

BIOGEOGRAFÍA DE LOS BOSQUES SUBTROPICAL-TEMPLADOS  
DEL SUR DE SUDAMÉRICA.  
HIPÓTESIS HISTÓRICAS

CAROLINA VILLAGRÁN<sup>a</sup>

RESUMEN

Este trabajo busca enfatizar el rol heurístico que han tenido algunas hipótesis pioneras en la dilucidación de la compleja historia evolutivo-biogeográfica de los bosques del Cono Sur de América. Primeramente, se esquematiza la estructura biogeográfica mixta de los bosques subtropicales y templado-lluviosos de Chile, sobre la base de un breve examen de la distribución geográfica y de las relaciones filogenéticas de los principales componentes florísticos. Se destaca el carácter arcaico de esta flora, cuyo origen se remonta al Cretácico-Paleógeno, en un escenario marcado por profundos cambios geológicos, oceanográficos y climáticos asociados al desmembramiento del hipercontinente de Gondwana. En segunda instancia, se revisan los efectos del proceso de fragmentación y aislamiento de los bosques extratropicales de Sudamérica -producto del desarrollo de la Diagonal Árida (DA) en el Neógeno- en correspondencia con el levantamiento final de los Andes. Finalmente, se examina la dinámica de cambios en posición e intensidad de DA, durante los ciclos glacial-interglaciales del Cuaternario, de acuerdo a las evidencias geológicas, paleo-climáticas, palinológicas y filo-geográficas.

**PALABRAS CLAVE:** Elementos biogeográficos, diagonal árida, hipótesis biogeográficas, evidencias paleo-ecológicas.

BIOGEOGRAPHY OF SUBTROPICAL-TEMPERATE FORESTS OF SOUTHERN SOUTH AMERICA.  
HISTORICAL HYPHOTESIS

ABSTRACT

This work emphasizes the heuristic role of some pioneering hypotheses for understanding the complex biogeographic and evolutionary history of southern South American forests. First, I document the mixed structure of subtropical and temperate rain forests of Chile, considering the geographic distribution and phylogenetic relationships of the main components of the flora. Based on this evidence, I acknowledge the archaic character of the flora, with many lineages dating back to the Cretaceous-Paleogene, a period marked by profound geological, oceanographic, and climatic changes, coeval with the breakup of the supercontinent of Gondwana. In second place, I review the effects of fragmentation

<sup>a</sup> Departamento de Biología, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425. ✉ carolinavillagran.moraga@gmail.com

and isolation of extra-tropical forests within South America, which is related primarily to the development of the Arid Diagonal (AD) and the maximum Andean uplift during the Neogene. Finally, I review the changes in the position and intensity of the AD through the glacial-interglacial cycles of the Quaternary period, using geologic, paleoclimatic, palynologic and phylogeographic evidence.

KEY WORDS: biogeographic elements, biogeographic hypotheses, arid diagonal, paleoecological evidence.

## INTRODUCCIÓN

En Sudamérica, el efecto de barrera que ejercen los Andes a las masas atmosféricas dominantes condiciona un marcado contraste este-oeste, que se manifiesta en la existencia de una franja de clima y vegetación árida que cruza el territorio en sentido NW-SE, la llamada Diagonal Árida (DA), que desconecta geográficamente los bosques del sur de Sudamérica de los restantes del continente. Así, a lo largo de la costa Pacífica de Sudamérica, el efecto orográfico se manifiesta en un marcado límite biogeográfico alrededor de los 30° S, con bosques subtropicales y templado-lluviosos, que se extienden hasta el extremo sur del territorio chileno, y semi-desiertos y desiertos hiperáridos, que se distribuyen hacia el norte hasta cerca del ecuador. El prolongado aislamiento geográfico de los bosques del Cono Sur de Sudamérica, desde el desarrollo de la DA en el Neógeno, se expresa en el alto grado de endemismo de su flora. En efecto, el 87% de las especies vasculares de los bosques del Cono Sur restringen su distribución geográfica a Chile Central-sur y bosques andinos adyacentes del sur de Argentina. Este elevado grado de endemismo se expresa también al nivel supra-específico, con cerca de un tercio de los géneros y tres familias de plantas vasculares con esta misma distribución, restringida a los bosques subtropical-mediterráneos de Chile Central y templado-lluviosos de Chile y Argentina. El carácter arcaico de esta flora se manifiesta asimismo en la elevada proporción de géneros taxonómicamente aislados (monotípicos). La pobreza en especies, en contraste con la gran diversidad de familias representadas en los bosques, probablemente sea un rasgo asociado a las altas tasas de extinción de la flora pre-glacial. El examen de la distribución geográfica de los géneros de leñosas de los bosques del Cono Sur destaca la estructura mixta de su flora, con prevalencia de tres elementos biogeográficos principales: Endémico,

Neotropical y Austral-Antártico/Australasiano (Schmithüsen, 1956; Villagrán & Hinojosa, 1997; 2005; Villagrán & Armesto, 2005).

En la historia de las ciencias biogeográficas, el énfasis en las disyunciones austral-antárticas de las floras templadas, entre distantes territorios del Hemisferio Sur, acredita una larga fecha y se remonta a la segunda mitad del siglo XIX y primera del XX. Las afinidades austral-antárticas han sido investigadas con mayor detalle y más destacadas en la literatura -desde que se plantearan las primeras hipótesis histórico-biogeográficas por distinguidos científicos, como Joseph D. Hooker y Carl Skottsberg-, bastante tiempo antes de que las teorías de Deriva Continental y Tectónica de Placas permitieran conocer las conexiones continentales entre los territorios del Hemisferio Sur. Bastante más inadvertidas e inexploradas permanecieron las conexiones neotropicales de los bosques chilenos, hasta que Schmithüsen las enfatizara vigorosamente en 1956. El singular carácter mixto de la flora de los bosques chilenos es formalizado en 1973, con el reconocimiento de una unidad biogeográfica nueva, la "Provincia Chilena", correspondiente al territorio de Chile Central-sur situado entre 30° y 40°S, la moderna interfase entre la Región Neotropical y la Región Antártica (Cabrera & Willink, 1973).

El carácter relictual de la flora de bosques del Cono Sur de Sudamérica (producto del prolongado aislamiento geográfico y elevada tasa de extinción de las floras cretácico-terciarias), sumado al escaso desarrollo de la investigación paleobotánica y sistemática en la región, han incidido en una dificultosa dilucidación de las relaciones históricas de la flora. Desde la década de 1990, el avance de los estudios moleculares ha sido un valioso aporte para establecer las relaciones taxonómicas de los endemismos de nuestros bosques, pertenecientes a linajes procedentes de muy distantes territorios del Hemisferio Sur. Los logros en la filogenia de

las Angiospermas, que se vienen difundiendo en los medios electrónicos por el Grupo APG<sup>1</sup> desde 1998, son un buen ejemplo de esta contribución. Sobre esta base, a continuación se destacan muy brevemente las relaciones filogenéticas de algunos de los componentes más importantes en la estructura biogeográfica de los bosques del Cono Sur. Esta nueva información abre interesantes perspectivas para evaluar hipótesis históricas dentro del campo de la investigación biogeográfica actual.

## ESTRUCTURA BIOGEOGRÁFICA DE LOS BOSQUES DEL SUR DE SUDAMÉRICA<sup>2</sup>

### *Angiospermas primitivas y endemismo*

Gran parte de los componentes de los bosques del Cono Sur de Sudamérica son descendientes de las antiguas floras -consignadas como "Paleofloras tropical y subtropical Gondwánicas" (Hinojosa & Villagrán, 1997; Villagrán & Hinojosa, 2005)- que poblaron el supercontinente de Gondwana, durante el Cretácico y Paléogeno, bajo condiciones de clima más cálido y húmedo que el actual (Romero, 1986; Zachos *et al.* 2001; Hinojosa, 2003). Estas antiguas conexiones quedan evidenciadas en las relaciones filogenéticas que exhiben una serie de familias y géneros de los bosques del Cono Sur, actualmente endémicos y, generalmente, monotípicos, con linajes de arcaicas Angiospermas. Un ejemplo son los *taxa* pertenecientes al primitivo grupo de las Angiospermas-Magnolides, particularmente los Órdenes Canellales y Laurales. Entre las Canellales, la Familia Winteráceas, con cinco géneros y cerca de 90 especies de Australasia, incluye un solo miembro endémico de Sudamérica, *Drimys*, mientras que los restantes cuatro géneros se encuentran en Madagascar, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia, este de Australia, Tasmania y Filipinas, con un abundante registro fósil que se remonta al Cretácico temprano<sup>3</sup> en África.

También dentro de las Angiospermas-

Magnolides, el Orden Laurales, con 85 a 90 géneros y cerca de 3000 especies del Hemisferio Sur, exhibe un registro fósil que se remonta al Cretácico temprano. Las Laurales chilenas incluyen cuatro familias actuales y exhiben un abundante registro fósil en las floras paleógenas del sur de Sudamérica, incluyendo muchos *taxa* hoy extinguidos en el sur del continente, pero aún sobrevivientes en el Neotrópico del Hemisferio Sur, particularmente Andes orientales de Perú y Bolivia (Gayó *et al.* 2005)<sup>4</sup>. Dos familias chilenas de Laurales, Gomortegáceas y Atherospermatáceas, descienden directamente de un linaje basal dentro del complejo Orden Laurales, la Familia Siparunáceas. La Familia Gomortegáceas es endémica de los bosques subtropicales chilenos e incluye un solo miembro, *Gomortega keule*. Las Atherospermatáceas se distribuyen en el sur de Sudamérica y Australasia e incluyen dos géneros: *Laurelia* compartido con Nueva Zelanda y *Laureliopsis*, monotípico y endémico de Chile. Otras dos familias de Laurales, importantes componentes del bosque esclerófilo de Chile Central, son: las Monimiáceas-Monimioideae, con tres géneros y 19 especies de Australasia y Sudamérica, y un género arcaico y monotípico chileno, *Peumus boldus*; las Lauráceas, una gran familia con distribución pantropical y templada en el Hemisferio Sur, con tres géneros esclerófilos representados en el territorio, *Beilschmiedia*, *Cryptocarya* y *Persea*.

Otros ejemplos de familias endémicas de los bosques del Cono Sur, pertenecientes a linajes primitivos de Angiospermas, se encuentran dentro de las Monocotiledóneas-Orden Liliales y de las Eudicotiledóneas-Rosides. Dentro de las Liliales, la familia Philesiáceas, endémica de los bosques templado-lluviosos del Cono Sur, constituye el grupo hermano de la Familia Rhipogonáceas de Australasia. Incluye dos géneros monotípicos, *Lapageria* y *Philesia*. Por otra parte, el pequeño Orden Berberidopsidales, el grupo basal del gran linaje de las Eudicotiledóneas-Rosides, incluye

<sup>1</sup> Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants.

<sup>2</sup> Los números de *taxa* de la flora chilena sigue a: Marticorena C. (1990). Contribución a la estadística de la flora Vascular de Chile. *Gayana*, 47(3-4), 85-113.

<sup>3</sup> Cretácico temprano: 195 a 99 millones de años.

<sup>4</sup> Para la taoflora Cocholgüe, del Eoceno temprano de Chile central, Gayó *et al.* (2005) documenta los siguientes géneros fósiles de Lauráceas: *Goepfertia* (ahora *Endlicheria*), *Notaphoebe*, *Ocotea*, *Phoebe*, *Cinnamomum*, *Nectandra*, *Persea*.

una familia endémica de los bosques del Cono Sur, Aextoxicáceas, con un solo miembro, *Aextoxicon punctatum*. Los estudios moleculares evidencian que su grupo hermano es la Familia Berberidopsidáceas, con dos géneros de Australia, uno de ellos compartido con Chile, *Berberidopsis*. Un ejemplo similar es el de las Gesneriáceas, una gran familia predominantemente pantropical, con 147 géneros y 3311 especies. Incluye tres géneros endémicos y monotípicos de los bosques del Cono Sur, *Sarmienta*, restringido a Chile, y *Asteranthera* y *Mitraria*, compartidos con los bosques templados de Argentina. La Subfamilia Gesneriáceas-Gesnerioideae -a la cual pertenecen estos tres géneros chilenos- es de distribución neotropical, excepto su Tribu Coronanthereae, con 9 géneros y 20 especies compartidas con Australasia. Los estudios moleculares sugieren que esta tribu se habría desarrollado en América e invadido secundariamente el SW Pacífico, vía Antártica.

#### *Disyunciones Austral-Antárticas*

A finales del Eoceno<sup>5</sup> se separa Australia de Antártica y, desde inicios del Oligoceno<sup>6</sup>, se inicia el congelamiento de la Antártica y la apertura de los pasajes Drake y Tasmania-Antártica, acontecimientos correlacionados con un acentuado descenso de las temperaturas y las precipitaciones, tendencia que se mantiene durante todo el Oligoceno (Romero, 1986; Zachos *et al.* 2001; Hinojosa, 2003). Desde la biogeografía, se observa una disminución de los elementos cálidos, característicos de las "Paleofloras Gondwánicas" del Paleógeno<sup>7</sup>, y un incremento de los elementos con requerimientos más fríos. La concurrencia del elemento austral-antártico, templado-frío, y del elemento tropical/subtropical más calidófilo y existente con anterioridad, confiere a la flora un carácter de mezcla fitogeográfica, particularidad consignada en el nombre de "Paleoflora Mixta" con que se reconoce esta flora, que persiste hasta el Mioceno Superior<sup>8</sup> (Hinojosa & Villagrán, 1997, 2003; Villagrán & Hinojosa, 2005). El elemento

austral-antártico, característico de la Región Antártica (Cabrera, 1973), exhibe predominio de una serie de familias y géneros hoy compartidos entre las regiones templadas continentales del Hemisferio Sur. El ejemplo paradigmático de este elemento biogeográfico es *Nothofagus*, único miembro de la familia Nothofagaceas, el linaje basal del complejo Orden Fagales, con un registro fósil que se remonta al Cretácico<sup>9</sup> y con 35 especies vivientes, entre las cuales hay diez representadas en Chile.

Por su importancia como componentes leñosos de distintas formaciones forestales chilenas, destacan géneros pertenecientes a las siguientes familias:

(i) Cunoniáceas, con 26 géneros y 350 especies de amplia distribución en todos los territorios del Gondwana, y que incluye dos géneros con un característico patrón de disyunción austral-antártica: *Weinmannia* y *Eucryphia*, con tres especies muy importantes de árboles de los bosques templado-lluviosos tipo Valdiviano y Nordpatagónico. Además, la familia incluye un género endémico y monotípico del sur de Sudamérica, característico del Bosque Valdiviano, *Caldcluvia*.

(ii) Un ejemplo análogo son las Proteáceas, familia también muy diversificada (80 géneros y 1600 especies) y de distribución Gondwánica, principalmente Australia, sur de África, Madagascar y Sudamérica. Incluye tres géneros de nuestros bosques con distribución austral-antártica disyunta, *Lomatia*, *Orites* y *Gevuina*, y un género endémico de Sudamérica, *Embothrium*.

(iii) Entre las especies del sotobosque destacan dos pequeñas familias de distribución austral-antártica discontinua. La primera es la Familia Griseliníáceas, con un solo género, *Griselinia*, con dos especies de Nueva Zelanda, cuatro endémicas de Chile y una compartida con Argentina y sur de Brasil. La segunda es la Familia Luzuriagáceas, con un solo género, *Luzuriaga*, con dos especies de Australia y Nueva Zelanda y tres especies de los bosques templado-lluviosos de Sudamérica.

En el elemento de distribución austral-

<sup>5</sup> Eoceno: 55 a 36,5 millones de años.

<sup>6</sup> Oligoceno: 36,5 a 24,5 millones de años.

<sup>7</sup> Paleógeno o Terciario inferior: período que se extiende desde el final del Cretácico hasta inicios del Mioceno (66 a

23,03 millones de años) y abarca las Épocas del Paleoceno, Eoceno y Oligoceno:

<sup>8</sup> Mioceno superior: 11,000-5,300 millones de años.

<sup>9</sup> Cretácico: 140-66 millones de años.

antártica resalta también una serie de géneros característicos de comunidades templado-frías y abiertas, como las turberas y las tundras magallánicas. Ellos exhiben disyunciones entre los territorios continentales del Hemisferio Sur y están ausentes en las islas sub-antárticas; probablemente, fueron los últimos pobladores de la Antártica, antes de su congelamiento. Es el caso de *Donatia* (Stilidiáceas-Donatioideae), *Phyllachne* (Stilidiáceas-Stylidioideae), *Astelia* (Asteliáceas), *Tribeles* (Escalloniáceas), *Gaimardia* (Centrolepidáceas) y *Apodasmia* (Restionáceas). Al elemento austral-antártico de requerimientos templado-fríos también pertenecen las Coníferas, que comprenden ocho géneros. Siete de estos géneros son monotípicos y uno, *Podocarpus*, incluye dos especies. Entre los ocho géneros de coníferas, uno es endémico de Chile, *Lepidothamnus*, cuatro son endémicos de los bosques chileno-argentinos (*Austrocedrus*, *Pilgerodendrum*, *Fitzroya*, *Saxegothaea*) y tres son compartidos con Australasia, *Araucaria*, *Podocarpus* y *Prumnopitys*.

#### *Disyunciones neotropicales*

La evolución histórico-biogeográfica del Neógeno<sup>10</sup> de Sudamérica está marcada por una serie de importantes eventos tectónicos y climáticos, tales como: inicio del levantamiento andino a principios del Mioceno<sup>11</sup>; formación del casquete de hielo permanente en Antártica, primeramente de Antártica Este en el Mioceno medio y, posteriormente, de Antártica Oeste en el Mioceno superior; apertura del Istmo de Panamá, a inicios del Plioceno<sup>12</sup>. Desde principios del Mioceno las temperaturas experimentan un marcado aumento, que culmina con un máximo en el Mioceno medio (*Mid-Miocene Climatic Optimum*, Zachos *et al.* 2001). A partir del congelamiento de la Antártica, las temperaturas descienden sostenidamente durante el Mioceno superior y Plio-Pleistoceno<sup>13</sup>. Las precipitaciones siguen la misma tendencia, aumento en el Mioceno inferior y descenso posterior, en concordancia con el creciente efecto de

sombra de lluvia asociado al levantamiento gradual de los Andes (Hinojosa y Villagrán, 1997, 2005; Zachos *et al.* 2001; Hinojosa, 2003; Villagrán & Hinojosa, 2005). El período está singularizado por la expansión de floras subtropicales de carácter más moderno, que se tornan paulatinamente más xéricas -consignadas como "Paleoflora Subtropical Neógena", del Mioceno, y "Paleoflora Subtropical Xérica", del Plioceno (Hinojosa & Villagrán, 1997; Villagrán & Hinojosa, 2005). En ellas persiste la estructura mixta de la flora, pero aumenta tanto el elemento endémico como el cálido de procedencia neotropical, al tiempo que disminuye el componente austral-antártico.

Las familias y géneros de plantas pertenecientes al elemento neotropical, incluyen especies muy importantes en distintos tipos de bosques subtropicales y templados de Chile y Argentina. Destaca la Familia Mirtáceas, un enorme y complejo grupo de distribución Gondwánica, con cerca de 131 géneros y 4600 especies de África, Sudamérica, Australasia, India y Europa mediterránea y con registro fósil que se remonta al Cretácico tardío. La presencia de la familia ha sido documentada en las paleofloras de carácter tropical del Eoceno temprano de Chile Central (Gayó *et al.* 2005). Todas las especies modernas de las Mirtáceas chilenas con fruto carnoso pertenecen al grupo Myrtáceas-Mirtoídeas, un linaje separado y restringido a Sudamérica y de diversificación relativamente reciente, del Oligoceno medio, hace aproximadamente 30 millones de años. En Chile continental, la familia está representada por 24 *taxa*, la mayoría especies de árboles endémicos de Chile. De los nueve géneros representados, uno es endémico del territorio nacional, *Legrandia*, y tres son endémicos de los bosques templados de Chile y Argentina, *Luma*, *Tepualia* y *Amomyrtus*. Los restantes cinco géneros exhiben notables disyunciones con distintas regiones del Neotrópico de Sudamérica: el sur de Brasil y/o Andes orientales de Argentina y Bolivia (*Myrceugenia* y *Blepharocalyx*), Andes ecuatoriales (*Ugni* y *Myrteola*) y regiones más amplias de América (*Myrciantes*).

<sup>10</sup> Neógeno o Terciario superior: período que se extiende desde finales del Paleógeno hasta comienzos del período Cuaternario (23,030 a 2,588 millones de años) y abarca las Épocas Mioceno y Plioceno.

<sup>11</sup> Mioceno inferior: 23,030 a 16,5 millones de años.

<sup>12</sup> Plioceno: 5,332 a 2,588 millones de años.

<sup>13</sup> Plio-Pleistoceno: 2,588 millones de años, límite entre la última Época del período Neógeno y la primera del período Cuaternario.



Otros géneros de leñosas forestales chilenas que exhiben patrones de disyunción con el Neotrópico son: (i) Familia Escalloniáceas, con dos pequeños géneros endémicos y monotípicos (*Tribeles* y *Valdivia*) y el prolífico género *Escallonia*, endémico de Sudamérica, con 40 especies con distribución discontinua en los Andes, sur de Brasil, Chile y Argentina. Chile central-sur concentra la mayor diversidad del género *Escallonia* -con 22 taxa, la mayoría árboles y arbustos endémicos del territorio chileno continental. (ii) Familia Salicáceas, género *Azara*, con 10 especies arbóreas disjuntas entre Sudamérica templada y el sur de Brasil/Andes subtropicales; la región subtropical de Chile incluye ocho especies, cinco son endémicas y tres compartidas con regiones limítrofes. (iii) Familia Elaeocarpáceas, representado en Chile por dos géneros, *Aristotelia*, de distribución amplia en regiones templadas del Hemisferio Sur, y *Crinodendron* -con dos especies nativas de Chile- y distribución discontinua en los Andes de Bolivia, sur de Brasil, Argentina. (iv) Quillajáceas, pequeña familia situada en la base del gran Orden Fabales, con un único género, *Quillaja*, con dos especies: *Q. brasiliensis*, del sur de Brasil y noreste de Argentina, y *Q. saponaria*, de Chile y Perú.

Entre los arbustos, enredaderas y epífitas de las formaciones forestales chilenas destacan varias familias endémicas de Sudamérica, con distribución amplia en distintos ecosistemas del continente, como por ejemplo:

(i) Tropaeoláceas, con un único género, *Tropaeolum*, con 17 especies nativas chilenas, varias de bosques.

(ii) Bromeliáceas, grupo basal del Orden Poales pero con posición todavía no bien resuelta, endémica y ampliamente distribuida en América tropical y subtropical, con cerca de 1770 especies. Incluye un género endémico de los bosques de Chile, *Fascicularia*, y un género compartido con el Neotrópico, *Greigia*.

(iii) Alstroemeriáceas, un prolífico grupo con notables disyunciones neotropicales y especies representadas en distintos ecosistemas. En los bosques subtropicales chilenos hay tres especies de enredaderas de la familia, nativas chilenas y pertenecientes al género *Bomarea*, un género con más de 100 especies en Sudamérica y sur de Brasil;

(iv) Calceolariáceas, una pequeña familia con tres géneros: *Jovellana*, con una especie en Nueva Zelanda y dos en Chile; *Porodita*, endémica del Perú y monotípica; y el prolífico género *Calceolaria*, endémico de Sudamérica, con 270 especies andinas, que se extienden de Chile a México y entre las cuales, 91 son nativas de Chile, primariamente endémicas de Chile Central.

#### DESARROLLO DE LA DIAGONAL ÁRIDA DE SUDAMÉRICA

Después del “Óptimo Climático del Mioceno Medio” se inicia un profundo y sostenido descenso de las temperaturas en el Cono Sur del Sudamérica, tendencia que culmina durante las repetidas glaciaciones del Pleistoceno. El descenso de la temperatura está asociado con la formación del casquete de hielo permanente en Antártica, quizás el evento de mayor trascendencia en la biogeografía actual del Cono Sur de Sudamérica, dada su radical cercanía al continente helado. La consiguiente agudización del gradiente térmico ecuador-polo, tiene consecuencias significativas para la circulación atmosférica y oceánica, particularmente en el reforzamiento de la Corriente de Humboldt o del Perú y del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur. Por otra parte, el incremento de la tasa de levantamiento de la Cordillera de los Andes, a partir del Mioceno superior, genera un fuerte efecto de sombra de lluvia en los sistemas de vientos dominantes del continente, el factor principal que hoy determina el contraste biogeográfico entre el este y el oeste del continente (Hinojosa & Villagrán, 1997, 2005; Reynolds *et al.* 1990; Gregory-Wodzicki 2000; Zachos *et al.* 2001; Villagrán & Hinojosa, 2005). Los efectos combinados de todos estos factores determinaron el desarrollo del rasgo más característico de la biogeografía de Sudamérica, la Diagonal Árida (DA), una franja continua de clima árido que cruza el continente en sentido NW-SE (Garleff *et al.* 1991; Villagrán & Hinojosa, 1997, 2005; Abraham *et al.* 2000). Los distintos momentos en el desarrollo de la Diagonal Árida llevan a la fragmentación de los bosques subtropicales del Mioceno, al desarrollo de las formaciones áridas y semi-áridas a lo largo de la DA y al aislamiento paulatino de los bosques del Cono Sur de Sudamérica, en definitiva, a la

peculiar estructura biogeográfica del continente en general, y de la vegetación chilena, en particular. A continuación se esquematizan muy brevemente los efectos biogeográficos más relevantes durante este proceso.

*Diferenciación, fragmentación y aislamiento de los bosques subtropicales Neógenos*

¿Cómo y cuándo se produjo la diferenciación florística de las actuales formaciones de los bosques de Chile Central-sur? Quizás, la hipótesis más productiva relativa a los procesos histórico-evolutivos involucrados en el origen de la actual estructura florística de los bosques chilenos fue formulada por Schmithüsen (1956, p. 82):

*Los componentes principales de la Flora de la zona de bosques lluviosos, de la zona esclerófila y del bosque de Fray Jorge, y en parte también de las formaciones arbustivas de la zona de La Serena, están emparentadas en cuanto origen y se dejan retrotraer a la flora terciaria neotropical. La diferenciación ecológica entre la flora leñosa esclerófila y el bosque lluvioso debe haber ocurrido a más tardar durante el levantamiento de los Andes.*

Antecedentes paleobotánicos posteriores apoyan este planteamiento. Así, la composición de dos tafofloras<sup>14</sup> miocénicas de Chile Central, pertenecientes a la ya citada "Paleoflora Subtropical Neógena", presentan ya elementos de los bosques modernos del Cono Sur y exhiben la estructura biogeográfica de los bosques actuales de Chile Central-sur, vale decir, carácter mixto con predominio del elemento cálido y endémico (Hinojosa, 1996):

(i) Cerro Los Litres, pre-cordillera a 33°18'S, registra por primera vez morfogéneros característicos del Bosque Esclerófilo de Chile Central -como *Beilschmiedia*, *Peumus*, *Myrceugenia* y *Cryptocarya*- también otros ya extinguidos y hoy presentes en bosques

subtropicales al este de los Andes, como *Athyana* y *Cochlospermum*;

(ii) Boca Pupuya, litoral a 33°57'S, incluye una serie de géneros endémicos de los bosques templado-lluviosos actuales de Chile y Argentina -como *Caldcluvia*, *Ovidia*, *Boquila* y *Amomyrtus*.

La mayor continuidad de estas floras a lo largo y a lo ancho del Subtrópico de Sudamérica, durante el Mioceno, es de significativa importancia para explicarse, tanto la fuerte presencia de linajes neotropicales en la flora de los bosques chilenos actuales, como asimismo las notables disyunciones transandinas que exhiben los géneros, ya comentadas. Una hipótesis relevante es formulada por Landrum (1981), quien postula, -sobre la base de un estudio filogenético de las Mirtáceas sudamericanas-, la existencia de bosques subtropicales continuos a lo ancho de Sudamérica, a las latitudes de Chile y Argentina Central, durante el Oligoceno-Mioceno. Estudios filogeográficos en curso, centrados en el género disyunto con el sur de Brasil, *Myrceugenia*, aportan nuevos elementos en la precisión de este planteamiento<sup>15</sup>. Una hipótesis, formulada por Hinojosa (2003); Hinojosa y Villagrán (2005), propone que el desarrollo del clima mediterráneo en Chile Central, y por consiguiente la diferenciación del Bosque Esclerófilo actual sería un evento determinado por la interrupción del régimen hídrico biestacional, imperante en ese tiempo, evolución asociada al levantamiento andino en el Neógeno:

*the Cenozoic Mixed Paleofloras of southern South America evolved as a response to a climate regime characterized by relatively warm temperatures and rainfall throughout the year [...] with moisture brought in by the tropical easterlies during the summer and by the polar westerlies during the winter. This regime with no modern analogue could only have existed with much lower Andes Cordillera, as the present-day elevations produce a severe rainshadow on the major circulation systems...*

<sup>14</sup> tafoflora del griego taphos = enterrado. Depósitos con plantas fosilizadas.

<sup>15</sup> Com. pers.: Conferencia Fernanda Pérez, Curso "Biogeografía de Chile", Universidad de Chile. Julio 2015.

*Las Paleofloras Mixtas del Cenozoico del sur de Sudamérica evolucionaron en respuesta a un régimen climático caracterizado por temperaturas relativamente cálidas y precipitaciones durante todo el año [...] con la humedad proveniente de los vientos tropicales del este durante el verano y de los vientos polares del oeste durante el invierno. Este régimen sin análogo moderno sólo pudo haber existido con la Cordillera de los Andes de mucho menor altura, ya que las elevaciones actuales producen una severa sombra de lluvia en los principales sistemas de circulación ... (Hinojosa & Villagrán, 2005).*

Estos planteamientos abren nuevas posibilidades de interpretación de las disyunciones neotropicales pacífico-atlántico discutidas, como asimismo del problema de los “relictos de neblina”, los bosques más boreales de Chile.

*Relictos de neblina.*

*Fragmentación y desarrollo del Desierto de Atacama de la costa Pacífica*

Las comunidades de bosques más enigmáticas del territorio chileno son los relictos de neblina de la costa semi-árida de Chile (30°40'S, 450-700 msm). Se trata de enclaves fragmentados de vegetación higrófila -dominada por *Aextoxicon punctatum*, *Myrceugenia correaefolia*, *Drimys winteri* y *Azara microphylla*- inmersos en una matriz de matorrales xerofíticos, gracias al microclima que proporciona la condensación de las neblinas en las cimas costeras. La relación de la flora de los relictos con la del Bosque Valdiviano ha llevado a distinguidos botánicos -como Gualterio Looser y Carlos Skottsberg- a considerar estas comunidades como remanentes de los avances glaciales hacia el norte de la flora valdiviana durante el Cuaternario. En desacuerdo con esta hipótesis glacial, Schmithüsen propone en 1956 un origen común de la flora de los bosques Valdiviano, Esclerófilo y Relictos, a partir de las floras laurifolias terciarias:

*Se podría deducir la hipótesis de que al bosque esclerófilo quizás ha precedido un bosque tipo laurifolio que tuvo una distribución*

*más amplia que la actual zona esclerófila y cuya vegetación estuvo más emparentada con el conjunto ecotípico del bosque lluvioso que con el bosque esclerófilo. [...] Si esto fuese acertado, se haría comprensible la disyunción del área de Aextoxicon y, al mismo tiempo, el origen del bosque de Fray Jorge (Schmithüsen 1956, pp. 74-75).*

Evidencias surgidas con posterioridad, tanto paleobotánicas, geológicas y climáticas, como el examen de la distribución, endemismos y disyunciones de la flora vascular y criptogámica, como asimismo las evidencias edáficas, palinológicas y filogeográficas, favorecen la hipótesis terciaria para el origen de la comunidad relictual, aunque no excluyen los efectos de los cambios climáticos glacial-interglaciales en su aislamiento moderno (Villagrán & Armesto, 1980, 2005; Troncoso *et al.* 1980; Villagrán *et al.* 2004; Villagrán & Hinojosa, 2005). La expansión de las formaciones xéricas a lo largo de la Diagonal Árida, en el Plio-Pleistoceno, habría determinado el desmembramiento de los bosques subtropicales del Mioceno, y su restricción a los Andes orientales del NW de Argentina y Bolivia, costa Atlántica de Brasil y costa Pacífica de Chile. La hiperaridez, asociada al desarrollo del Desierto de Atacama, habría determinado la paulatina fragmentación, en sentido norte-sur, de los bosques de la costa Pacífica, al norte de los 30°S. En el sentido inverso, habría ocurrido lo propio en la costa Atlántica de Argentina Central.

#### BIOGEOGRAFÍA CUATERNARIA. HIPÓTESIS DE DESPLAZAMIENTO DEL CINTURÓN DE LOS VIENTOS DEL OESTE

La extensión de glaciares en el Cono Sur de Sudamérica, y los cambios geomorfológicos, climáticos y pedológicos asociados, vienen siendo establecidos desde la primera mitad del siglo XX, a través de las investigaciones pioneras de ilustres científicos, como Carl Caldenius, Väinö Auer y Juan Brüggén. Entre las décadas de 1960 y 1990, la investigación glaciológica, particularmente centrada en la Región de Los Lagos, recibe un poderoso impulso gracias a los detallados estudios de John Mercer, Wolfgang Weischet,



Wilhelm Lauer, Claude Laugénie, Stephen Porter, Chalmers Clapperton, Roland Paskoff, César Caviedes, Richard Flint, Juan Varela, Mario Pino, Karsten Garleff y Heinz Veit, entre otros. En referencia al uso de indicadores paleo-ecológicos en la investigación de la biota y del clima en Chile, durante las edades glaciales, destacan las evidencias procedentes del análisis de polen fósil contenido en turberas y lagos, particularmente en la Región de Los Lagos, Chile Central y Magallanes. De manera similar a la investigación geológica, la palinología cuaternaria de Chile se viene llevando a cabo ya por más de medio siglo, desde los estudios pioneros de Väinö Auer -un geógrafo y geólogo finlandés que dirige dos expediciones a Tierra del Fuego (1928-1929) y Patagonia (1938-1939). Su valiosa contribución a la palinología de Fuego-Patagonia se expresa en varias decenas de registros polínicos publicados en 1958. En la década de 1960 Calvin Heusser, palinólogo estadounidense, inicia sus investigaciones en geología, palinología y paleoclima en Chile. Su cerca de medio siglo de indagaciones en Magallanes, Región de los Lagos y Chile Central instituye una sólida base en la comprensión de los cambios biogeográficos de los bosques del Cono Sur. Vera Markgraf, palinóloga alemana, realiza estudios similares en el sur de Argentina. A partir de 1980, se suma el aporte palinológico y biogeográfico de varios investigadores formados en torno al Laboratorio de Palinología y Paleobotánica de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, como Rodrigo Villa, Antonio Maldonado, Ana Abarzúa, Patricio Moreno, Felipe Hinojosa, Ana León, Ricardo Segovia, Claudio Latorre, Eugenia Gayó, Jean-Pierre Francois y la autora de este trabajo. Desde inicios del siglo XXI, estudios filogeográficos en poblaciones de distintos elementos forestales chileno-argentinos, admite poner a prueba las hipótesis biogeográficas formuladas sobre la base del registro paleoambiental. Gracias a este prolongado trabajo interdisciplinario, contamos con un bosquejo general de la historia glacial en el dominio de los bosques chilenos. La focalización de la investigación en la región de los

grandes lagos del sur de Chile y Archipiélago de Chiloé ha llegado a estatuir estas áreas como unas de las mejor conocidas en el Hemisferio Sur.

Estudios glaciales, geomorfológicos y palinológicos recientes en la Región de los Lagos y Chiloé (Denton *et al.* 1999) han establecido con precisión la cronología y la extensión del hielo durante el Último Máximo Glacial (UMG), fechado entre 29.400 y 14.550 años <sup>14</sup>C AP, durante el período tardío de la Glaciación Llanquihue (estadio isotópico MIS-2)<sup>16</sup>. El límite del avance de glaciares durante el UMG queda evidenciado con precisión en el paisaje actual, en la traza marcada por los arcos de morrenas y sedimentos fluvio-glaciales que cubren el borde occidental de los lagos, Seno de Reloncaví, Golfo de Ancud y costa nororiental de la Isla Grande de Chiloé, y que descienden hasta el mar a la latitud del Lago Cucao: la huella de la extensión máxima que alcanzaran las grandes masas de glaciares de piedemonte que descendieran hacia el Valle Longitudinal y excavarán las profundas artesas de los lagos, o los golfos hoy invadidos por el mar. En contraste, el sector noroccidental de la Isla Grande de Chiloé no fue cubierto por glaciares y constituye así el borde Pacífico norte de la gran masa de hielo, que se extendiera hasta el extremo sur del continente, durante el UMG -acontecimiento que afectara profusamente más de un tercio del territorio chileno y labrara la miríada de islas, archipiélagos, canales y fiordos, la fisionomía característica de la así llamada Región de los Canales. Una imagen que ha resultado inspiradora para la apreciación de este imponente impacto de los glaciares, que descendieron hasta el mar al sur de 42°30'S, es el mapa de la extensión del hielo durante el UMG -a los 18.000 años AP- presentado por Holling & Schilling (1981)<sup>17</sup>. Las inferencias climáticas, basadas en evidencias glaciales y palinológicas, indican depresiones de 6°-8°C de las temperaturas de verano durante el UMG, comparadas con las modernas (Denton *et al.* 1999; Heusser *et al.* 1999).

En la interpretación de las reconstrucciones climático-vegetacionales, durante los ciclos

<sup>16</sup> Estadios isotópicos: períodos climáticos basadas en relaciones de isótopos de oxígeno en conchas de Foraminíferos de sedimentos oceánicos. El estadio isotópico MIS-2 incluye el Último Máximo Glacial (UMG), estadal frío del último ciclo glacial que sucede a los períodos

interestadiales de antes de 30.000 años AP, relativamente más cálidos y correspondientes al estadio isotópico MIS-3.

<sup>17</sup> Aunque ambigua para la interpretación histórica, ya que la Glaciación Llanquihue dura más de 100.000 años

glacial-interglaciales del Cuaternario de Chile, un planteamiento conocido como “Hipótesis de desplazamientos de los Oeste”, formulada en 1972 por el geomorfólogo y climatólogo chileno Cesar Caviedes (Caviedes, 1972 a, b; Caviedes & Paskoff, 1975) ha resultado ser uno de las más productivas. Este autor postula que los grandes cambios en posición e intensidad del cinturón de vientos del Oeste (*westerlies*)<sup>18</sup> y del Anticiclón del Pacífico Sur Oriental, asociados a los ciclos glacial-interglaciales, regirían el comportamiento de las lluvias a lo largo del territorio nacional. Como se muestra después, el rol de la Antártica ha sido clave en los cambios de la circulación atmosférica y oceánica, como lo evidencian los cambios en el gradiente de temperaturas oceánicas ecuador-polo, en las reconstrucciones de las temperaturas durante el UMG. En el capítulo siguiente se destacan algunos trabajos paleo-ecológicos que han contribuido a la fundamentación de esta hipótesis.

A una escala espacial más amplia, la distribución espacial de la vegetación de la Región Subtropical y Templada de Sudamérica, en general, está determinada por la extensión e intensidad de la Diagonal Árida (DA). Sobre la base de evidencias geomorfológicas y pedológicas se ha propuesto un modelo de la dinámica de cambios de la DA, para dos fases contrastantes del Cuaternario Superior: Tardiglacial, entre 12.000 y 13.000 años AP.; Holoceno, entre 6000 y 7000 años AP (Abraham *et al.* 2000). Por la posición de la DA, en la interfase entre los dos grandes sistemas de circulación atmosférica del continente, el comportamiento de los Oeste es uno de los elementos relevantes para este modelo y, en este sentido, la investigación en el área de su influencia en Chile central-sur, a una escala temporal mayor, es fundamental.

#### *Vegetación y clima durante el último Ciclo Glacial en la Región de bosques subtropicales*

La primera contribución que propone una reconstrucción climático-vegetacional a la luz

de la hipótesis de desplazamiento de los Oeste es formulada por Heusser (1983, 1990a). Se trata del registro de Tagua Tagua, un relevante sitio arqueológico y paleontológico en Chile, y el primer registro palinológico continuo del Cono Sur que cubre el último ciclo glacial en la región subtropical de Chile. Está situado a 34°30'S, en el borde oriental de la Cordillera de la Costa, a 200 m de altitud, y con base fechada entre 37.000 y > de 45.000 años <sup>14</sup>C AP. Para el período glacial, entre 11.380 y > 45.000 años <sup>14</sup>C AP, se infieren condiciones relativamente más frías y húmedas, sobre la base de la ausencia del elemento esclerófilo, propio del lugar en la actualidad, y la presencia de elementos de los bosques higrófilos más australes. Entre los elementos arbóreos perteneciente a los bosques decíduo maulino y templado-lluviosos se registran principalmente Coníferas (*Prumnopitys andina*, *Podocarpus saligna*, *Austrocedrus* tipo *chilensis*) y Nothofagáceas (*Nothofagus* tipo *dombeyi* y *N.* tipo *obliqua*), y trazas de *Weinmannia*, *Embothrium*, *Lomatia*. Actualmente, estos *taxa* higrófilos se distribuyen en forma continua al sur de 36°S. Dentro de la región del registro Tagua Tagua, estos *taxa* son actualmente disyuntos y se encuentran aislados en cimas de cerros de la Cordillera de la Costa (*Nothofagus* tipo *obliqua*) y Andes (*Austrocedrus* tipo *chilensis*). El autor interpreta este espectro higrófilo glacial así:

*Pollen of southern beech and podocarp at Laguna de Tagua Tagua during the late Pleistocene indicates that cooler and more humid intervals were a feature of Ice Age climate at this subtropical latitude in Chile. The influence of the southern westerlies may have been greater at this time, and the effect of the Pacific anticyclone was apparently weakened.*

*El polen de Nothofagus y podocarpo de la Laguna Tagua Tagua durante el Pleistoceno tardío indica que los intervalos más fríos y más húmedos eran una característica del*

<sup>18</sup> Los *westerlies*, o vientos del oeste, son los prevalecientes en las latitudes medias entre 30 y 60 grados de latitud, se originan en las zonas de alta presión y tienden hacia los polos. Tienen una orientación predominantemente desde el suroeste en el Hemisferio Norte y desde el noroeste en el

Hemisferio Sur. Los *westerlies* son particularmente fuertes especialmente en el Hemisferio Sur, debido a que entre los 30 y 60°S son mínimas las áreas cubiertas por masas de tierra que pudieran ofrecer resistencia.

*clima de la Edad de Hielo a esta latitud subtropical en Chile. La influencia de los vientos del oeste pudo haber sido mayor en este periodo, y el efecto del anticiclón del Pacífico estaba aparentemente debilitado (Heusser, 1983, p. 1429).*

En contraste, durante el Holoceno (a partir de los 6-7000 años AP) del registro Tagua Tagua dominan hierbas de las familias Poáceas, Chenopodiáceas/Amarantáceas, Asteráceas-Tubulifloras y Apiáceas, y trazas del elemento esclerófilo, como *Lithrea* y *Schinus*.

Un desplazamiento hacia el sur de la zona de influencia del cinturón de los Oeste ha sido propuesto para el Holoceno, sobre la base de evidencias geomorfológicas (Caviedes, 1972a, b; Caviedes & Paskoff, 1975) y palinológicas, procedentes de la costa semi-árida del Norte Chico y de Chile Central. Un registro palinológico examinado en el sitio arqueológico-paleontológico de Quebrada Quereo (Villagrán & Varela, 1990, 31°55'S; base fechada en 11.600 años <sup>14</sup>C AP), muestra desde 10.000 a 3000 años <sup>14</sup>C AP, una marcada tendencia hacia la aridez, expresada en la desaparición de *taxa* arbóreos y acuáticos y una disminución de la diversidad de tipos polínicos del matorral semi-árido. De la correlación con las evidencias de Tagua Tagua, en el Valle Longitudinal de Chile Central, y de Vaca Lauquén en los Andes (36°50'S, Markgraf, 1987), en el límite norte de *Nothofagus* en Argentina, se concluye que:

*drier climate detected along the semiarid coast of Central Chile during most of the Holocene prevailed inland as well as in the Andean foothills, within the mediterranean-type región of Chile, and also influenced the northern boundary of the temperate rain forest. Accordingly, the*

*South Pacific subtropical high would have had greater influence over the Chilean territory during the Holocene, causing decrease in the moisture coming from a southwestern source.*

*El clima más seco detectado a lo largo de la costa semiárida de Chile Central durante la mayor parte del Holoceno prevaleció tanto en el interior como en la pre-cordillera andina en la región mediterránea de Chile, y también influyó el límite norte del bosque lluvioso templado. En consecuencia, el Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur habría tenido mayor influencia sobre el territorio chileno durante el Holoceno, causando una disminución de la humedad proveniente de una fuente del suroeste (Villagrán & Varela, 1990, p. 206).*

La aridez del Holoceno en Chile Central habría afectado principalmente la distribución del Bosque Esclerófilo y Deciduo Maulino, determinando el mayor aislamiento de los Bosques Relictos de neblina del Norte Chico y facilitando la penetración hacia el sur de las formaciones arbustivas semi-áridas. Estudios palinológicos más recientes, en bosques pantanosos de la costa de Chile Central (32°47'S) y Norte Chico (31°50'S), han permitido precisar los cambios postulados para Quebrada Quereo (Villa-Martínez, 1995; Villa-Martínez & Villagrán, 1997; Maldonado & Villagrán, 2002; Maldonado, 2004). En el Valle Longitudinal, en Laguna Aculeo, 33°50'S, se han realizado registros con un preciso control cronológico, alta resolución y análisis de múltiples *proxy*<sup>19</sup> -sedimentos, geoquímica, mineralogía, polen y diatomeas. Ellos indican aridez en el Holoceno temprano a medio, entre alrededor de 9500-5700 cal. años AP<sup>20</sup> (Jenny *et al.* 2002; Villa-Martínez *et al.* 2003, 2004). Estos autores concluyen que:

<sup>19</sup> *Proxy*: indicador paleo-ecológico. Cualquier material que conlleve una medida indirecta del clima (como anillos de árboles, hielo, microfósiles, polen y esporas u otros microfósiles, sedimentos lacustres (varves) u oceánicos, corales, carbón, datos históricos y otros). La potencia indicadora se basa en el hecho de que las variaciones ambientales se reflejan en las propiedades del *proxy* afectado por estas condiciones. Su uso en la inferencia del clima

pasado requiere de una calibración previa y su aplicación puede ampliar nuestra comprensión de la dinámica del clima en períodos de miles y aun millones de años.  
<sup>20</sup> *cal.* años: años calendario. Corrección de las variaciones de C<sup>14</sup> atmosférico con curvas de calibración (midiendo el C<sup>14</sup> en anillos de árboles fechados por dendrocronología). Esta calibración relaciona la edad convencional con la edad calendario y el patrón de variación del C<sup>14</sup>.

*The record of Laguna Aculeo (33°50'S) provides detailed evidence for an arid early to mid-Holocene, a precipitation increase around 5700 cal yr B.P. in Central Chile (32-35°S). During the early and mid-Holocene, the southeast Pacific high-pressure cell was most probably blocking the Westerly frontal system and deflecting it farther south*

*El registro de la Laguna de Aculeo (33°50'S) proporciona evidencia detallada de un Holoceno temprano a medio árido, con aumento de la precipitación alrededor de los 5.700 cal AP en Chile Central (32-35°S). Durante el Holoceno temprano y medio, la celda de alta presión del sudeste del Pacífico muy probablemente estuvo bloqueando el sistema frontal de vientos del oeste y desviándolo más hacia el sur (Jenny et al. 2002, p. 10).*

Los bosques subtropicales Esclerófilo y Deciduo Maulino de Chile Central se habrían desplazado hacia el límite sur del Subtrópico, como lo muestra un registro muy importante, por su posición en la interfase mediterráneo-templada (Abarzúa & Wallner, 2009). Se trata del sitio Lago Budi (39°S; 60-110 msm), el cual registra, entre 9000 y 5000 años <sup>14</sup>C AP, un período muy cálido, con un espectro polínico que destaca por la elevada diversidad y mezcla de elementos florísticos de distintos bosques: Esclerófilo (*Cryptocarya* type, *Beilschmiedia/Persea* type, *Peumus boldus*); Deciduo Maulino (*Nothofagus* tipo *obliqua*); Valdiviano (*Eucryphia/Caldcluvia* type, *Aextoxicon/ Escallonia* type, *Lomatia/Gevuina* type); Nordpatagónico (*Saxegothaea conspicua*, *Drimys winteri*, *Nothofagus dombeyi* type); Bosques de *Araucaria araucana*. Como se examinará luego, los actuales máximos de riqueza de especies de leñosas vasculares, y de endemismos de estrecho rango,

concentrados en esta área, serían una consecuencia de la confluencia de distintos elementos durante los ciclos glacial-interglaciales.

*Vegetación y clima durante el último Ciclo Glacial en la Región de bosques templado-lluviosos*

a) Los Bosques Sub-fósiles de Coníferas y *Nothofagus* de la Edad Glacial.

Quizás el testimonio paleobotánico más imponente del cambio glacial del clima y paisaje vegetal lo enseña el hallazgo de bosques sub-fósiles de Coníferas, en altitudes bajas de extensas superficies de la Región de Los Lagos. El primer depósito con poblaciones de troncos de alerce queda expuesto después del megasismo de 1960, en Playa Pelluco, Punta Pelluhuín, cerca de Puerto Montt, y fue descubierto y documentado por Klohn (1976), quien proporciona un fechado de > 45.600 años <sup>14</sup>C AP. El análisis palinológico de los sedimentos asociados a estos troncos fue examinado por Heusser (1981). Posteriormente, se documenta el hallazgo de diez poblaciones de troncos subfósiles, *in situ* y en muy buen estado de conservación (Villagrán et al. 2004; Villagrán & Roig, 2003), en el territorio correspondiente al antiguo Valle Longitudinal de la Región de Los Lagos, hoy Seno de Reloncaví, Archipiélago de Calbuco, y costa oriental de la Isla Grande de Chiloé (hasta el Golfo de Compu)<sup>21</sup>, actualmente adyacente a un mar interior. Los troncos son principalmente de alerce (*Fitzroya cupressoides*) y ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum*) y han sido fechados con edades radiocarbónicas entre 42.600 y 49.780 años <sup>14</sup>C AP. Los troncos se encuentran asociados a sedimentos orgánicos turbosos que subyacen a potentes secuencias de ritmitas -depósitos de limos lacustres laminados

<sup>21</sup> Con posterioridad a la publicación de estos hallazgos, nuevas prospecciones han evidenciado alrededor de 30 geositos con troncos fósiles de Coníferas y *Nothofagus* en el mismo ámbito geográfico, y además han extendido el rango de la paleo-comunidad a varias islas adyacentes al Seno de Reloncaví y costa oriental de la Isla Grande (Informes Técnicos entregados a la Comisión Patrimonial de Chiloé y a las Oficinas de Monumentos Nacionales de Castro y Valdivia (C. Villagrán 2017, 2018; I. Rincón 2018). En el contexto del Patrimonio Paleontológico, estos registros ostentan un destacado valor, tanto al nivel regional como nacional.

Ver Resultados Preliminares en: C. Villagrán, I. Rincón, R. Álvarez & A.M. Abarzúa. III Simposio sobre Geoparques y Geoturismo en Chile. Universidad Católica de la Santísima Concepción (UCSC), Concepción, 24-27 Octubre 2017; C. Villagrán, A.M. Abarzúa & I. Rincón. Conversatorio "Patrimonio Paleontológico de Chiloé", Museo Regional de Ancud, Chiloé, 24 Enero 2018; Resúmenes I Congreso Chileno de Paleontología. Punta Arenas - Puerto Natales, 3 al 5 de octubre 2018: C. Villagrán & A.M. Abarzúa; Londoño, L., Villagrán, C., Rincón, I. & Hinojosa, L.F.



(*varves*) de origen glacial- y arenas y gravas glacio-fluviales del UMG (Villagrán & Roig, 2003). El análisis palinológico de tres de estos sitios con troncos (Villagrán *et al.* 2004) muestra la dominancia de polen arbóreo de Coníferas, como alerce, ciprés, mañíos (*Saxegothaea conspicua* y *Podocarpus nubigena*) y ciprés enano (*Lepidothamnus fonckii*), además de abundante tipo-coigüe (especies de *Nothofagus* tipo *dombeyi*) y Mirtáceas. En el polen no arbóreo destacan el polen de Ciperáceas, Poáceas, Asteráceas y especies de Tundras Magallánicas y acuáticas. El espectro sugiere condiciones climáticas relativamente frías y muy lluviosas, similares a las imperantes en el Bosque Norpatagónico-Subantártico con Coníferas, aislado en cimas de la Cordillera de la Costa de la Región de Los Lagos. Una cronología de anillos de alerce, realizada en los troncos sub-fósiles del sitio Pelluco (Roig *et al.* 2001; Villagrán & Roig, 2003), destaca algunos componentes del clima similares a los obtenidos en cronologías modernas de Alerzales de las cimas de la Cordillera Pelada, La Unión, rasgo que permite también inferir condiciones climáticas distintas a las prevalientes actualmente en sitios de baja altitud. La extensa área cubierta por bosques fósiles de Coníferas, *Nothofagus* tipo *dombeyi*, herbáceas, tundras y acuáticas sugiere que, durante los interestadiales del período medio a tardío de la Glaciación Llanquihue (estadio isotópico MIS-3), las precipitaciones habrían sido más abundantes y las temperaturas relativamente más cálidas, comparadas con las del UMG (estadio isotópico MIS-2). Comunidades de bosque subantártico y tundras, hoy disyuntas y aisladas en cimas de la Cordillera de los Andes y de la Costa, habrían tenido un área de distribución muy extensa y continua en sitios bajos del Valle Longitudinal durante la glaciación. Las temperaturas medias de verano habrían sido alrededor de 5°C más bajas que las actuales, de acuerdo a los valores reconstruidos sobre la base del registro polínico de Taiquemó en Chiloé (Heusser, 1990a, b; Heusser *et al.* 1999) -situado a la latitud de 42°10'S y con base fechada entre 47.110 y > 49.692 años <sup>14</sup>C AP- el archivo continental continuo más antiguo del Sur de Sudamérica.

#### b) Tundras Magallánicas Durante el UMG

Otro momento significativo en la historia climático-vegetacional de la Región de bosques

templado-lluviosos de Chile lo constituye el hallazgo de un complejo ecosistema con bosques Subantárticos de *Nothofagus* y Coníferas, asociados a comunidades de Tundras Magallánicas, durante el UMG (estadio isotópico MIS-2), después de 30.000 años <sup>14</sup>C AP. El primer registro polínico que documenta este espectro florístico proviene de la turbera Río Negro (42°03'S; 60 msm), en el sector NW de Chiloé (Villagrán, 1988). En toda la secuencia pleniglacial, fechada entre 30.530 y 18.030 años <sup>14</sup>C AP, persisten, en menores proporciones, los elementos arbóreos del Bosque Nordpatagónico-Subantártico, prevaeciente en las secuencias interestadiales ya reseñadas (Coníferas, *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Drimys* y Myrtáceas). Sin embargo, lo relevante del sitio es el diversificado y abundante espectro polínico del elemento característico de los cojines de Tundras Magallánicas, con taxa tales como: *Astelia pumila*, *Donatia fascicularis*, *Drosera uniflora*, *Gaimardia australis*, *Tetroncium magellanicum*, *Nanodea muscosa*; la conífera enana característica de la comunidad, *Lepidothamnus fonckii*; el helecho fueguino adaptado a las condiciones muy frías de tundras, *Huperzia selago*. Hoy, la comunidad de Tundras Magallánicas se distribuye continuamente a lo largo de la costa hiper-húmeda de Chile, al sur de 48°S y, en la Región de Los Lagos y de la Araucanía, aisladas en cimas de cerros de la Cordillera de la Costa. De la dominancia de esta comunidad, en los sitios de baja altitud del norte de la Isla de Chiloé, se infieren condiciones pleniglaciales muy lluviosas durante el UMG en la isla, en contraposición a la idea vigente de un clima seco en la región (Heusser 1974). Una eventual explicación de la mayor pluviosidad se fundamenta en la mencionada hipótesis de desplazamiento de los Oeste de Caviedes (1972a), en las reconstrucciones de las temperaturas oceánicas y en los cambios acaecidos en el océano en torno a la Antártica, durante el UMG. Hays *et al.* (1976); los datos sugieren que, a los 18.000 años <sup>14</sup>C AP, la Convergencia Antártica (límite entre aguas oceánicas antárticas y subantárticas) se desplaza alrededor de 7° de latitud al norte de su posición actual, mientras que la Convergencia Intertropical cambia poco, en comparación con su actual posición. A lo largo de la costa Pacífica, las masas de aguas subantárticas fluyen paralelas a la zona de transición entre las



masas atmosféricas subtropical/subantártica, entre 30° y 60°S. Esta es la zona que se encuentra bajo la influencia del cinturón de vientos del Oeste responsables de la mayoría de las lluvias en Chile. De estos antecedentes, Villagrán (1988, p. 312) concluye que:

*Assuming that during the glacial maximum the boundary of the subantarctic and subtropical air masses (Polar Front) was displaced 5-7° north of its present position at 50°55'S (Van Husen, 1967), as postulated by Heusser (1974), the steeper thermal gradient could have increased the baroclinicity and, consequently, the frontal activity within the zone under influence of the westerly wind belt.*

*Suponiendo que durante el máximo glacial, el límite de las masas de aire subantártico y subtropical (Frente Polar) estaba desplazado 5-7° al norte de su posición actual a 50°55'S (Van Husen, 1967), tal como postuló Heusser (1974), el gradiente térmico más pronunciado podría haber aumentado la baroclinicidad y, en consecuencia, la actividad frontal dentro de la zona bajo influencia del cinturón de vientos del oeste.*

De acuerdo con esta consideración, la zona de mayor pluviosidad de la costa de Chile, ahora localizada a 50°S, se habría desplazado a latitudes cercanas a la Isla Grande de Chiloé (43°S). Otros cuatro sitios, analizados con posterioridad en el norte de la Isla de Chiloé, a latitudes cercanas pero algo hacia el SE de Río Negro, exhiben también un espectro de tundras durante el UMG:

(i) Loncomilla (Villagrán, 1990), 42°10'S, 150 msm, con base fechada en 18.900 años <sup>14</sup>C AP, registra el elemento de tundras, desde la base hasta 12.000 años <sup>14</sup>C AP (*Lepidothamnus fonckii*, *Astelia pumila*, *Donatia fascicularis*, *Gaimardia australis*, *Drapetes muscosus* y *Huperzia selago*);

(ii) Taiquemó (Heusser, 1990 b; Heusser et al. 1999) registra *Lepidothamnus fonckii*, *Drapetes muscosus* y *Huperzia selago*, entre alrededor de 31.200 y 14.120 años <sup>14</sup>C AP.

(iii) Las secciones Teguaco y Dalcague (Heusser, 1990b) registran *Lepidothamnus*

*fonckii*, *Astelia pumila*, *Gaimardia australis*, *Drapetes muscosus*, *Donatia fascicularis* y *Huperzia selago*, desde 30.000 años <sup>14</sup>C AP. De acuerdo a las paleotemperaturas reconstruidas sobre la base del registro Taiquemó, durante el UMG hay un descenso de las temperaturas medias de verano, con valores de hasta 6°-8°C más bajos que los valores modernos (Denton et al. 1999; Heusser et al. 1999).

El área ocupada por taxa del elemento austral-antártico de *Nothofagus*, Coníferas y tundras, en los sitios de baja altitud, parece haber tenido una gran extensión en el sur de Chile, y atravesado la actual frontera mediterráneo-templada, como ya lo sugería el registro de Tagua Tagua. Un registro procedente de un sitio bajo situado en esta interfase (El Valle 38°S; Abarzúa et al. 2009), documenta para el UMG de la Región de Araucanía, condiciones frías y per-húmedas, entre 26.000 y 14.800 años <sup>14</sup>C AP. Tal clima se basa en la presencia de bosques dominados por *Nothofagus* tipo *dombeyi* y Coníferas, como *Araucaria araucana*, *Saxegothaea conspicua*, *Prumnopitys andina*, y trazas de tundras magallánicas, como *Donatia fascicularis* y *Astelia pumila*.

#### c) Modelo de la Recolonización Forestal en el Tardiglacial y Holoceno

Después del UMG, durante los períodos Tardiglacial y Holoceno -a partir de los 14.000 años <sup>14</sup>C AP- numerosos registros de polen de la región de Los Lagos y Chiloé documentan la recolonización de los distintos tipos de bosques que actualmente pueblan este territorio. Primeramente, en el Tardiglacial: coihue, *Nothofagus* tipo *dombeyi*, Mirtáceas y Coníferas, los elementos característicos del Bosque Nordpatagónico-Subantártico; en la interfase Pleistoceno-Holoceno, a los 10.000 años <sup>14</sup>C AP, se registra dominancia de un elemento característico del Bosque Nordpatagónico, el tino (*Weinmannia trichosperma*). En el Holoceno temprano a medio aparecen las dos especies forestales características del Bosque Valdiviano, el ulmo y la tiaca (*Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*), espectro que ha sido asociado a temperaturas más cálidas en este lapso. Esta sucesión forestal ha sido muy sólidamente establecida sobre la base de múltiples

y detallados registros palinológicos. Con este fundamento, Villagrán propone en el 2001 un modelo de la dinámica histórica de los bosques templado-lluviosos en el Valle Longitudinal y la Cordillera de la Costa de la Región de Los Lagos durante el último ciclo glacial-interglacial (Villagrán, 2001; Villagrán & Armesto, 2005; Villagrán & Hinojosa, 2005). Del modelo se pueden inferir desplazamientos similares de los bosques subtropicales de Chile Central, en concordancia con las evidencias ya presentadas.

#### DINÁMICA DE LA DIAGONAL ÁRIDA DURANTE EL ÚLTIMO CICLO GLACIAL-INTERGLACIAL. EFECTOS BIOGEOGRÁFICOS

##### *Aislamiento de biota en cimas montañosas. Hipótesis de Darwin*

Del modelo citado se puede inferir que las disyunciones modernas que exhiben comunidades aisladas de Coníferas y Tundras Magallánicas en cumbres de la Cordillera de la Costa y Andes de Chile Central-sur, serían producto de ascensos altitudinales relativamente recientes de la vegetación que ocupó ámbitos de menor altitud y mayor extensión geográfica durante los períodos Llanquihue Medio a Tardío de la última glaciación (estadios isotópicos MIS-3 y MIS-2). Durante el Tardiglacial y Holoceno la expansión de los bosques Nordpatagónico y Valdiviano habrían desplazado a las comunidades glaciales de las áreas de baja y mediana altitud. Una hipótesis similar fue formulada por Darwin en 1859, para comunidades aisladas en cimas de montañas del Hemisferio Norte, donde se entiende la existencia de estas “islas” como un producto de la dispersión interglacial de poblaciones glaciales que ocuparon los sitios de menor altitud durante el avance de los hielos:

*La similitud de muchas plantas y numerosos animales en las cimas de las montañas, separadas unas de otras por cientos de kilómetros de tierras bajas en las que no es posible la existencia de especies alpinas [andinas], es uno de los casos más notables que se conocen de la existencia de una misma especie en puntos distantes, sin que haya motivo para pensar que emigraron*

*de un sitio a otro [Períodos Glaciales] A medida que llegaba el frío...los habitantes templados quedaban suplantados, ocupando sus puestos las producciones árticas [antárticas] [...] [Interglaciales]: Según iba volviendo el calor, se retiraban hacia el norte [sur en Hemisferio Sur] las formas árticas [antárticas] (Darwin, 1859)<sup>22</sup>.*

Un territorio como Chile, recorrido enteramente por dos largas cadenas montañosas, constituye el escenario ideal para evaluar este tipo de ideas. Los antecedentes palinológicos disponibles para sitios de cimas montañosas de las Regiones de Los Lagos y de la Araucanía son concordantes con esta hipótesis. Así, en la cima de la Cordillera de Piuché en Chiloé (42°23'S, 700 m de altitud, Villagrán, 1991b), se registra la llegada de las especies de tundras (*Astelia pumila*, *Donatia fascicularis* y *Gaimardia australis*) en el Tardiglacial, entre 12.700 y 10.410 años <sup>14</sup>C AP. En las Cordilleras de Sarao y Nahuelbuta (Regiones de Los Lagos y de la Araucanía), dos sitios de cimas montañosas, Altos de Pabulo (40° 57' S, 850 m de altitud) y Laguna las Totoras (37°48'S, 1225 m de altitud), registran *taxa* de tundras desde el Holoceno temprano (9070 años <sup>14</sup>C AP) y medio (5430 años <sup>14</sup>C AP), respectivamente (Villagrán, 2001). Un sitio de la Cordillera de los Andes de la Región de los Lagos (Derrumbes II), situado a la latitud 41°08'S y a 810 m de altitud, en el actual límite andino norte del alerce (*Fitzroya cupressoides*), registra la colonización de ésta y otras Coníferas (*Saxegothaea conspicua*) recién en el Holoceno tardío, en torno a los 3110 años <sup>14</sup>C AP. (Villagrán, 1980). Concordantemente, la recolonización de las actual área continua de distribución de las Tundras Magallánicas, al sur de 48°S, recién es registrada en el Holoceno temprano, alrededor de 8000 años AP, en el sitio Puerto Edén (49°08'S, cercano al nivel del mar; Ashworth *et al.* 1991).

*Vicarianza, retracción de ámbitos de distribución y aislamiento. Refugios glaciales e interglaciales*

De acuerdo a los antecedentes ya expuestos, Bosques Subantárticos, dominados por *Nothofagus* y Coníferas, asociados a comunidades de Tundras Magallánicas, habrían

<sup>22</sup> Darwin, Ch. (1859). *The Origin of Species*. p. 99; pp. 100-102.

tenido un área de distribución más extensa y continua durante la última glaciación, en los sitios de baja altitud correspondientes al Llano Longitudinal, desde la Región de Los Lagos a la Araucanía. En este contexto, parece plausible proponer una hipótesis de fragmentación de esta paleo-comunidad, determinada por: (i) cobertura de hielo en el borde este y sur del área durante el UMG; (ii) paulatina y creciente ocupación de los sitios de baja altitud por los elementos de los bosques laurifolios Nordpatagónico y Valdiviano, en creciente expansión durante el Tardiglacial y Holoceno temprano. Este proceso de recolonización forestal, concomitante al aumento de las temperaturas, habría causado el ascenso altitudinal de la comunidad glacial y el aislamiento en cimas montañosas que se observa en la actualidad. Largos períodos glaciales de expansión areal de estas comunidades, alternados con períodos más cortos de retracción y aislamiento durante los interglaciales, favorecería la elevada diversidad genética, observada en la mayoría de las poblaciones de Coníferas y *Nothofagus* estudiadas. Por ejemplo, los datos filogeográficos, procedentes de poblaciones actuales de las Coníferas *Fitzroya cupressoides* y *Araucaria araucana*, hoy montañosas y discontinuas, documentan altos valores de diversidad genética dentro y entre poblaciones -en otras palabras, notable biodiversidad (e.g. Alnutt *et al.* 1999; Premoli *et al.* 2000a, 2000b; Bekessy *et al.* 2002). Un estudio realizado en todo el ámbito de distribución de *Fitzroya* (Alnutt *et al.* 1999) muestra mayor divergencia genética en una población de baja altitud -Astilleros-adyacente al límite occidental de máxima extensión de los glaciares durante el UMG. Ésta, y otras pequeñas poblaciones de Coníferas que aún persisten en los sitios de baja altitud en la región, pueden considerarse remanentes de la fragmentación de la gran paleo-área de distribución glacial que tuvo el alerce en estos sitios, es decir, constituyen verdaderos “relictos glaciales”. Dos poblaciones de cimas de cerros de la Cordillera de la Costa, en el límite norte de la distribución actual del alerce, exhiben también mayor diferenciación genética, probablemente una consecuencia de su temprano aislamiento del resto de las poblaciones, dada la discontinuidad

geomorfológica del sector norte de la Cordillera de la Costa, disectada por el valle del río Bueno.

En los estudios filogeográficos de *Araucaria araucana* (Bekessy *et al.* 2002), destacan los elevados niveles de variación genética dentro de las poblaciones, aunque también son muy significativos entre poblaciones. La pequeña población La Cabaña (38°29'S), situada a altitudes relativamente bajas de la Cordillera de Nahuelbuta (630 msm), muestra mayor distintividad genética. En contraste, las poblaciones montañosas más boreales y regionalmente más discontinuas, tanto de las cimas de la Cordillera de la Costa (Nahuelbuta, 37°49'S), como Andes chilenos (Tolhuaca, 38°12'S) y argentinos (Caviahue, 37°51'S), se agrupan por su mayor similitud genética. Probablemente, ellas fueron más continuas durante el UMG en sitios de baja altitud del Llano Longitudinal, perturbado por efectos periglaciales pero no cubierto directamente por glaciares. Esta idea es concordante con el espectro polínico del registro El Valle, situado a 38°S (Abarzúa *et al.* 2009) que documenta presencia de bosques Nordpatagónico/Subantártico, con amplia dominancia de polen arbóreo de *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Araucaria araucana*, trazas de otras Coníferas y especies de tundras, durante el UMG de la Región de Araucanía, bajo condiciones frías y per-húmedas. Los estudios genéticos en los componentes de los bosques templado-lluviosos del sur de Sudamérica se han centrado en el comportamiento de las Coníferas y otras especies higrófilas de requerimientos templado-fríos, como las especies pertenecientes al grupo polínico *Nothofagus* tipo *dombeyi* (Hasbún *et al.* 2016), dominantes durante las glaciaciones en los rangos hoy ocupados por los bosques laurifolios más calidófilos. La distinción entre ambos elementos parece importante en la interpretación de la dinámica histórica de los bosques del Cono Sur.

Los procesos glaciales y periglaciales del último ciclo glacial habrían afectado el área de distribución moderna de todos los tipos de bosques templado-lluviosos del sur de Chile. Por un lado, la cobertura de glaciares habría dañado directamente el área de los bosques Valdiviano/Nordpatagónico de la vertiente andina de la Región de Los Lagos; y los bosques Nordpatagónico/Subantárticos,

al sur de los 43°S. Por otro lado, los procesos periglaciales habrían perturbado los suelos de los bosques laurifolios del Valle Longitudinal de la Región de los Lagos (40°-43°S), como asimismo los bosques subantárticos de los niveles altitudinales superiores de la Cordillera de la Costa, afectados por soliflucción<sup>23</sup>. Los sustratos en alturas intermedias y bajas de la Cordillera de la Costa, entre 36° y 40°S, habrían sido más estables durante tiempos relativamente más prolongados. La presencia de suelos relictos en esas áreas, “rojos - arcillosos” del Pleistoceno (Veit, 1994; Veit & Garleff, 1996; Garleff *et al.* 1991), sugieren mayor posibilidad de conservación de los suelos y la cobertura vegetal. Sobre la base de la comparación de diagramas mediante líneas isopólen, Villagrán (1991a, 1995) propone que estas áreas podrían haber actuado como los principales refugios de la flora leñosa de Angiospermas latifoliadas, pertenecientes al elemento laurifolio más calidófilo de los bosques templado-lluviosos, Valdiviano y Nordpatagónico (macro refugios o refugios *ex situ*). Las evidencias filogeográficas procedentes de dos especies características del Bosque Valdiviano actual, *Eucryphia cordifolia* y *Myrceugenia planipes*, concuerdan con esta hipótesis (Segovia *et al.* 2012, 2013). En *Eucryphia cordifolia* se observan bajos niveles de diferenciación poblacional. El más elevado nivel de diversidad genética se encuentra en una población situada en un área pequeña de la Cordillera Pelada, alrededor de 40°S, decreciendo abruptamente hacia el norte y, más moderadamente, hacia el sur. En *Myrceugenia planipes* también se obtuvieron evidencias de contracción de rango de distribución, en concordancia con una hipótesis de refugio glacial en la Cordillera de la Costa, en este caso, cercanos a la Cordillera de Nahuelbuta:

*The concentration of rare haplotypes and the relatively high levels of genetic diversity found in Coastal Range around 39°-40°S suggest that Myrceugenia planipes populations contracted to these latitudes during glacial periods*

*La concentración de haplotipos raros y los niveles relativamente altos de diversidad*

*genética que se encuentran en el rango costero entre 39° y 40°S, sugieren que las poblaciones de Myrceugenia planipes se contrajeron a estas latitudes durante los períodos glaciales (Segovia et al. 2013, p. 39).*

*Hipótesis de efecto de borde glacial.  
Gradientes de riqueza de criptógamas versus Angiospermas.*

Los efectos de las glaciaciones en la distribución latitudinal moderna de la riqueza de especies muestran algunas anomalías entre distintos grupos taxonómicos, en particular entre las Angiospermas y las Criptógamas de los bosques. En referencia a las Angiospermas, la distribución latitudinal de la riqueza de especies muestra los máximos de concentración en la interfase mediterráneo-templada, entre 36° y 40° de latitud sur, tanto en los árboles como en los arbustos y lianas del sotobosque. A esta misma franja latitudinal se restringen una serie de taxa leñosos y endémicos, con muy estrechos ámbitos de distribución, como por ejemplo: *Pitavia punctata*, *Gomortega keule*, *Nothofagus alessandri*, *N. glauca*, *N. leonii*, *Berberidopsis corallina*, *Legrandia concinna*, *Beilschmiedia berteriana*, *Myrceugenia pinnifolia*, *M. leptospermoides*, *Prumnopitys andina*, *Schinus patagonicus* var. *crenuloides*, *Eucryphia glutinosa*, *Escallonia alpina* var. *glabrata*, *E. gayana*, *E. florida*, *E. rubra* var. *glutinosa* y *Araucaria araucana* (Villagrán, 1995; Villagrán & Hinojosa, 1997, 2005; Villagrán & Armesto, 2005). Este patrón ha sido interpretado como una consecuencia de la posición de los refugios principales de los bosques chilenos latifoliados, tanto subtropicales como templado-lluviosos, en la actual interfase subtropical-templada de Chile durante los ciclos glacial-interglaciales del Cuaternario. Contrasta con este patrón la distribución de la riqueza de distintos grupos de Criptógamas, como los Helechos, los Musgos, las Hepáticas y los Antocerotes. Así, de las 120 especies de helechos de Chile continental, el 75% se concentra en la región de Los Lagos, descendiendo abruptamente hacia las regiones

<sup>23</sup> Soliflucción, lento y masivo movimiento de suelos sobresaturados de agua, en pendientes montañosas

de regiones con sustrato sometidos a congelamiento (*permafrost*) y descongelamiento estacional.



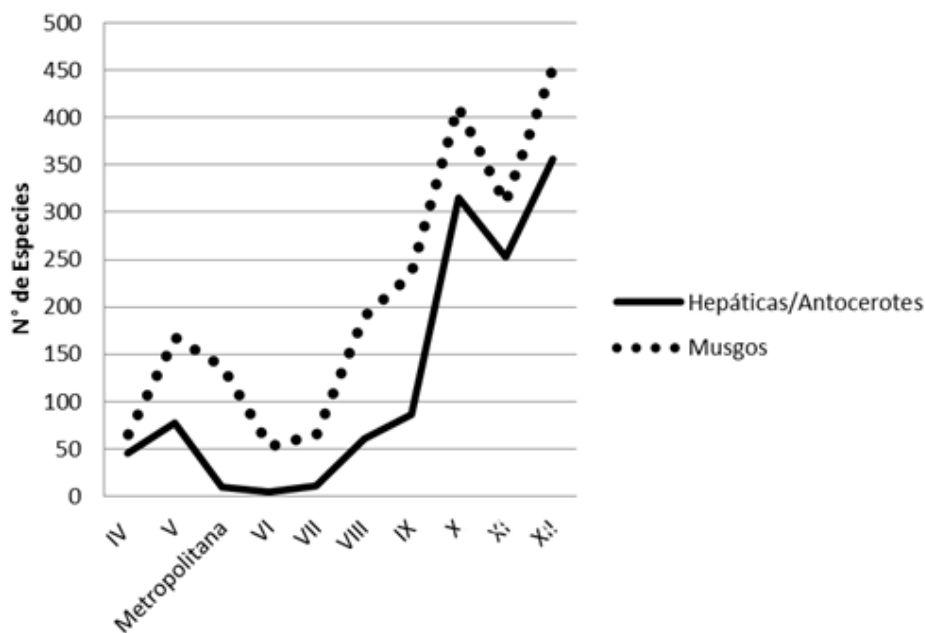


Fig. 1. Distribución latitudinal de la riqueza de briofitas en Chile.

adyacentes, y alcanzando valores menores a un tercio en las Regiones VII y XII. En lo referente a las Briófitas, los ecosistemas de bosques templado-lluviosos que se distribuyen hoy entre las Regiones X y la XII concentran fuertemente la riqueza de los distintos linajes del grupo. En la Fig. 1 se muestra que las Hepáticas/Antocerotes y los Musgos exhiben máximos de riqueza de especies en las Regiones de Los Lagos (X Región, 39° a 44°S) y de Magallanes (XII Región, al sur de 49°S), descendiendo en la Región de los Canales (XI Región, 44° a 49°S) (Villagrán *et al.* 2005). Así, el componente criptogámico, adaptado a condiciones templado-frías y muy lluviosas, constituye el material ideal para evaluar el comportamiento de algunos grupos de plantas que sobrevivieron dentro de las áreas impactadas directamente por glaciares.

¿Qué factores determinan los distintos patrones regionales de riqueza que exhiben las Angiospermas y las Briófitas? ¿Por qué las Briófitas exhiben patrones bicéntricos de concentración de especies? Una hipótesis novedosa es propuesta Thorson (1998), inspirada en las observaciones botánicas de Darwin en Chiloé. El asombro del naturalista ante el contraste norte-sur de los bosques de Chiloé

está consignada en el *Diario*<sup>24</sup>, con ocasión de la visita a la Isla de San Pedro (43°10'S), al sur de Chiloé: *Los bosques son en estos parajes algo diferentes de los de las regiones septentrionales de la isla [...] El paisaje recuerda más, por lo tanto, a la Tierra del Fuego, que a otras partes de la Isla de Chiloé (Diario, 6 de Diciembre 1834)*. El hecho que la región noroccidental de la Isla Grande haya permanecido libre de hielos, y haya sido ocupada por distintas comunidades vegetales durante el último ciclo glacial, se refleja tanto en la sorprendente biodiversidad actual de la Isla Grande de Chiloé, en comparación con el territorio totalmente glaciado al sur del Lago Cucao, Región de los Canales y Magallanes. De acuerdo a Thorson, aparentemente Darwin reconoció los efectos biogeográficos de este límite glacial que cruza la isla, pese a que no coincide con ninguna transición climática moderna, ni tampoco había en su época más que escasos antecedentes sobre glaciaciones. Esta hipótesis nos lleva a plantear una conjetura histórica sobre el “efecto de borde glacial” en la riqueza de Criptógamas, que se describe a continuación.

El sector noroeste de la Isla Grande de Chiloé -el borde Pacífico norte de la masa de

<sup>24</sup> Darwin, Ch. [1845]. *El Viaje del Beagle*. Editorial Labor, S.A. Barcelona 1983.



glaciares que descendieron hasta el mar durante el UMG- fue ocupado sucesivamente por Bosques Subantártico con Coníferas, Tundras Magallánicas, Bosque Nordpatagónico y Bosque Valdiviano durante el último ciclo glacial-interglacial. El máximo de riqueza de especies de Briófitas de la Región de Los Lagos, especialmente en la Isla Grande de Chiloé, sería una consecuencia de la adición de especies pertenecientes a estas comunidades que han ocupado sucesivamente esta misma área. La persistencia de Briófitas en esta región, durante y entre glaciaciones, sería una consecuencia de su pequeño tamaño, lo que habría permitido su sobrevivencia en pequeños refugios o «microrefugios» (ej. fragmentos de bosques o poblaciones aisladas de árboles dentro de las áreas afectadas por glaciares). Los amplios rangos de distribución actuales de la mayoría de las especies de briófitas, desde Chiloé a Magallanes, son paulatinamente alcanzados, en concomitancia con la deglaciación del territorio situado al sur de Chiloé, como lo sugiere el descenso de la riqueza desde Chiloé hacia la XI Región. Luego, el gradiente observado hoy puede ser, en parte, adjudicado al factor tiempo disponible para recolonización.

Por otro lado, el segundo máximo de riqueza de especies de Briófitas observado en Magallanes, prácticamente cubierta en su totalidad por glaciares durante el último ciclo, sería producto de: (i) recolonización postglacial, desde el norte. (ii) Adición de especies procedentes de pequeños refugios, probablemente situados en los sectores muy oceánicos del extremo SE del continente de Sudamérica, al este del Beagle. Este sector constituye el borde Atlántico sureste de la masa de glaciares del UMG. Esta fuente de procedencia es sugerida por las líneas isopolen, trazadas sobre la base de los registros magallánicos de Auer (1958), las cuales muestran un patrón este-oeste de recolonización postglacial (Villagrán *et al.* 1995). Un estudio sobre los patrones de distribución de las plantas vasculares de Tierra del Fuego (Posadas, 1996) también muestra que las áreas con mayor grado de endemismo se distribuyen hacia el SE del Canal Beagle e Isla Navarino. Asimismo, la distribución latitudinal de Hepáticas y Antocerotes, a lo largo de Argentina e islas adyacentes, exhibe un

considerable máximo en el extremo sudeste del continente, en Tierra del Fuego e islas Navarino y de los Estados, con valores cercanos al doble que las regiones adyacentes y más de cinco veces mayores que el resto del territorio argentino (Hassel & Rubies, 2004).

## BIBLIOGRAFÍA

- Abarzúa, A. M., Dillehay, T. D., Mäusbacher, R., & Pino, M. (2009). *Late Quaternary climatic and cultural reconstructions in Araucanian Chilean Region*. En: "Respuestas ambientales a cambios climáticos y culturales en la Región de la Araucanía, Chile" Capítulo 2, 10-40. (Tesis doctoral). Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- Abarzúa, A. M., & Wallner, J. (2009). *Paleolimnological investigations at Lago Budi, Araucanian Region, Chile (39°S): Chronology of relative sea level changes and climate indications during the Late Glacial and Holocene*. En: "Respuestas ambientales a cambios climáticos y culturales en la Región de la Araucanía, Chile" Capítulo 3, 41-69. (Tesis doctoral). Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- Abraham de Vazquez, E. M., Garleff, K., Liebricht, H., Regairaz, A. C., Schäbitz, F., Squeo, F. A., Stingl, H.,... & Villagrán, C. (2000). Geomorphology and Paleoeology of the Arid Diagonal in Southern South America. *Zeitschrift für Angewandte Geologie, SH1*, 55-61.
- Allnutt, T. R., Newton, A. C., Lara, A., Premoli, A., Armesto, J. J., Vergara, R., & Gardner, M. (1999). Genetic variation in *Fitzroya cupressoides* (alerce), a threatened South American conifer. *Molecular Ecology*, 8, 975-987.
- Asworth, A. C., Markgraf, V., & Villagrán, C. (1991). Late Quaternary climatic history of the Chilean Channels based on fossil pollen and beetle analyses, with an analysis of the modern vegetation and pollen rain. *Journal of Quaternary Science*, 6(4), 279-291.
- Auer, V. (1958). The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part II. The history of the flora and vegetation. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae, III. Geologica Geographica*, 50, 1-239.
- Bekessy, S. A., Allnutt, T. R., Premoli, A. C., Lara, A., Ennos, R. A., Burgman, M. A.,... & Newton, A.C. (2002). Genetic variation in the vulnerable and endemic Monkey Puzzle tree, detected using RAPDs. *Heredity*,

- 88, 243-249.
- Cabrera, A., & Willink, A. (1973). *Biogeografía de América Latina*. Washington DC: Monografías de OEA, Serie de Biología N°13, 2ª Edición.
- Caviedes, C. (1972 a). Paleoclimatology of the Chilean litoral. *The Iowa Geographer Bulletin*, 9, 8-4.
- Caviedes, C. (1972 b). Geomorfología del Cuaternario del Valle de Aconcagua, Chile Central. *Freiburger Geographische Hefte*, 11, 1-153.
- Caviedes, C., & Paskoff, R. (1975). Quaternary Glaciation in the Andes of north-Central Chile. *Journal of Glaciology*, 14, 155-170.
- Darwin, Ch. [1845]. *El Viaje del Beagle*. Editorial Labor, S.A. Barcelona 1983.
- Darwin, Ch. (1859). *The Origin of Species*.
- Denton, G. H., Heusser, C. J., Lowell, T. V., Moreno, P. I., Andersen, B. G., Heusser, L. E., Schlüchter, C., & Marchant, D. R. (1999). Interhemispheric Linkage of Paleoclimate During the Last Glaciation. *Geografiska Annaler*, 81(2), 107-153.
- Garleff, K., Schäbitz, F., Stingl, H., & Veit, H. (1991). Jungquartäre Landschaftsentwicklung und Klimageschichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas. *Bamberger Geographische Schriften*, 11, 359-394.
- Gayó, E., Hinojosa, L. F., & Villagrán, C. (2005). On the persistence of Tropical Paleofloras in Central Chile during the Early Eocene. *Review of Paleobotany and Palynology*, 137, 41-50.
- Gregory-Wodzicki, K.M. (2000). Uplift history of the Central and northern Andes: A review. *Geological Society American Bulletin*, 112, 1091-1105.
- Hässel de Menéndez, G. G., & Rubies, M. F. (2004). Catalogue of Marchantiophyta and Anthocerotophyta of Chile, Argentina and Uruguay. En Edición
- Hays, J. D., Lozano, J. A., Shackleton, N., & Irving, G. (1976). Reconstruction of the Atlantic and Western Indian Ocean sectors of the 18.000 B.P. Antarctic Ocean. *Memoir of the Geological Society of America*, 145, 337-372.
- Heusser, C. J. (1974). Vegetation and Climate of the Southern Chilean Lake District During and Since the Last Interglaciation. *Quaternary Research*, 4(3), 290-315.
- Heusser, C. J. (1981). Palynology of the Last Interglacial-Glacial Cycle in Midlatitudes of Southern Chile. *Quaternary Research*, 16, 293-321.
- Heusser, C. J. (1983). Quaternary Pollen Record from Laguna de Tagua Tagua, Chile. *Science*, 219, 1429-1432.
- Heusser, C. J. (1990a). Ice age vegetation and climate of subtropical Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80, 107-127.
- Heusser, C. J. (1990b). Chilotan piedmont glacier in the Southern Andes during the Last Glacial Maximum. *Revista Geológica de Chile*, 17(1), 3-18.
- Heusser, C. J., Heusser, L. E., Lowell, T. V. (1999). Paleocology of the Southern Chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during middle-late Llanquihue Glaciation and deglaciation. *Geografiska Annaler*, 81, 231-284.
- Hinojosa, L. F. (1996). *Estudio paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la Precordillera de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima terciario de Austrosudamérica*. (Tesis de Magister). Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Hinojosa, L.F. (2003). *Fisionomía foliar y clima de las plaeofloras mixtas del Terciario de Sudamérica*. (Tesis doctoral). Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Hinojosa, L. F., & Villagrán, C. (1997). Historia de los bosques del sur de Sudamerica, I: Antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del Cono Sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70, 225-239.
- Hinojosa, L. F., & Villagrán, C. (2005). Did South American Mixed Paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? 2005. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*, 217, 1-23.
- Hollin, J. T., & Schilling, D. H. (1981). Late Wisconsin-Weichselian mountain glaciers and small ice caps. In G. H. Denton and T. J. Hughes (Eds.), *The Last Great Ice Sheets* (pp. 179-206). New York: Wiley-Interscience Edition.
- Jenny, B., Valero-Garcés, B. L., Villa-Martínez, R., Urrutia, R., Geyh, M. & Veit, H. (2002). Early to mid-Holocene aridity in Central Chile and southern westerlies: The Laguna Aculeo record (34°S). *Quaternary Research*, 58, 160-170.
- Klohn, C. 1976. *Beobachtungen über die Reste eines späteiszeitlichen Alercewaldes*. Zeitschrift für Naturfreude und Wanderer 1975-1976.
- Landrum, L. R. (1981). The Phylogeny and Geography of *Myrceunia* (Myrtaceae). *Brittonia*, 33, 105-129.
- Maldonado, A. (2004). *Cambios vegetacionales y climáticos en Chile durante el Holoceno: Análisis de polen fósil en el extremo norte del cinturón de vientos del Oeste*. (Tesis doctoral). Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Maldonado, A., & Villagrán, C. (2002). Paleoenvironmental Changes in the Semiarid Coast of Chile (~32°S) during

- the Last 6200 cal Years Inferred from a Swamp-Forest Pollen Record. *Quaternary Research*, 58, 130-138.
- Markgraf, V. (1987). Paleoenvironmental changes at the northern limit of the subantarctic *Nothofagus* forest. *Quaternary Research*, 28, 119-129.
- Marticorena C. (1990). Contribución a la estadística de la flora Vascular de Chile. *Gayana*, 47(3-4), 85-113.
- Posadas, P. (1996). Distributional patterns of Vascular plants in Tierra del Fuego: a study applying parsimony analysis of endemism. *Biogeographica*, 72(4), 161-177.
- Premoli, A. C., Kitzberger, T., & Veblen, T. T. (2000 a). Conservation genetics of the endangered *Fitzroya cupressoides* in Chile and Argentina. *Conservation Genetics*, 1, 57-66.
- Premoli, A. C., Kitzberger, T., & Veblen, T. T. (2000 b). Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides*. *Journal of Biogeography*, 27, 251-260.
- Reynolds, J. H., Jordan, T. E., Johnson, N. M., Damanti, J. F., & Tabbutt, K. D. (1990). Neogene deformation of the flat-subduction segment of the Argentine-Chilean Andes: Magnetostratigraphic constraints from Las Juntas, La Rioja province, Argentina. *Geological Society American Bulletin*, 102, 1607-1622.
- Roig, F. A., Le-Quesne, C., Boninsegna, J. A., Briffa, K. R., Lara, A., Grudd, H., Jones, P., & Villagrán, C. (2001). Climate variability 50,000 years ago in mid-latitude Chile as reconstructed from tree rings. *Nature*, 410, 567-570.
- Romero, E. J. (1986). Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 73, 449-461.
- Schmithüsen, J. (1956). Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen*, 17, 1-86.
- Segovia, R. A., Pérez, M. F., & Hinojosa, L. F. (2012). Genetic evidence for glacial Refugia of the temperate tree *Eucryphia cordifolia* (Cunoniaceae) in southern South America. *American Journal of Botany*, 99(1), 121-129.
- Segovia, R. A., Hinojosa, L. F., & Pérez, M. F. (2013). Comparative phylogeography of two key species from southern South American forests. Capítulo 1, 26-57. En: Gradiente de riqueza de especies leñosas a lo largo de Chile: efectos de los cambios climáticos del último ciclo glacial. Tesis para optar al Grado de Doctor en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Thorson, R. (1998). Geological Setting of Chiloe Island and the Adjacent Coastal Range; Implications for Biogeography. *Conference Presentation 'Darwin in Chiloe'*, Ancud, Chiloe, Chile.
- Troncoso, A., Villagrán, C., & Muñoz, M. (1980). Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). *Boletín Museo Nacional de Historia Natural*, 37, 117-152.
- Veit, H. (1994). Estratigrafía de capas sedimentarias y suelos correspondientes en el centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67, 395-403.
- Veit, H., & Garleff, K. (1996). Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile Central-sur. En J.J. Armesto, C. Villagrán & M. Kalin-Arroyo (Eds.), *Ecología de los bosques chilenos* (pp. 29-50). Santiago de Chile: Ediciones de la Universidad de Santiago.
- Villa Martínez, R. (1995). *Reconstrucción paleoambiental del Holoceno de la costa de Chile Central basada en análisis de polen en sedimentos de bosques pantanosos*. (Tesis de Magister). Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Villa-Martínez, R., & Villagrán, C. (1997). Historia de la vegetación de bosques pantanosos de la costa de Chile Central durante el Holoceno medio y tardío. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70, 391-401.
- Villa-Martínez, R., Villagrán, C., & Jenny, B. (2003). The last 7500 cal yr B.P. of westerly rainfall in Central Chile inferred from a high-resolution pollen record from Laguna Aculeo (34°S). *Quaternary Research*, 60, 284-293.
- Villa-Martínez, R., Villagrán, C., & Jenny, B. (2004). Pollen evidence for late-Holocene climatic variability at Laguna de Aculeo, Central Chile (lat. 34°S). *The Holocene*, 14(3), 363-369.
- Villagrán, C. (1980). Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Pérez Rosales Nationalpark (Chile). *Dissertationes Botanicae*, 54, 1-165.
- Villagrán, C. (1988). Expansion of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene: Palynological Evidence from Northern Isla Grande de Chiloe, Chile. *Quaternary Research*, 30, 304-314.
- Villagrán, C. (1990). Glacial, Late Glacial and Post-Glacial climate and vegetation of the Isla Grande de Chiloe, Southern Chile (41-44°S). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 8, 1-15.
- Villagrán, C. (1991a). Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y Postglacial. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64, 447-460.
- Villagrán, C. (1991b). Desarrollo de tundras Magallánicas durante la transición glacial-postglacial en la Cordillera

- de la Costa de Chile, Chiloé: ¿Evidencias de un evento equivalente al "Jounger Dryas"? *Bamberger Geographische Schriften*, 11, 1-12.
- Villagrán, C. (1995). Quaternary history of the Mediterranean Vegetation of Chile. In M. Kalin, P. Zedler & M. Fox (Eds.), *Ecology and Biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia* (pp. 3-20). New York: Springer Verlag.
- Villagrán, C. (2001). Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de La Costa de Chile Central-sur: la hipótesis glacial de Darwin. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74, 793-803.
- Villagrán, C., & Armesto, J. J. (1980). Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte Chico y la zona Central con el bosque del sur de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia natural*, 37, 87-101.
- Villagrán, C., & Armesto, J. J. (2005). Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile. En C. Smith-Ramírez, J.J. Armesto and C. Valdovinos (Eds.), *Historia, Biodiversidad y Ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile*. Santiago: Editorial Universitaria.
- Villagrán, C., Armesto, J. J., Hinojosa, L. F., Cuvertino, J., Pérez, C., & Medina, C. (2004). El enigmático origen del bosque relicto de Fray Jorge. En F. A. Squeo, J.R. Gutierrez and I.R. Hernández (Eds.), *Historia Natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge* Capítulo 1 (pp. 3-43). Serena: Ediciones Universidad de La Serena.
- Villagrán, C., Hässel de Menéndez, G., & Barrera, E. (2005). *Hepáticas y Antocerotes del Archipiélago de Chiloé. Una introducción a la flora briofítica de los ecosistemas templado-lluviosos del sur de Chile*. Santiago: Corporación de Amigos del Museo Nacional de Historia Natural.
- Villagrán, C., & Hinojosa, L. F. (1997). Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70, 241-267.
- Villagrán, C., & Hinojosa, L. F. (2005). Esquema Biogeográfico de Chile. En J. Llorente and J.J. Morrone (Eds.), *Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*, Capítulo 33 (pp. 551-577). Ciudad de México: Ediciones de la Universidad Nacional Autónoma de México.
- Villagrán, C., León, A., & Roig, F. A. (2004). Paleodistribución del alerce y ciprés de las Guaitecas durante períodos interestadiales de la Glaciación Llanquihue: provincias de Llanquihue y Chiloé, Región de Los Lagos, Chile. *Revista Geológica de Chile*, 31(1), 133-151.
- Villagrán, C., Moreno, P., & Villa-Martínez, R. (1995). Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos. En J.J. Armesto, C. Villagrán & M. Kalin Arroyo (Eds.), *Ecología de los bosques chilenos* (p. 470). Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Villagrán, C., & Roig, F. (2003). Historia glacial de dos Coníferas milenarias: el alerce y el ciprés de las Guaitecas. Corporación Nacional Forestal Región de Los Lagos, Chile 2003.
- Villagrán, C., & Varela, J. (1990). Palynological Evidence for Increased Aridity on the Central Chilean Coast during the Holocene. *Quaternary Research*, 34, 198-207.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292, 686-693.