. crassinervis</i> )	Artabe <i>et al.</i> , 2005. ( <i>T. sp.</i> )	Troncoso & Herbsth, 2007. ( <i>T. sp.</i> )	Yan <i>et al.</i> , 2017. ( <i>T. cf. Multinervis</i> )
Tipo de Frondas u hoja	-	-	Taeniopteroidea	Taeniopteroidea	Lineal, ahusándose hace el ápice y base
	Liso y entero	-	Entero	-	Entero

<b>Forma del margen</b>					
<b>Tipo de venación</b>	Venación lateral-perpendicular, con posible bifurcación y curvado	Venas laterales (simples y bifurcadas), emergiendo de una vena media y con curvación	Venación lateral-perpendicular a vena media con curvatura	Venación lateral	Nervadura central y que se bifurcan dos veces
<b>Cantidad de venas/cm<sup>2</sup></b>	12-15	6-8	12-14	14-17	-
<b>Hojas sésiles o presencia de raquis</b>	-	Presencia de raquis	-	Presencia de raquis	Presencia de raquis
<b>Ángulo de inserción de las venas</b>	80-90°	80°	-	85-90°	85°

**División:** Spermatophyta

**Clase:** Pinopsida

**Orden:** Coniferales Engler, 1897

**Familia:** Voltziaceae Arnold, 1947

**Género:** *Heidiphyllum* Retallack, 1981

**Especie tipo:** *Heidiphyllum elongatum* (Morris) Retallack, 1981

*Heidiphyllum* cf. *elongatum* (Figura 9. F-G)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 02,12,15. NI-01, 05, 09, 10, 27, 34, 42. Formación Panguipulli: 01-06.

**Descripción.** Hojas simples, con forma elípticas a oblongas de un tamaño de 2-7 cm de largo y 0,1-1 cm de ancho. En sus hojas se pueden visualizar venación paralela con un total de 8 a 12 por cada estructura foliar que finalmente convergen en su ápice. Tiene un margen liso o entero, ápice agudo a redondeado.

**Comentario.** Se disponen de 15 fragmentos de hojas simples con una forma elíptica y/u oblonga y con una venación paralela, que finalmente todas estas convergen en su ápice, se puede identificar como del género *Heidiphyllum* (Tabla 11). Por estos caracteres es muy probable se trate de la especie *H. elongatum*, pero, al contener muestras fragmentarias solo se puede inferir. Este es un taxón predominante en formaciones datadas en el Triásico Tardío y Gondwana (Beltrán *et al.*, 2021).

**Tabla 11.** Comparación entre el morfogénero en estudio con literatura, relacionando los caracteres morfológicos del género *Heidiphyllum* sp.

Comparación de caracteres del género <i>Heidiphyllum</i>	Morfogénero en estudio	Herbst & Troncoso, 2012. ( <i>H. sp.</i> )	Holmes & Anderson, 2013. ( <i>H. sp.</i> )	Beltrán <i>et al.</i> , 2021. ( <i>H. elongatum</i> )	Beltrán <i>et al.</i> , 2021. ( <i>H. minutifolium</i> )
Disposición de las hojas	-	-	-	-	-
Forma de las hojas	Elípticas a oblongas	Lineales	Lineales, elípticas u oblanceoladas	Lineales a elípticas u oblongas	Oblanceolada
Forma del margen	Liso o enteros	-	Enteros	Enteros	Entero
Forma del ápice	Agudo a redondeado	-	Redondeado a agudo	-	Redondeado
Tipo de venación	Paralela	Paralela	Paralelas y se dividen cerca de la base	Paralela y libre	Paralela (9 nervaduras)
Convergen sus venas en el ápice	Sí	-	Sí	Sí	-

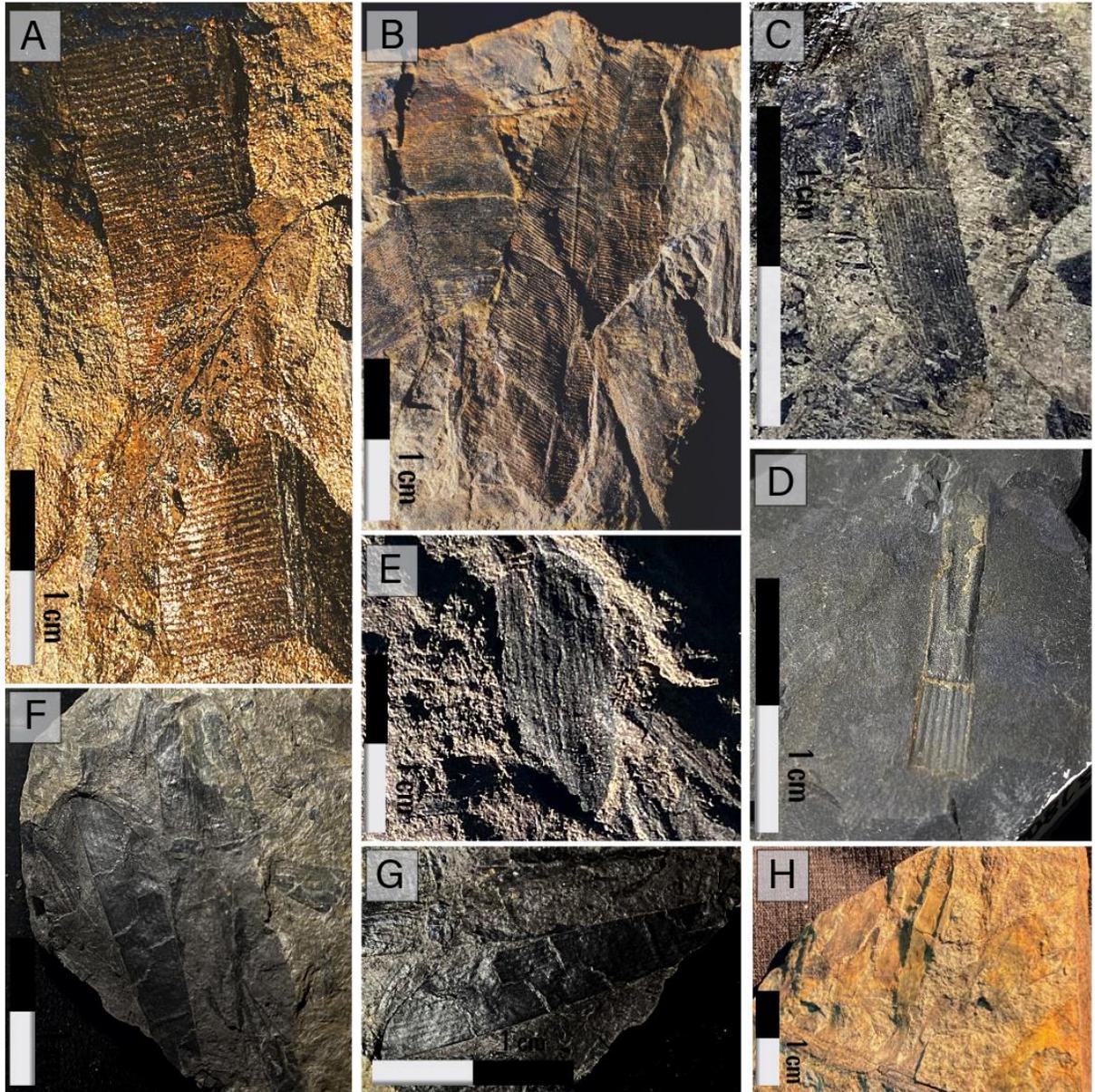
Hojas sésiles	-	-	Sésiles	Sésiles	Sésiles
---------------	---	---	---------	---------	---------

*Heidiphyllum cf. minutifolium* Anderson y Anderson, (1989) (Figura 9. E)

**Material estudiado.** Formación Llafquentué-Huimpil: FLFH- 15.

**Descripción.** Hoja simple, con una forma oblonga de un tamaño de 2,1 cm de largo y 0,4 cm de ancho. En su hoja se pueden visualizar un ápice redondeado y margen entero, con una base estrecha o de pequeño tamaño. Se observan una venación paralela con aproximadamente 8-10 nervaduras.

**Comentario.** Se identificó solo un ejemplar para este taxón, que tiene una hoja de pequeño tamaño, oblonga y posee nervadura lineal. Estas características son similares al género *Heidiphyllum* y por su tamaño se le puede asociar a la especie *H. minutifolium*, que fue un taxón creado por Anderson y Anderson en 1989 (Beltrán *et al.*, 2021).



**Figura 9.** A- *Taeniopteris* cf. *parvilocus*. FLFH-07. B- *Taeniopteris* cf. *parvilocus*. FLFH-09. C- *Neocalamites* sp. FLFH-09. D- *Neocalamites* sp. NI-45. E- *Heidiphyllum* cf. *minutifolium*. FLFH-15. F, G. *Heidiphyllum* cf. *elongatum*. NI-09. H. *Pterophyllum* sp. FLFH-24. Escala: 1 cm.

Comparación de la macroflora descrita en la literatura de formaciones y localidad de Chile datadas en el Triásico con las localidades estudiadas en este

trabajo (Estratos Cajón Troncoso y formaciones Panguipulli y Llafquentué-Huimpil)

**Tabla 12.** Comparación de los taxones presentes en las formaciones y localidad de estudio (Cajón Troncoso y formaciones Llafquentué-Huimpil y Panguipulli) con otras formaciones de Chile datadas en el Triásico.

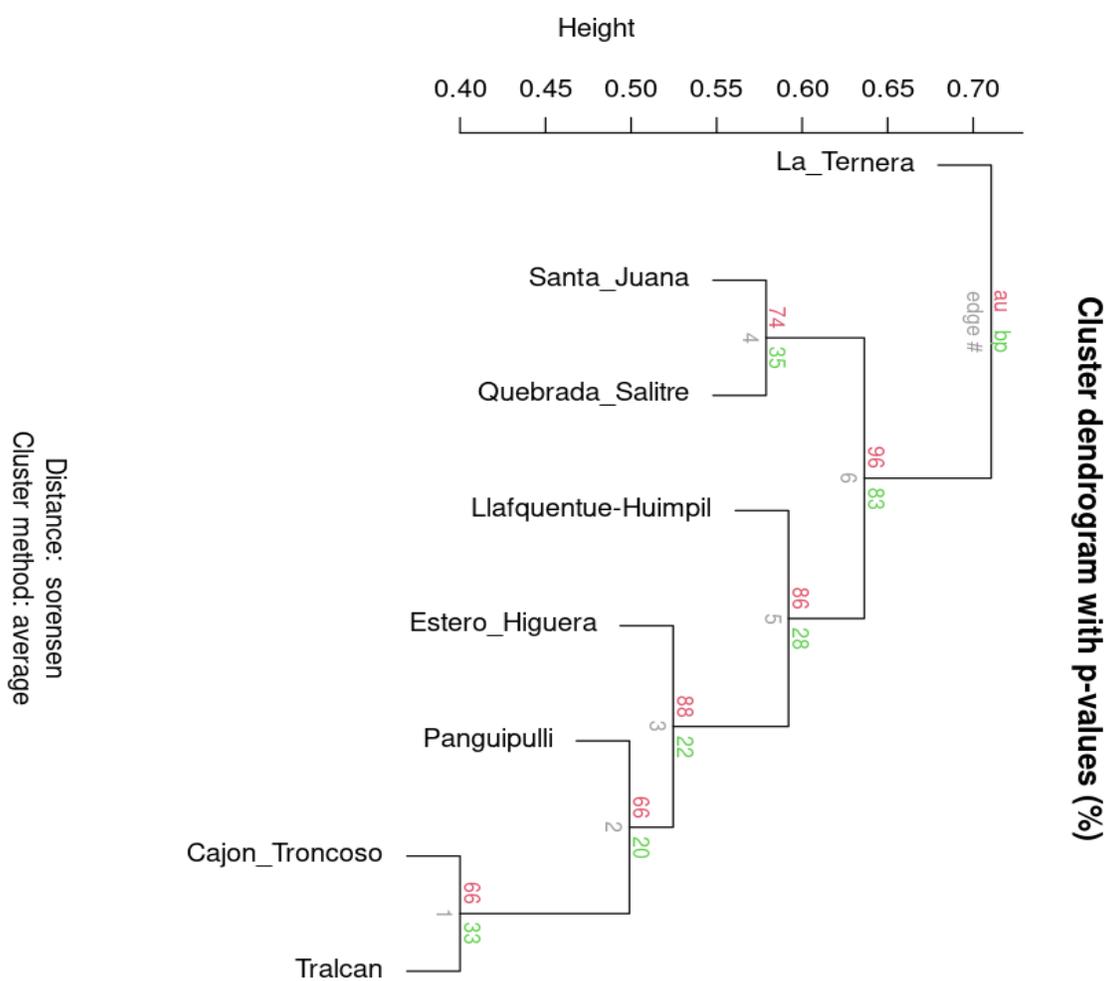
Localidades y Taxones	Fm. Panguipulli	Fm. Llafquentué-Huimpil	Estratos Cajón Troncoso	Fm. Tralcán	Fm. Santa Juana	Fm. Estero la Higuera	Fm. La Ternera	Fm. Quebrada del salitre
<i>Cladophlebis</i> sp.	X	X	X	X	X	-	X	X
<i>Cladophlebis kurtzi</i>	X	-	X	X	X	-	X	-
<i>Cladophlebis mesozoica</i>	X	X	X	-	-	-	-	X
<i>Dictyophyllum</i> sp.	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Dictyophyllum tenuifolium</i>	-	X	X	-	X	-	X	X
<i>Dictyophyllum fuenzalidai</i>	-	X	-	-	X	-	X	-
<i>Asterotheca</i> sp.	-	X	X	-	X	-	X	-
<i>Kurtziana</i> sp.	X	X	X	-	X	-	X	-
<i>Kurtziana cacheutensis</i>	-	X	X	-	X	-	X	-

<i>Pterophyllum</i> sp.	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Pterophyllum</i> <i>azcaratei</i>	-	X	X	-	X	-	X	-
<i>Linguifolium</i> sp.	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Linguifolium</i> <i>lillianum</i>	X	X	X	-	X	X	X	-
<i>Dicroidium</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Dicroidium</i> <i>lancifolium</i>	X	X	-	-	-	-	X	X
<i>Dicroidium</i> <i>odontopteroides</i>	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Heidiphyllum</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Heidiphyllum</i> <i>elongatum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Heidiphyllum</i> <i>minutifolium</i>	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Spiropteris</i> sp.	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Rochipteris</i> sp.	-	X	X	-	-	-	X	X
<i>Lepidopteris</i> <i>stormbergensis</i>	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neocalamites</i> sp.	X	X	-	X	-	X	X	X
<i>Gleichenites</i> sp.	X	X	-	-	X	-	X	X

<i>Gleichenites gallegoi</i>	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gleichenites cachivaritensis</i>	X	-	-	-	-	-	X	X
<i>Pseudoctenis</i> sp.	X	X	-	-	X	X	X	-
<i>Pseudoctenis multilineata</i>	X	-	-	-	-	-	X	-
<i>Ginkgoites</i> sp.	X	-	-	X	X	-	X	-
<i>Ginkgoites palmata</i>	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ginkgoites matatiensis</i>	X	-	-	X	-	-	-	-
<i>Sphenobaiera</i> sp.	X	X	-	-	X	X	X	X
<i>Sphenobaiera calensis</i>	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phoenicopsis</i> sp.	X	-	-	X	-	-	-	-
<i>Taeniopteris</i> sp.	-	X	-	X	X	X	X	-
<i>Taeniopteris parvilocus</i>	-	X	-	X	-	-	-	-
<i>Chansitheca</i> sp.	-	X	-	-	X	-	-	-

En la tabla 12 observamos la comparación de la macroflora (un total de 37 taxones) entre las tres localidades en estudio (Estratos Cajón Troncoso y formaciones Llafquentué-Huimpil y Panguipulli). Además, se hace una comparación entre las tres localidades en estudio y localidades coetáneas de Gondwana. Para realizar la comparación entre las tres localidades se ocuparon las identificaciones de las 456 muestras, siendo gran parte de ellas publicadas en los trabajos de Troncoso & Herbst, 2000; Troncoso *et al.*, 2004; Zavattieri *et al.*, 2003 y Herbst *et al.*, 2005. Por otro lado, para la comparación entre las tres localidades y otras

localidades coetáneas de Gondwana se hizo una búsqueda de artículos de diferentes unidades geológicas (e.g., Herbst, 2000; Leppe & Moisan, 2003; Gnaedinger & Herbst, 2004; Leppe *et al.*, 2006; Troncoso & Herbst, 2007; Moisan *et al.*, 2010; Herbst & Troncoso, 2012; Moisan, 2023), siendo seleccionadas por el número de ejemplares descritos en publicaciones. Finalmente, se eligieron 5 unidades geológicas presentes en Chile, dos de la zona norte (formaciones La Ternera y Quebrada del Salitre), una de la zona centro (Formación Estero la Higuera) y dos de la zona sur (formaciones Santa Juana y Trálcan). Con estos datos se realizó una matriz de datos los cuales fueron ingresados al programa Rstudio para generar un cluster de similitud (Figura 10).



**Figura 10.** Cluster de similitud entre las macrofloras presentes en 8 localidades del norte, centro y sur de Chile, con su valor de significancia en cada rama del dendrograma

Se puede deducir de la relación de similitud (Figura 10), de que existe una estrecha relación entre la Formación Tralcán y los Estratos Cajón Troncoso, y entre las formaciones Santa Juana y Quebrada de Salitre. Además, se puede mencionar que la Formación Panguipulli es más similar a la rama Tralcán-Cajón Troncoso y que la Formación La ternera es la que menos parecido tiene con las otras unidades sedimentarias. Además, la macroflora que se encontró mayormente presente en estas 8 localidades fueron *Cladophlebis* sp., *Dictyophyllum* sp., *Pterophyllum* sp., *Linguifolium* sp., *Dicroidium* sp., *Dicroidium odontopteroides*, *Heidiphyllum* sp., *Heidiphyllum elongatum*, siendo esto esperado, ya que, algunos de estos elementos florísticos diversificaron en el Triásico y son muy representativos en la macroflora de Gondwana, por ejemplo, *Pterophyllum*, *Dicroidium* y *Heidiphyllum* (Kerp *et al.*, 2020).

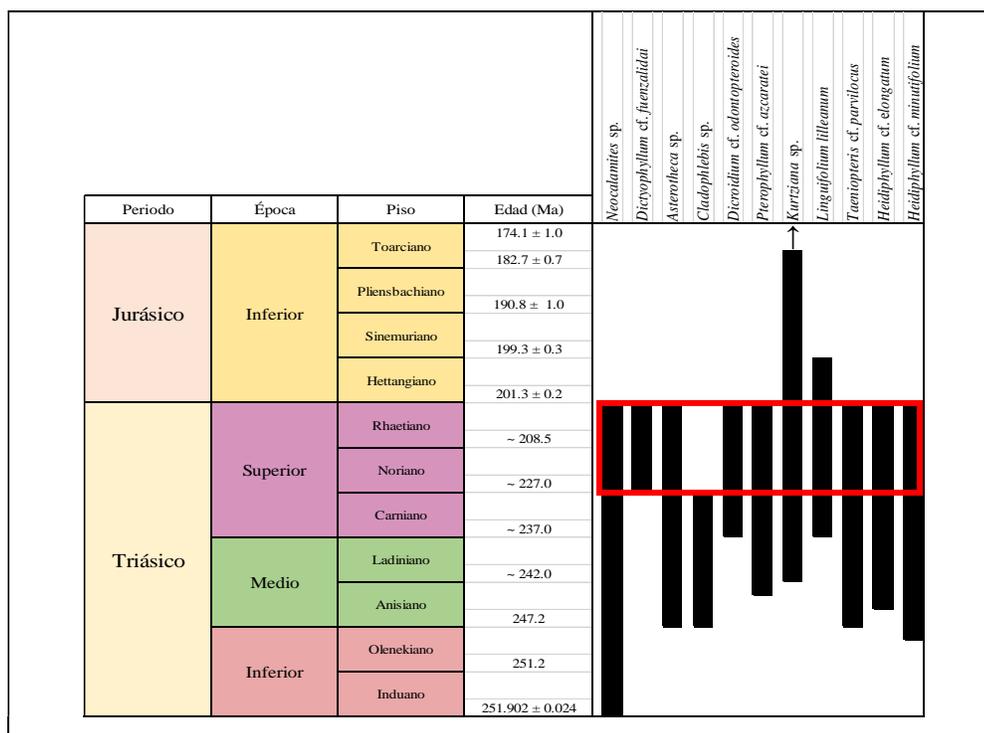
Con relación a las unidades geológicas en estudio (Estratos Cajón Troncoso y formaciones Panguipulli y Llafquentué-Huimpil) se observa una relación florística entre ellas. Esto además del análisis de similitud se puede sostener con los datos de la tabla 12, donde 10 taxones se encuentran presente en todas las localidades (*Cladophlebis* sp., *Cladophlebis mesozoica*, *Dictyophyllum* sp., *Kurtziana* sp., *Linguifolium* sp., *Linguifolium lillieanum*, *Dicroidium* sp., *Dicroidium odontopteroides*, *Heidiphyllum* sp., *Heidiphyllum elongatum*) y 12 taxones por lo menos están presentes en dos de las tres localidades (*Cladophlebis kurtzi*, *Dictyophyllum tenuifolium*, *Asterotheca* sp., *Kurtziana cacheutensis*, *Pterophyllum* sp., *Pterophyllum azcaratei*, *Dicroidium lancifolium*, *Rochipteris* sp., *Neocalamites* sp., *Gleichenites* sp., *Pseudoctenis* sp., *Sphenobaira* sp.).

Por último, al interpretar el parecido florístico y la distancia geográfica que tienen estas unidades sedimentarias se puede inferir que en el caso de la rama Tralcán-Cajón Troncoso existe una correlación respecto a la similitud de su macroflora y que a su vez no se encuentra tan distanciados geográficamente. Además, la relación que podemos observar entre la Formación Panguipulli con la rama anteriormente mencionada era de esperarse, ya que esta

localidad se encuentra entre medio geográficamente y, por ende, su similitud paleoflorística. Con relación, a la estrecha relación entre las formaciones Santa Juana y Quebrada del Salitre es impresionante porque tiene un parecido en su macroflora, sin embargo, geográficamente se encuentran lejanas entre sí, encontrándose una de ellas (Santa Juana) en el Centro Sur de Chile y la otra localidad (Quebrada del Salitre) en el Norte de este país.

## Biocronología

**Tabla 13.** Biocronología de los taxones en estudio para estimar la edad relativa.



En la Tabla 13 se determinó la edad estimada relativa con respecto a las muestras en estudio. En esta biocronología se estimó una edad Triásico Superior: Noriano- Rhaetiano (~227.0-201.3 ± 0.2).

Con relación al trabajo de Moisan, (2023) se determina las edades relativas de secuencias estratigráficas coetáneas de Chile, por ejemplo, la Formación Quebrada del Salitre con una edad relativa de  $\sim 237.0- 201.3 \pm 0.2$ , la Formación Ternera datada  $\sim 227.0\sim 208.5$ , Formación Estero La Higuera  $\sim 227.0\sim 208.5$ , Formación Santa Juana datada  $\sim 237.0\sim 208.5$  y Formación Tralcán  $\sim 237.0- 201.3 \pm 0.2$ . Por lo tanto, todas las formaciones anteriormente mencionadas se encuentran datadas para el Triásico al igual que las localidades en estudio, por lo tanto, se puede mencionar que existe una similitud en sus edades estimadas relativas.

### Interacción paleoecológicas: Planta-Insecto

**Tabla 14.** Tipos de interacciones observadas en muestras de las tres localidades en estudio.

<b>Código de muestra</b>	<b>Especie</b>	<b>Tipos de interacción</b>	<b>Número de interacciones</b>	<b>Tipos de daño (DTs)</b>
SNGM-214	<i>Dictyophyllum tenuifolium</i>	Múltiples agallas	7	DT32, circular a elipsoidal, evitando las venas principales
SNGM-262	<i>Dicroidium</i> sp.	Alimentación externa del follaje (margen)	1	DT81, casi o perfectamente circular (>180° de arco)
NI-06	<i>Linguifolium</i> sp.	Perforación y succión	1	DT53, Elipsoidal a impresiones

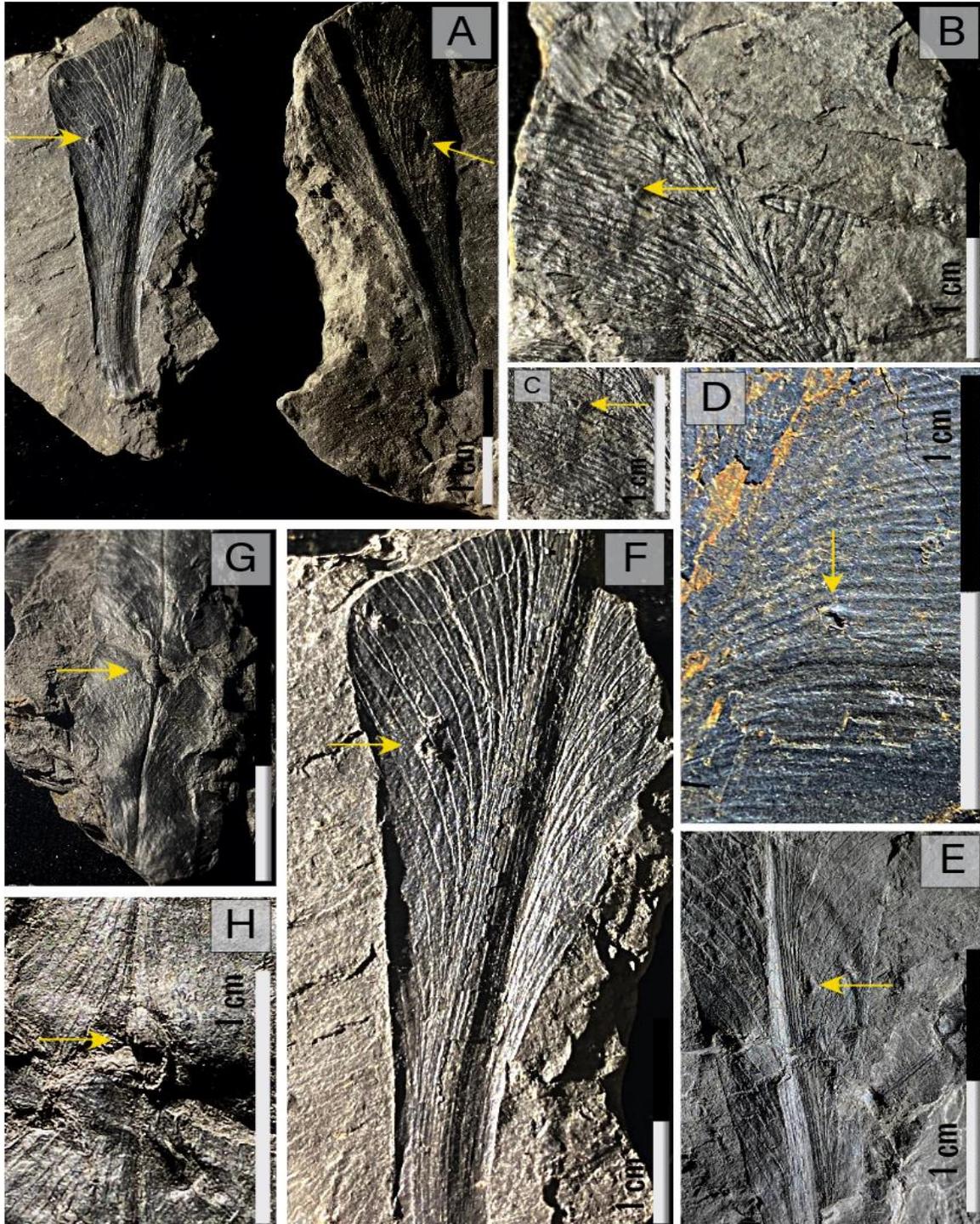
				circulares en 1° venas
NI-07	<i>Linguifolium</i> sp.	Agalla	1	DT sin determinación
NI-08	¿ <i>Kurtziana</i> sp.?	Ovoposición	1	DT76, orientado a lo largo o en el nervio de la hoja 1°
NI-13	<i>Linguifolium</i> sp.	Agalla	1	DT sin determinación
NI-26	<i>Linguifolium</i> cf. <i>lillieanum</i>	Perforación	1	DT sin determinación
SGOPb 585	<i>Chansitheca</i> <i>Asterotheca</i> <i>Rinquifolium</i>	Perforación y Succión	2	DT46, pinchazos circulares <2 mm de diámetros, depresión central
SGOPb- 1939	<i>Dictyophyllum</i> <i>tenuifolium</i>	Perforación y succión	1	DT53, Elipsoidal a impresiones circulares en 1° venas

SGOPb- 1942	<i>Dictyophyllum tenuifolium</i>	Minería de hojas y ovoposición	2	DT39, lineal, entre venas paralelas y DT101, lenticular-ovoidal cicatrices foliares sin patrón
SGOPb 1748	<i>Pseudoctenis multilineata</i>	Perforación y Succión	1	DT132, cicatrices elipsoidales gruesas, pequeñas, entre venas paralelas.
SGOPb 2003	<i>Rochipteris</i> sp.	Alimentación superficie	1	DT sin determinación
SGOPb 2013	<i>Rochipteris</i> sp.	Minería de hojas	1	DT39, lineal, entre venas paralelas
FLFH-10	<i>Linguifolium</i> cf. <i>lillieanum</i>	Alimentación externa del follaje (margen)	1	DT12, superficial a profunda del margen de la hoja

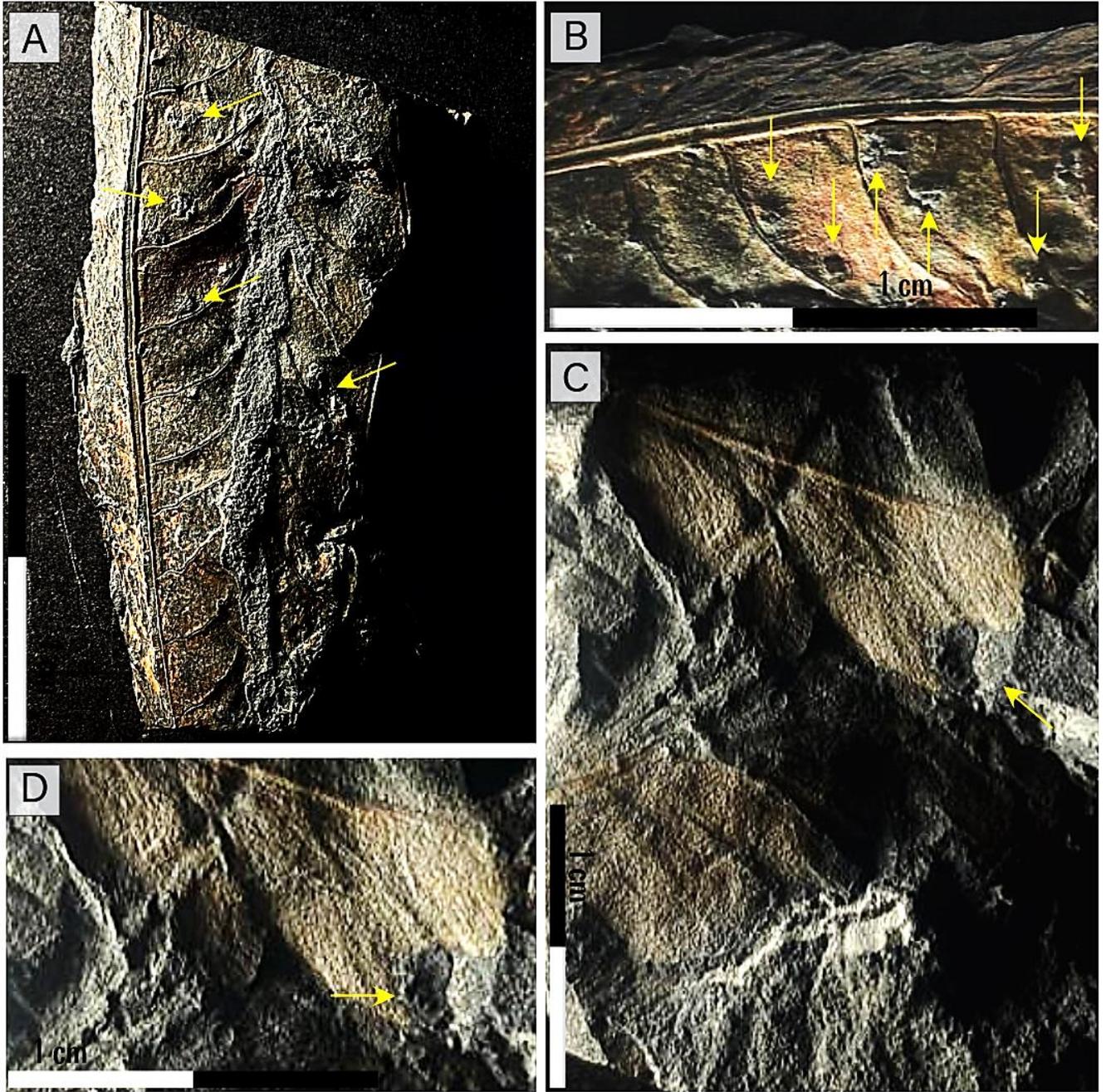
FLFH-17	<i>Linguifolium</i> cf. <i>lillieanum</i>	Agalla	1	DT sin determinación
Total	15	-	23	-

En la tabla 14 se observa un total de 23 interacciones planta-insecto encontradas en las 456 muestras que fueron estudiadas en las tres colecciones (MNHN, Sernageomin y UNAB). Estas 23 interacciones se seleccionaron y agruparon en 6 FFG (grupos de alimentación funcional), las cuales son: alimentación externa del follaje, alimentación de la superficie, perforación y succión, perforación, minería de hojas, ovoposición y agalla, presentes en 8 taxones (*Dictyophyllum tenuifolium*, *Dicroidium* sp., *Linguifolium* sp., ¿*Kurtziana* sp.?, *Linguifolium* cf. *lillieanum*, *Chansithea* *Asterotheca* *Rinquifolium*, *Pseudoctenis multilineata*, *Rochipteris* sp.) que se puede visualizar en las figuras 10-13.

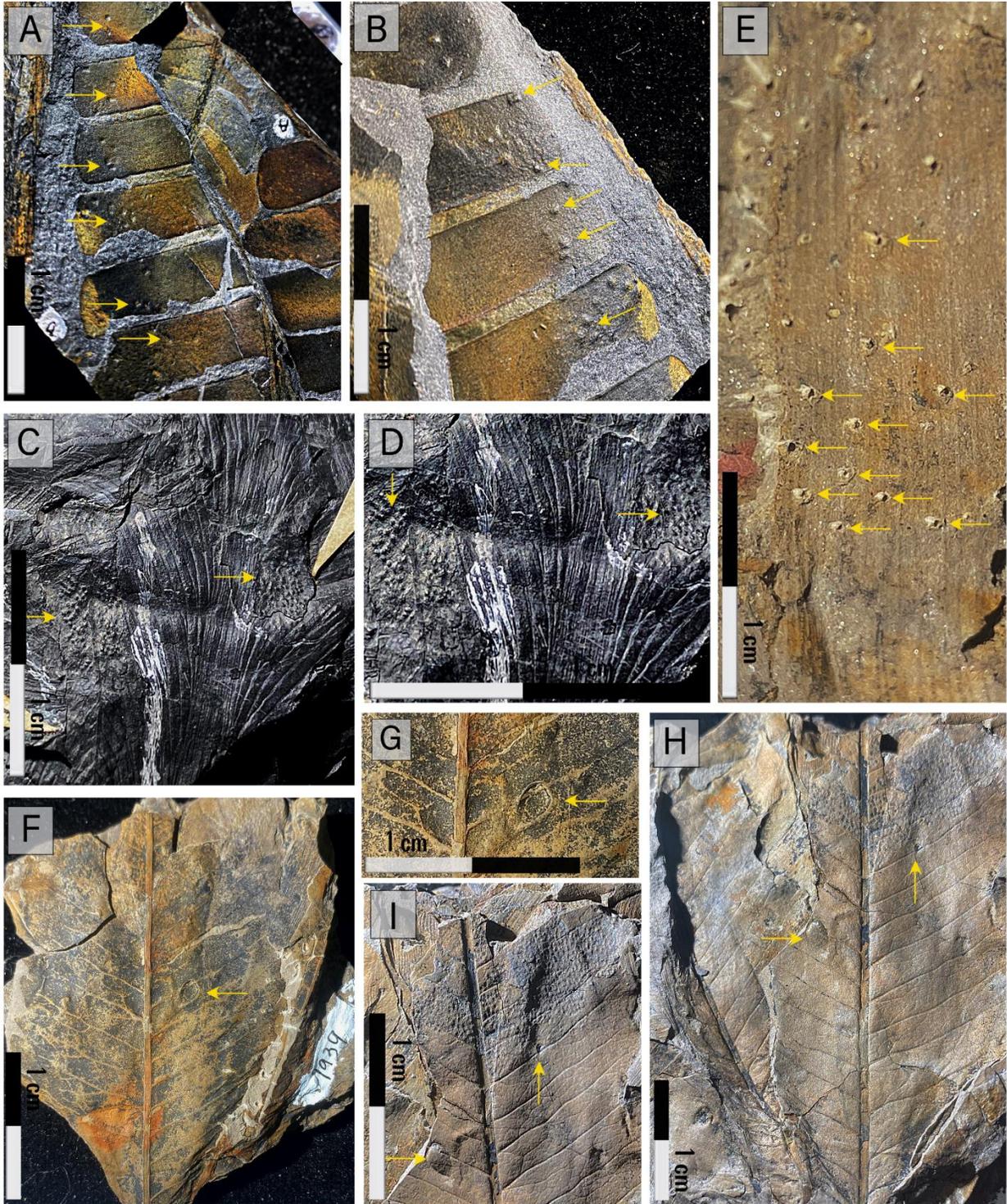
La interacción más frecuente fue la agalla, siendo un total de 10 veces presentes en 3 taxones (*Dictyophyllum tenuifolium*, *Linguifolium* sp. y *Linguifolium* cf. *lillieanum*). También, se identificó el tipo de daño (DTs) con ayuda del atlas de Labandeira *et al.*, (2007), que presenta caracteres para la clasificación e identificación de estos DTs, sin embargo, algunos FFG no pudieron ser clasificados, como, es el caso de algunas agallas (FLFH-17, NI-07, NI-13 y NI-26) y un tipo de alimentación de superficie (SGOPb- 2003).



**Figura 11.** A, F- *Linguifolium* sp. (Agalla, DT S/I). NI-07. B, C- *Linguifolium* sp. (Perforación y succión, DT53). NI-06. D- *Linguifolium* cf. *lillieanum* (Perforación, DT S/I). NI-26. E- *Linguifolium* sp. (Agalla, DT S/I). NI-13. G, H- ¿*Kurtziana* sp.? (Ovoposición, DT76). NI-08. Escala: 1 cm.

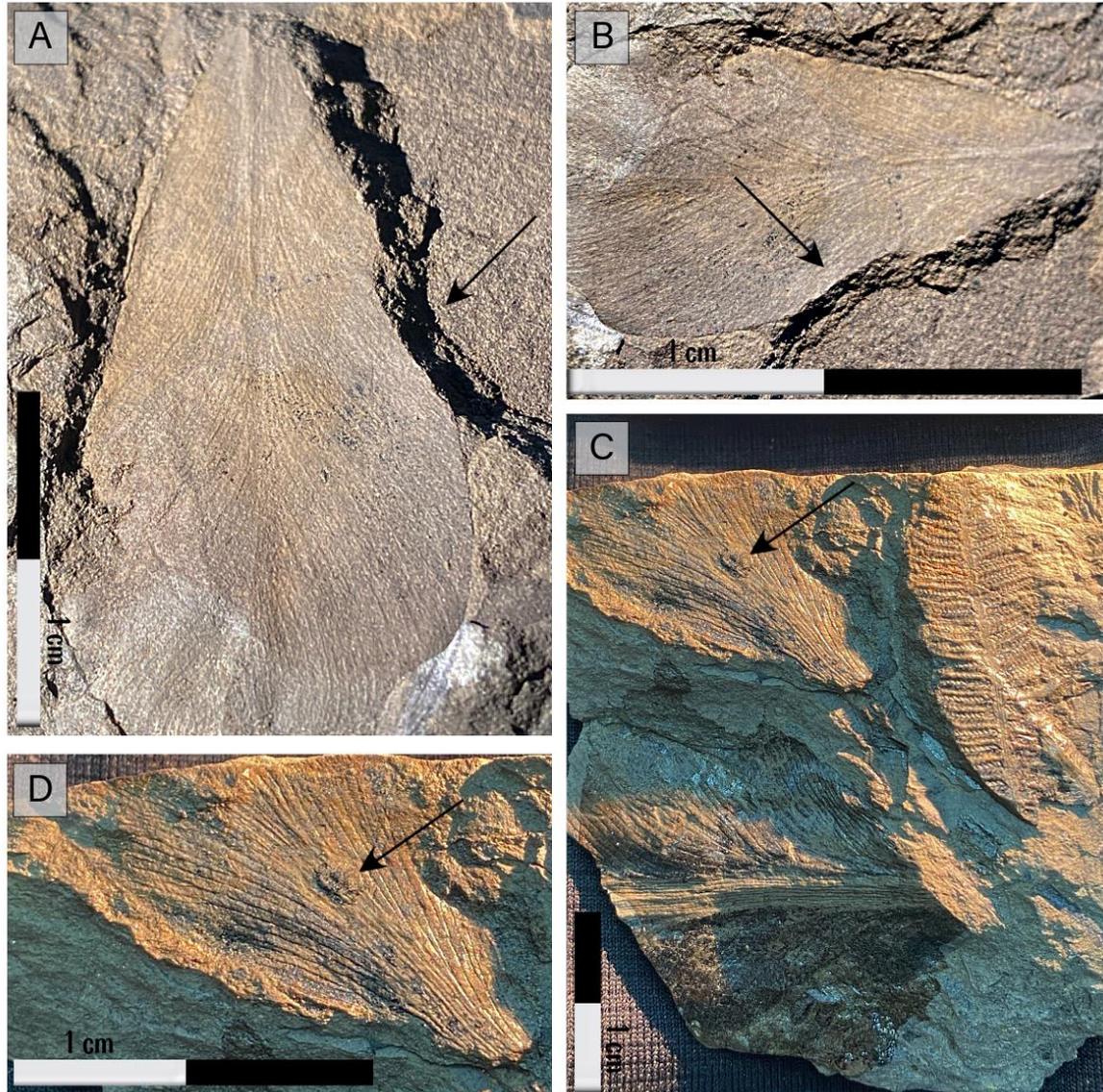


**Figura 12.** A, B- *Dictyophyllum tenuifolium* (Múltiples agallas, DT32). SNGM-214. C, D- *Dicroidium* sp. (Alimentación externa del follaje: Margen, DT81). SNGM-262. Escala: 1 cm.



**Figura 13.** A, B- *Pseudoctenis multilineata* (Perforación y succión, DT132). SGOPb-1748. C, D- *Chansitheca Asterotheca Rinquifolium* (Perforación y Succión, DT46). SGOPb-585. E- *Rochipteris* sp. (Minería de hojas,

DT39). SGOPb-2013. F, G- *Dictyophyllum tenuifolium* (Perforación y succión, DT53). SGOPb-1939. H, I- *Dictyophyllum tenuifolium* (Minería de hojas y ovoposición, DT39, DT101). SGOPb-1942. Escala: 1 cm.



**Figura 14.** A. B- *Linguifolium* cf. *lillieanum* (Alimentación externa del follaje: Margen, DT12). FLFH- 10. D, E- *Linguifolium* cf. *lillieanum* (Agalla, DT S/I). FLFH-17. Escala: 1 cm

## DISCUSION

Las 401 especímenes que fueron estudiadas se encuentran asociadas a tres unidades geológicas (Estratos Cajón Troncoso y formaciones Panguipulli y Llafquentué-Huimpil). Estas se clasificaron en 8 órdenes, donde 1 se asocia a Equisetales, 3 a helechos (Gleicheniales Marattiales y Osmundales), 1 pertenece a helechos con semillas (Corystospermales) y 3 asociadas a ordenes de gimnospermas (Cycadeoidales, Cycadales y Coniferales). Además, se intentó con ayuda de las descripciones y las tablas comparativas que los ejemplares fueran clasificados a nivel de especie, sin embargo, por la fragmentación o la baja cantidad de muestras solo se pudo en 8 taxones (*Dictyophyllum* cf. *fuenzalidai*, *Cladophlebis* cf. *mesozoica*, *Dicroidium* cf. *odontopteroides*, *Pterophyllum* cf. *azcaratei*, *Linguifolium* cf. *lillieanum*, *Taeniopteris* cf. *parvilocus*, *Heidiphyllum* cf. *elongatum*, *Heidiphyllum* cf. *minutifolium*) de un total de 12, siendo los restantes clasificados a nivel de género (*Neocalamites* sp., *Spiropteris* sp., *Asterotheca* sp., *Kurtziana* sp.).

Los taxones que se mencionan en este trabajo son concordantes con estudios anteriores de estas mismas localidades (e.g., Troncoso & Herbst, 2000; Zavattieri *et al.*, 2003; Troncoso *et al.*, 2004; Herbst *et al.*, 2005) y también, su macroflora tiene similitud con otros estudios de localidades coetáneas de Gondwana como, las formaciones Santa Juana, Tralcán, Estero la Higuera, La Ternera y Quebrada del Salitre que se encuentran datadas en el Triásico (e.g., Herbst, 2000; Leppe & Moisan, 2003; Gnaedinger & Herbst, 2004; Leppe *et al.*, 2006; Troncoso & Herbst, 2007; Moisan *et al.*, 2010; Herbst & Troncoso, 2012; Moisan, 2023). Respecto a su sistemática paleobotánica no hay especies nuevas, sin embargo, este estudio apoya con más evidencias y además con un análisis de similitud de la macroflora presente en estas unidades geológicas.

Con relación a las interacciones planta-insecto se identificaron por lo menos una en cada localidad de estudio, con un total de 23 interacciones paleoecológicas en 8 taxones (*Dictyophyllum tenuifolium*, *Dicroidium* sp., *Linguifolium* sp., *Linguifolium* cf. *lillieanum*, ¿*Kurtziana* sp.?, *Chansithea* *Asterotheca* *Rinquifolium*, *Pseudoctenis multilineata*,

*Rochipteris* sp.). Los grupos de alimentación funcional (FFG) que se observaron fueron alimentación externa del follaje, alimentación superficie, perforación y succión, perforación, minería de hojas, ovoposición y agalla; siendo esta última la que se encuentra mayormente representada en las muestras con un total de 10 veces presentes en 3 taxones. Los problemas que hubo al trabajar con estas interacciones fue que se podían identificar los grupos funcionales de alimentación (FFG), sin embargo, las descripciones de los tipos de daños (DTs) mencionados en el atlas de Labandeira *et al.*, (2007) no eran similares a las estructuras presente en los taxones. Por ejemplo, se encontraron agallas en *Linguifolium* sp., y *Linguifolium* cf. *lillieanum*, pero, no se pudo asociar a un DTs. Por lo tanto, para futuros trabajos se deberían describir y asociar un nombre a este tipo de agallas, que se encontraron presenten más de una vez en este trabajo y esto sería un aporte al conocimiento en el área de la paleoecología.

Las paleofloras que crecieron durante el Triásico en Gondwana experimentaron condiciones climáticas fluctuantes. En el Triásico Temprano dominaron las condiciones áridas a semiáridas con algunas variaciones estacionales que fueron húmedas y con precipitaciones marcadas en el verano al interior de Gondwana (Mancuso *et al.*, 2021; Pedernera *et al.*, 2022). En el Triásico Medio de América del Sur comprendió climas semiáridos con estacionalidades húmedas más marcadas que el Triásico Temprano, y durante el Triásico Tardío experimentó condiciones climáticas estacionales subhúmedas con lluvias invernales y con algunos intervalos semiáridos que ocurrieron en el interior del continente (Mancuso *et al.*, 2021; Pedernera *et al.*, 2022). Por lo tanto, esta variación en el clima en el Triásico nos puede revelar que las macrofloras tenían preferencias por algunos climas en específico, sin embargo, había algunos taxones, que se encontraban distribuidos en diferentes unidades geológicas de Gondwana y también, en paleoclimas diferentes. Esta fluctuación en el clima se sugiere en el trabajo de Padernera *et al.*, (2022) que podría estar asociada a las estrategias que ocuparon las plantas para desarrollarse, colonizar y reproducirse en diferentes ambientes y condiciones climáticas, por ejemplo, el grupo de los helechos del pérmico pasaron de reproducirse en su mayoría por esporas y cambiaron a la reproducción por semilla como es la flora de *Dicroidium* (Kustatscher *et al.*, 2018; Padernera *et al.*, 2022). Además, otros taxones como las de Cycadales tenían preferencias en climas semiáridos con periodos de

estables lluvias en diferencia de las gimnospermas (e.g., *Linguifolium*, *Sphenopteris*) que preferían zonas subhúmedas y con pocas estacionalidades. La flora de *Dicroidium* a su vez, tuvieron un aumento de taxones en el Triásico Medio donde hubo estacionalidades húmedas más marcadas y este clima desarrolló ambientes deltaicos y fluviales que generaron ambientes propicios para la conservación y futuros registros fósiles de esta paleoflora (Padrnera *et al.*, 2022). Por último, los ambientes y el paleoclima del Triásico Tardío fueron precursores para un recambio florístico, pasando desde el dominio del grupo de las pteridospermas a una tendencia al alza de mayor número de ejemplares de coníferas (Padrnera *et al.*, 2022).

## CONCLUSION

En este estudio se pudo determinar que las unidades geológicas en estudio (Estratos Cajón Troncoso y formaciones Panguipulli y Llafquentué-Huimpil) tiene una relación paleoflorísticas entre ellas, lo cual se encuentra demostrado en el análisis de similitud y en la tabla 12. Además, estas tres unidades sedimentarias se encuentran dominadas por Flora de *Dicroidium* estando presente taxones como, *Dicroidium*, *Asterotheca* y *Gleichenites* en por lo menos dos de las tres localidades y a base de estas evidencias la primera hipótesis de este trabajo es aceptada. Con relación, a la comparación entre la paleoflora de las tres localidades en estudio con otras unidades geológicas coetáneas de Gondwana representado en el análisis de similitud, se puede inferir que: (1) presenta una estrecha relación la Formación Tralcán y los Estratos Cajón Troncoso; (2) se encuentran relacionadas las formaciones Santa Juana y Quebrada de Salitre; (3) la Formación Panguipulli es más similar a la rama Tralcán-Cajón Troncoso; y (4) la Formación La ternera es la que menos parecido tiene con las otras unidades sedimentarias. Además, los datos de la tabla 12 nos muestran que 3 taxones (*Dicroidium* sp., *Heidiphyllum* sp. y *Heidiphyllum elongatum*) están presentes en todas las localidades y 14 taxones se encuentran presentes en más de la mitad de las localidades (*Cladophlebis* sp., *Cladophlebis kurtzi*, *Dictyophyllum* sp., *Dictyophyllum tenuifolium*, *Dicroidium odontopteroides*, *Gleichenites* sp., *Kurtziana* sp., *Linguifolium* sp., *Linguifolium lillieanum*, *Neocalamites* sp., *Pseudoctenis* sp., *Pterophyllum* sp., *Sphenobaira* sp. y *Taeniopteris* sp.), por lo tanto, se puede inferir que sí hay similitud en su composición paleoflorística.

Con relación a la edad relativa que se obtuvo en la biocronología (tabla 13), se estimó que las muestras en estudio son del Triásica Superior (Noriano- Rhaetiano), aproximadamente entre 227.0 y  $201.3 \pm 0.2$ , lo cual, tiene una similitud con otros rasgos briocrones de secuencias estratigráficas de regiones del Gondwana, por ejemplo, la Formación Quebrada del Salitre tiene una edad relativa de  $\sim 237.0- 201.3 \pm 0.2$ , Formación Santa Juana datada  $\sim 237.0- \sim 208.5$  y Formación Tralcán  $\sim 237.0- 201.3 \pm 0.2$ . Por lo tanto, al tener una similitud en sus edades estimadas relativas y, además, una composición florística parecida es que se acepta la segunda hipótesis de este trabajo.

Por último, se pudieron visualizar 23 interacciones planta-insecto presentes en por lo menos un taxón de cada localidad en estudio y es concordante con el trabajo de Labandeira, (2006) que hace alusión que en el Triásico existió una expansión de herbivoría. Estas 23 interacciones se agruparon en 7 grupos de alimentación funcional (FFG), los cuales son: alimentación externa del follaje, alimentación superficie, perforación y succión, perforación, minería de hojas, ovoposición y agalla. Siendo esta última la que se encuentra mayormente representada en las muestras con un total de 10 veces presentes en 3 taxones (*Dictyophyllum tenuifolium*, *Linguifolium* sp., *Linguifolium* cf. *lillieanum*). Por lo tanto, se acepta la tercera hipótesis de este trabajo, siendo la interacción planta-insecto de tipo agalla la más representativa en las muestras, la cual corresponde a un 44% del total.

## ANEXO

### 1- Anexo

**Tabla 1.** Caracteres importantes para describir y clasificar flora entre sus órdenes, familias, géneros y especies (Maurillo, 1988; Smith, *et al.*, 2006; Arantes *et al.*, 2008; Rodríguez *et al.*, 2021).

<b>Caracteres importantes para su descripción e identificación:</b>	<b>Ejemplos</b>
Tipo de Frondas u hoja	Bifurcada, simples, pinnatifida, pinnada, bippinnatifida, bipinnada, tripinnatifida y tripinnada
Tipo de venación	Venas simples, divididas, aeroladas, aeroladas con venillas y catadrómica.
Disposición (ej. pinnas y pínulas)	Alternas, subopuestas y opuestas.
Forma del margen	Entero, serrulado, aserrado, doblemente aserrada, crenado, lobado, sinuado, ondulado, inciso, eroso y dentado.
Forma del ápice	Acuminado, agudo, redondeado, obtuso, retuso, obcordado, cuspidado, mucronado y truncado.
Formas reproductivas (ej. Soros)	Soros a lo largo de las venas, redondeado, lineal y marginal, lineal y medial, indusio peltado, indusio como escama, falso indusio e indusio como copa.

Tipo de rizoma	Rizoma erecto, rastrero corto, rastrero corto, rastrero largo y ramificado, estolones, rastrero largo, ramificado y carnoso.
----------------	--

	Panguipulli	Llafquentue-Huimpil	Cajon_Troncoso	Tralcan
Llafquentue-Huimpil	0.5833333			
Cajon_Troncoso	0.6562500	0.4285714		
Tralcan	0.6785714	0.7333333	0.7500000	
Santa_Juana	0.5757576	0.2857143	0.4000000	0.6923077
Estero_Higuera	0.6296296	0.5384615	0.6363636	0.6666667
La_Ternerera	0.4545455	0.2666667	0.4285714	0.6896552
Quebrada_salitre	0.5357143	0.4444444	0.5217391	0.7272727
	Santa_Juana	Estero_Higuera	La_Ternerera	
Llafquentue-Huimpil				
Cajon_Troncoso				
Tralcan				
Santa_Juana				
Estero_Higuera	0.5217391			
La_Ternerera	0.2222222	0.5384615		
Quebrada_salitre	0.5925926	0.5263158	0.4444444	

**Figura 15.** Matriz de distancia ocupada para la realización de cluster de similitud

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

Arantes, A. A., J. Prado, & M. A. Ranal. 2008. Samambaias da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil: Anemiaceae, Aspleniaceae, Cyatheaceae e Lygodiaceae. *Rodriguésia*, 59: 845-858

Artabe, A. E., Ganuza, D. G., Spalletti, L. A., Zuñiga, A., & Morel, E. M. 2005. Revisión de la paleoflora del cerro La Brea (Jurásico Temprano), provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 42(2), 429-442.

Artabe, A. E., Morel, E. M., Ganuza, D. G., Zavattieri, A. M., & Spalletti, L. A. 2007. La paleoflora triásica de Potrerillos, provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 44(2), 279-301.

Artabe, A. E., Zamuner, A. B., & Archangelsky, S. 1991. Estudios cuticulares en cycadópsidas fósiles, el género *Kurtziana Frenguelli* 1942. *Ameghiniana*, 28, 365-374.

Askin, R.A., R. Charrier, F. Hervé, R. Thiele y J. Frutos. 1981. Palynological investigations of Paleozoic and Lower Mesozoic sedimentary rocks of central Chile. Comunicaciones (Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Departamento de Geología, Universidad de Chile) 32: 10-25

Badii, M., J. Landeros, & V. Garza-Almanza. 2015. Historia evolutiva de la vida. *Cultura Científica y tecnológica*, (24).

Barbacka, M. A. R. I. A., & Bodor, E. M. E. S. E. 2008. Systematic and palaeoenvironmental investigations of fossil ferns *Cladophlebis* and *Todites* from the Liassic of Hungary. *Acta Palaeobotanica*, 48(2), 133-149.

Beltrán, M., Bodnar, J., & Melchor, R. 2021. The genera *Heidiphyllum* and *Dordrechtites*, and associated fossil wood from the Triassic Ischichuca Formation, northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 107, 103142.

Berry, E. W. 1912. American Triassic Neocalamites. *Botanical Gazette*, 53(2), 174-180.

Blanco-Moreno, C., & Buscalioni, Á. D. 2021. Quantitative and qualitative frond analysis of the fern *Cladophlebis*: Distinguishing morphotypes from the Barremian locality of Las Hoyas (southwestern Iberia Basin, Cuenca, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 292, 104476.

Bomfleur, B., & Kerp, H. 2010. *Dicroidium* diversity in the Upper Triassic of north Victoria Land, East Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 160(3-4), 67-101.

Bonaparte, J. F. 2014. *El origen de los mamíferos* (1ª edición). Fundación de Historia Natural Félix De Azara. Buenos Aires, Universidad Maimónides, 28 pp.

Bose, M. N., & Jana, B. N. 1977. *Dictyophyllum* and *Hausmannia* from the Lower Cretaceous of Saurashtra, India. *Journal of Palaeosciences*, 26(1-3), 180-184.

Charrier, R., L. Pinto, & M. P. Rodríguez. 2007. Tectonostratigraphic evolution of the Andean Orogen in Chile. Teresa Moreno & Wes Gibbons. London, 440 pp.

Cornejo, C., B. J. Muñoz, & C. V. Covacevich. 1982. Presencia del jurasico sedimentario marino en el Cajon Troncoso, Alta Cordillera de los Andes, VII región, Chile: noticia preliminar. In *Acta 3 Congreso Geológico Chileno (Concepción 1982)*. Vol 1, 8-14 pp.

Cúneo, N. R. 2000. *Asterotheca frenguelli* (Archangelsky y de la Sota) nov. comb., helecho pérmico de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 37(3), 363-367.

Desojo, J. B., Sterli, J., & Fiorelli, L. E. 2021. Tortugas y arcosaurios en los inicios del Mesozoico. Asociación Covil Ciencia Hoy. 80-87

Escapa, I. H., & Cúneo, N. R. 2006. Primer registro de *Neocalamites* (Halle) Vladimirovicz en el Pérmico de Gondwana. *Ameghiniana*, 43(1), 85-92.

Esteras Pérez, F. J., & E. Sanchis Duato. 2022. Glosario botánico ilustrado. Universitat Politècnica de València, España, 506 pp.

Fritzsche, C.H. 1921. La jeología de la rejión comprendida entre los ríos Cautín, Cholchol i Quillen en la provincia de Cautín i los yacimientos de carbón antracitoso de Nielol. *Boletin Minero Sociedad Nacional de Minería*. 33 (3): 595-628.

Gallego, O. F. 1997. Nota Paleontológica. Hallazgos de insectos triásicos en la Argentina. *Ameghiniana*, 34(4), 511-516.

Gallego, O. F., Gnaedinger, S., Kirsten, O., & Giovanelli, S. 2003. Primera cita de trazas fósiles de insectos en hojas del Pérmico de Uruguay y Triásico de Chile. Resumen Universidad Nacional del Nordeste Comunicaciones Científicas y Tecnología, 1-4 pp.

Genise, J. E. 1999. Paleoicnología de insectos. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 58(1-2).

Gnaedinger, S. C., & Herbst, R. 2004. Pteridophylla del Triásico del Norte Chico de Chile. I. El género *Taeniopteris* Brongniart. *Ameghiniana*. 41 (1); 91-110.

Gnaedinger, S. C., & Herbst, R. 2004. Pteridophylla Triásicas del Norte de Chile. Parte II. *Dejerseya* Herbst, *Linguifolium* (Arber) Retallack y *Yabeiella* Ôishi. Revisión Museo Argetino Ciencias Naturales. 6(1):49-59.

Gnaedinger, S., Villalva, A. S., & Zavattieri, A. M. 2023. Triassic *Equisetites* *lateralis* Phillips with strobilus in organic connection from Patagonia of Argentina and endophytic oviposition insect scars. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 317, 104964.

Guignard, G., Wang, Y., Ni, Q., Tian, N., & Jiang, Z. 2009. A dipteridaceous fern with in situ spores from the Lower Jurassic in Hubei, China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 156(1-2), 104-115.

Gupta, S. S. 1986. On *Taeniopteris crassinervis* (Feistmantel) Walkom from Rajmahal hill, Bihar, India. *Review of palaeobotany and palynology*, 49(3-4), 195-202.

Haller, M. J. 2002. La cuenca triásica de El Tranquilo. In *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz, Relatorio, 15º Congreso Geológico Argentino, El Calafate, Buenos Aires* (pp. 83-86).

Hamad, A. A., Kerp, H., Vörding, B., & Bandel, K. 2008. A late Permian flora with *Dicroidium* from the Dead Sea region, Jordan. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 149(3-4), 85-130.

Hauser, A. 1970. Provincia do Cautin, estudio integrado de los recursos naturales. Geología. *Instituto de Investigación de los Recursos Naturales*. Corporación de Fomento, Informe 29, capitulo I, 82 pp

Herbst, R. 2000. Dipteridaceae (Filicales) del Triásico Superior de Chile. *Revista geológica de Chile*, 27(1), 65-81.

Herbst, R. 2010. Upper Triassic Dipteridaceae (Filicales) from Chile. *Andean Geology*, 27(1), 65-81

Herbst, R., & Amábili, V. F. 2011. *Asterotheca* in Tacuary Formation (Upper Permian) of Eastern Paraguay. *Gaea: Journal of Geoscience*, 7(2), 117.

Herbst, R., Melchor, R., & Troncoso, A. 1998. Las Pteridophyta y el paleoambiente de la parte media de la formación La Ternera (triásico superior), en Quebrada La Cachivarita, III Región, Chile. *Revista geológica de Chile*, 25(1), 85-107.

Herbst, R., & Troncoso, A. 2012. La flora Triásica de la Quebrada Doña Inés Chica, Región de Atacama, Chile. *Gaea: Journal of Geoscience*, 8(2), 55.

Herbst, R., Troncoso, A., & Muñoz, J. 2005. Las tafofloras triásicas de la región de los Lagos, Xma Región, Chile. *Ameghiniana*, 42(2), 377-394.

Horn, M. Y., Adami-Rodrigues, K., & Anzótegui, L. M. 2011. Primeras evidencias de interacción insecto-planta en el Neógeno del Noroeste de la Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14(1), 87-92.

Kerp, H., Mangerud, G., & Gradstein, S. R. 2020. Plants, spores, and pollen. Evolución and Biostratigraphy. German, 119 pp.

Kustatscher, E., Ash, S. R., Karasev, E., Pott, C., Vajda, V., Yu, J., & McLoughlin, S. 2018. Flora of the late Triassic. *The Late Triassic World: Earth in a Time of Transition*, 46: 545-622.

Labandeira, C. C. 2006. The four phases of plant-arthropod associations in deep time. *Geologica*. 4(4), 409-438

Labandeira, C. C., P. Wilf, K. R. Johnson, & F. Marsh. 2007. Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils. *Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Department of Paleobiology, Washington, DC*, 27 pp.

Lanés, S., Gnaedinger, S., Zavattieri, A. M., & Lezama, L. 2013. Paleoambiente sedimentario y plantas fósiles de la Formación El Freno (Jurásico Temprano) en el valle de Las Leñas, Cuenca Neuquina, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 70(4), 465-476.

LEPPE, M., & MOISAN, P. 2003. Nuevos registros de Cycadales y Cycadeoidales del Triásico superior del río Biobío, Chile. *Revista chilena de historia natural*, 76(3), 475-484.

Leppe, M., Moisan, P., Abad, E., & Palma-Heldt, S. 2006. Paleobotánica del Triásico Superior del valle del río Biobío, Chile: Clase Filicopsida. *Revista geológica de Chile*, 33(1), 81-107.

Mancuso, A. C., Horn, B. L. D., Benavente, C. A., Schultz, C. L., & Irmis, R. B. 2021. The paleoclimatic context for South American Triassic vertebrate evolution. *Journal of South American Earth Sciences*, 110, 103321.

Mehlqvist, K., Vajda, V., & Larsson, L. M. 2009. A Jurassic (Pliensbachian) flora from Bornholm, Denmark—a study of a historic plant-fossil collection at Lund University, Sweden. *131*(1-2), 137-146.

Moisan, P. 2023. Devonian to Triassic paleobotanical record from Chile: An overview of the micro-and macrofossil record and fossil localities. *Review of Palaeobotany and Palynology*, Vol. (320), 105014.

Moisan, P., Abad, E., Bomfleur, B., & Kerp, H. 2010. A late triassic flora from Gomero (Santa Juana formation), Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 258(1), 89-106.

Moisan, P., Niemeyer, H., & Kerp, H. 2011. Lycopside from the Upper Devonian of northern Chile with remarks on the geographical distribution of the morphogenus *Haplostigma* Seward. *Paläontologische Zeitschrift*, 85, 231-240.

Morel, E. M., Artabe, A. E., Ganuza, D. G., Bodnar, J., Correa, G., & Spalletti, L. A. 2015. El Triásico de la Formación Carrizal en el depocentro de Marayes (San Juan, Argentina): paleobotánica, tafonomía y bioestratigrafía. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 72(4), 456-469.

Muñoz, J., & H. Niemeyer. 1984. *Hoja Laguna del Maule: regiones del Maule y del Biobío*: carta geológica de Chile 1:250.000. Servicio Nacional de Geología y Minería.

Murillo, M.T. 1988. *Pteridophyta I: Culcitaceae, Dicksoniaceae, Lophosoriaceae, Toxosmataceae, Metaxyaceae, Plagiogyriaceae*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Colombia, 54 pp.

Naugolnykh, S. V. 2009. A new fertile *Neocalamites* from the Upper Permian of Russia and equisetophyte evolution. *Geobios*, 42(4), 513-523.

Opazo, L. F., R. Twitchett, & L. Mander. 2008. Extinciones masivas: Triásico-Jurásico (TJ), ejemplo de una crisis biótica en ecosistemas marinos. In *I simposio-paleontología en Chile-libro de actas*. Vol. 2 (3), pp. 172.

Parada, M.A. & H. Moreno, 1980. Estratigrafía y ambiente de depositación de la formación triásica superior Llafquentue-Huimpil, provincia de Cautín (38° 30' – 72° 40' W). *Departamento de Geología, Universidad de Chile*, 30,15-31

Pattemore, G. A., Rigby, J. F., & Playford, G. 2015. The Mesozoic megafossil genus *Linguifolium* Arber 1917. *Acta Palaeobotanica*, 55(2), 123-147.

Pedernera, T. E., Mancuso, A. C., & Ottone, E. G. 2022. Triassic paleoclimate and paleofloristic trends of southwestern Gondwana (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 116, 103852.

Peñalver, E., Martínez-Delclòs, X., & Arillo, A. 1999. Yacimientos con insectos fósiles en España. *Spanish Journal of Palaeontology*, 14(2), 231-245.

Pott, C., van Konijnenburg-van Cittert, J. H., Kerp, H., & Krings, M. 2007. Revision of the *Pterophyllum* species (Cycadophytina: Bennettitales) in the Carnian (Late Triassic) flora from Lunz, Lower Austria. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 147(1-4), 3-27.

Rodríguez, R., J. Espejo, D. Penneckamp & J. Macaya. 2021. Guía de Campo: Helechos de Chile Continental e Insular. Ed. Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile. 360 pp.

Smith, A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider, & P. G. Wolf. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon*, 55(3), 705-731

Spalletti, L. A., Morel, E. M., Franzese, J. R., Artabe, A. E., Ganuza, D. G., & Zúñiga, A. 2007. Contribución al conocimiento sedimentológico y paleobotánico de la Formación El Freno (Jurásico Temprano) en el valle superior del río Atuel, Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 44(2), 367-386.

Tassi, L. V. 2016. Estudio de la fauna de Spinicaudata a través del Triásico de Argentina y su recuperación luego del evento de extinción Permo-Triásico. *Unpublished PhD Thesis*, Facultad de Ciencias Exactas y Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Townrow, J. A. 1957. On *Dicroidium*, probably a pteridospermous leaf, and other leaves now removed from this genus. *South African Journal of Geology*, 60(1), 21-60.

Troncoso, A., & R. Herbst. 2000. La Taoflora Triásica del Cajón Troncoso, Alta Cordillera del Maule, 7ª Región, Chile. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 2(2), 137-144.

Troncoso, A., & Herbst, R. 2007. Cuatro flóruas del Triásico Superior del centro sur de Chile (Cerro Ranguilí, Cerro Quilvo, Cerro Gupo y Río Quillén). *Ameghiniana*, 44(4), 661-672

Troncoso, A., R. Herbst, & J. M. Bravo. 2004. La flora fósil de la Formación Huimpil-Llafquentué, Triásico Superior, IX Región, Chile. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 6(2), 313-319.

Tryon, R. M., & A. F. Tryon. 1982. Dicksoniaceae. *Ferns and Allied Plants: With Special Reference to Tropical America*, Springer, Nueva York, pp. 138-155.

Vieira, C. E., Iannuzzi, R., Guerra-Sommer, M., Díaz-Matrínez, E., & Grader, G. W. 2004. Permian plants from the Chutani Formation (Titicaca Group, northern Altiplano of Bolivia): I. Genera Pecopteris and Asterotheca. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76, 117-128.

Yan, M. X., Liu, L., & Wang, J. 2017. Taeniopteris cf. multinervis Weiss with cuticle anatomy from the lower Permian of Baode, North China. *Palaeoworld*, 26(1), 83-94.

Zavattieri, A. M., R. Herbst, & J. M. Bravo. 2003. Microflora de la Formación Panguipulli (Triásico Superior), en Licán Ray, Lago Calafquén, 10° Región, Chile. *Ameghiniana*, 40(4), 585-600.

Zhou, N., Li, L., Wang, Y., Lu, N., Xu, Y., & Wu, X. 2023. Fertile organs and in situ spores of a marattialean fern (*Asterotheca*) from the Early Permian of northwestern China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 309, 104813.