

## **Flora y Vegetación de bosques de Chile: Legado histórico-biogeográfico**

Luis Felipe Hinojosa<sup>1,2</sup>; M. Fernanda Pérez<sup>2,3</sup>; Denise Rougier<sup>4</sup>; Carolina Villagrán<sup>5</sup>; Juan J. Armesto<sup>1,2,3</sup>.

<sup>1</sup> Laboratorio de Paleoecología, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. <sup>2</sup> Instituto Milenio de Ecología y Biodiversidad. <sup>3</sup> Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile. <sup>4</sup> Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Andrés Bello. <sup>5</sup> Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

<b>Prefacio</b> .....	<b>2</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>3</b>
<b>Patrones biogeográficos: ¿La flora de bosques corresponde a una flora de Mezcla?</b> .....	<b>7</b>
<b>¿Cómo varió la geografía y el clima durante la Era Cenozoica?</b> .....	<b>8</b>
<b>¿Cómo respondió la vegetación a los cambios climáticos del Cenozoico?</b> .....	<b>10</b>
<b>El efecto andino</b> .....	<b>11</b>
<b>¿Cómo respondió la diversidad de plantas a los cambios tectónicos y climáticos pasados?</b> .....	<b>13</b>
<b>Frutos Carnosos: ¿Un legado de la Era Cenozoica?</b> .....	<b>15</b>
<b>Conclusión</b> .....	<b>17</b>
<b>Referencias</b> .....	<b>18</b>

## **Prefacio**

La ciencia de la biogeografía, especialmente en el tema referente a la particular composición y riqueza de especies de los bosques de Chile centro-sur, ha sido (y continúa siendo) uno de los temas centrales de investigación y una fuente inspiradora de ideas entre los investigadores y estudiantes del grupo de botánica ecológica de la Facultad de Ciencias. El interés en el tema comienza en los años '80 cuando, por azar del destino, los fundadores del grupo, Carolina Villagrán, Mary Kalin Arroyo y Juan Armesto, cruzaron sus caminos por primera vez y enfrentaron problemas en torno a la composición de la flora, vegetación, ecología y biogeografía de los ambientes andinos en Chile central. Paulatinamente, estos intereses fueron derivando y extendiéndose al matorral esclerófilo, los desiertos andinos y costeros y, en particular, la historia cuaternaria de los bosques de Chile centro-sur.

La investigación de los bosques chilenos constituye uno de los grandes temas de reflexión en biogeografía del Cono Sur de América, y Hemisferio Sur en general. En una primera etapa, el grupo encaró las preguntas relativas a los cambios de las distribuciones de especies durante los períodos glaciales del Cuaternario (un problema que también intrigó a Charles Darwin durante su paso por Chile), sobre la base de reconstrucciones palinológicas en la Región de los Lagos y Chiloé, áreas en que se habían concentrado los trabajos pioneros de Vaino Auer y Calvin Heusser; También en los efectos de la aridización progresiva del clima en la fragmentación de los bosques relictos del norte, y las asombrosas afinidades de nuestros bosques templados con las floras de Nueva Zelanda, Tasmania y Oceanía, hoy separadas por miles de kilómetros de océano. El propósito de estos estudios pioneros del grupo era preparar el fundamento necesario para proponer hipótesis biogeográficas; para ello fue necesario un largo trabajo previo de colección y determinación de la flora, análisis de la vegetación, síntesis de múltiples fuentes de información paleo-ambiental, y manejo de una gama de herramientas metodológicas. Algunos de los variados elementos de trabajo y conocimientos generales que se buscaban manejar son: la sistemática básica de los grupos de plantas chilenas y sus distribuciones, palinotecas de referencia, bases morfológicas y moleculares de la filogenia de las especies, y antecedentes sobre floras fósiles de diferentes edades geológicas en Sudamérica, aportados por la paleobotánica y la palinología. A esto hay que agregar un trabajo intensivo de terreno y conocimiento relativamente amplio de la geografía, geología y clima de Chile, Sudamérica y el hemisferio sur.

Durante los '80 y los '90, investigadores y estudiantes del grupo de botánica de la Facultad de Ciencias, armados de estas herramientas, fueron capaces de avanzar en una variedad de líneas de trabajo y reunir evidencias empíricas para ir ensamblando pieza a pieza parte del puzle que es la historia biogeográfica del bosque chileno. Detallados y largos estudios se materializaron eventualmente en numerosos artículos y libros de alto impacto local e internacional que intentaron responder algunas de las preguntas más intrigantes: ¿Cuáles fueron los efectos de los ciclos glacial-interglaciales del Cuaternario en los patrones actuales de distribución geográfica? ¿Dónde se situaron los principales refugios de los bosques chilenos durante los eventos glaciales? ¿Qué cambios en los grandes sistemas climáticos fueron relevantes en los cambios de vegetación? ¿Cómo inciden estos cambios histórico-climáticos en los actuales patrones latitudinales de biodiversidad en la costa oeste de América del Sur? ¿Cuál es el origen de la flora de los distintos tipos de bosques chilenos? ¿Cuáles son los vínculos fitogeográficos de la biota chilena con Gondwana y con el Neotrópico? ¿Cuál es la razón del elevado endemismo de nuestra flora? En este capítulo presentamos, mediante el foco en la flora de bosques de Chile, una sinopsis del trabajo colectivo que hemos realizado durante más de tres décadas para armar el puzle biogeográfico y responder algunas de las preguntas enunciadas. Estamos seguros que estas preguntas, cuya complejidad estamos recién explorando, seguirán inspirando nuevos estudios y análisis de datos en las generaciones de estudiantes por venir, quienes usando una creciente variedad de nuevas herramientas, y sobre la sólida base de información reunida pacientemente por sus antecesores, tendrán la tarea de proponer nuevas hipótesis y teorías que expliquen los singulares patrones biogeográficos de los bosques chilenos.

## **Introducción**

Investigadores de todo el mundo han resaltado las notables singularidades fitogeográficas de los bosques del sur de Sudamérica, ecosistemas que ocupan una estrecha pero extensa franja latitudinal, desde las cumbres andinas al nivel del mar, y desde los 30° a los 55° S en el margen oeste del continente. Esta verdadera “isla” biogeográfica (Armesto y col., 1996, Villagrán y Armesto, 2005) se encuentra aislada de otras formaciones de bosques dentro del continente (e. g. las yungas) por más de mil kilómetros de formaciones áridas y semiáridas, las cuales se orientan en el continente en sentido este-oeste, desde la Patagonia extra andina

cruzando los Andes y extendiéndose hacia el norte por los desiertos costeros de Chile y Perú, siguiendo la franja de precipitaciones anuales menores a 400 mm, denominada también la Diagonal Árida de Sudamérica (DAS, Villagrán y col. 1993, 1998, Villagrán e Hinojosa 1997). Las disyunciones en la distribución de las unidades de bosque a lo largo del margen continental y la presencia de la DAS, serían una consecuencia del efecto combinado de la posición del anticiclón del pacífico sur (APS), la cordillera de los Andes y la corriente de Humboldt. El sistema de altas presiones asociado a subsidencia de masas de aire seco ecuatoriales, constituye el principal determinante de la distribución de las precipitaciones a lo largo de la costa pacífica del sur de Sudamérica (Aceituno, 1988), ya que en las latitudes subtropicales bloquea el ingreso de masas húmedas de los vientos del oeste (*westerlies*). Su posición, centrado a los 25°S, varía estacionalmente, extendiendo su influencia hasta los 38-40°S durante el verano. Su influencia delimita los climas áridos y semiáridos al norte de los 30°S, manteniendo las condiciones del clima mediterráneo en Chile central (33-38°S) y el clima templado lluvioso todo el año, al sur de los 40°S (Arroyo y col., 1993). Por su parte, la Cordillera de los Andes ejerce un efecto de sombra de lluvia tanto sobre los vientos húmedos del este, asociados a lluvias de verano al este del sur de Sudamérica, como también a los vientos húmedos del oeste, asociados a lluvias invernales. En la región austral este efecto es dramático pudiendo registrarse diferencias de 3000 mm o más a los 40°S entre la vertiente occidental del continente y el territorio de la Patagonia argentina donde la lluvia decae a <300 mm en el borde atlántico. Finalmente, la corriente fría de Humboldt o Chile-Perú, la cual se encuentra asociada al giro anticiclónico del APS, y que recorre la costa chilena en sentido sur – norte, reduce la temperatura del aire fomentando la formación de nubes y subsidencia costera al norte de los 30°S, desecando aún más el aire continental al norte de esas latitudes y aportando a la hiper-aridez del desierto de Atacama (Garreaud y col., 2008). En consecuencia, el clima a lo largo de la costa pacífica del sur del continente presenta un pronunciado gradiente de precipitaciones, desde montos anuales cercanos a 0 mm en el Desierto de Atacama a valores superiores a 2000 mm al sur de los 38°S.

En contraste con lo que sucede con las lluvias, las temperaturas medias exhiben una variación menos marcada a lo largo de Chile (Arroyo y col., 1993, 1996). Por un lado, al norte de los 30°S la surgencia de aguas frías de la corriente de Humboldt reduce las temperaturas del aire, produciendo desecación; y por otro, al sur de los 30°S, la Cordillera de la Costa detiene

las masas de aire húmedo provenientes del Pacífico, atenuando el contraste térmico y creando condiciones húmedas para los bosques costeros (Armesto, Hinojosa y Arroyo, 2007). En contraste, en dirección oeste-este, en la Depresión Intermedia, las temperaturas son más altas y las masas de aire son relativamente más secas, produciendo en los Andes una tendencia hacia la continentalidad, con descensos importantes de las temperaturas durante los meses invernales (Miller, 1976). En este marco general, la región mediterránea se encuentra, a su vez, afectada por anomalías climáticas de variabilidad interanual, asociada a fenómenos atmosférico-oceánicos de la Oscilación del Sur (OS) y que se expresan en los fenómenos conocidos como El Niño y la Niña (Aceituno, 1988, Holmgren y col., 2001). Durante la fase negativa de la OS (El Niño), las presiones atmosféricas del anticiclón subtropical son inusualmente bajas, así como también se debilita la surgencia de aguas frías del Pacífico oriental, provocando un aumento de las precipitaciones en Chile mediterráneo. Durante la fase positiva de la OS (La Niña), por el contrario, se produce una dramática disminución de las temperaturas provocando condiciones extremadamente secas especialmente para el área norte de la región (Armesto y col., 1993, Villagrán y Armesto, 2005, Aceituno, 1988).

De acuerdo al trabajo pionero de Schmithüsen (1956), las unidades boscosas del sur del continente pueden describirse como una zonación latitudinal que sigue el gradiente climático circunscrito por la diagonal árida. Así, en la región Mediterránea de Chile (30-38°S), formaciones semiáridas y espinosas del matorral xérico y “savanas”, dan paso más al sur a formaciones de hoja ancha siempreverdes esclerófilas (Bosque Esclerófilo), y luego a formaciones dominadas por árboles deciduos del género *Nothofagus* (Bosque Maulino). En la región templada, al sur de los 38°S, y en la vertiente oriental de los Andes de Argentina, las lluvias durante todo el año determinan el desarrollo de los bosques más diversos de Chile (Bosque Valdiviano; Nordpatagónico y Subantártico). En las cumbres andinas el bosque deciduo subantártico constituye el límite arbóreo en toda la zona templada. La presencia de dos cordilleras (de la Costa y los Andes) también determina una pronunciada zonación altitudinal, que se refleja en la característica forma en “U” de la distribución de las formaciones de bosques a lo largo del país.

Las unidades vegetacionales zonales de la región mediterránea se pueden subdividir en función de su estructura florística, distribución y requerimientos ecológicos (para detalles ver Armesto, Arroyo e Hinojosa, 2007; Lubert y Pliscoff 2006). En términos biogeográficos, se

han descrito 10 tipos de comunidades asociadas a la heterogeneidad de los gradientes topográficos de la región de clima mediterráneo (Armesto y col., 2007, Arroyo y col., 2003). Las comunidades de la región mediterránea incluyen un matorral xerofítico y savanas, ubicándose de preferencia en la depresión intermedia, a la sombra de la lluvia de la Cordillera de la Costa y en las laderas de exposición ecuatorial. Esta formación es dominada por taxa de las familias Leguminosae (*Acacia caven*, *Prosopis chilensis*, *Porlieria chilensis*), Anacardiaceae (*Schinus polygamus*) y Rhamnaceae (*Trevoa trinervis*, *Retamilla ephedra*). El bosque y matorral esclerófilo se distribuyen en forma continua en ambas laderas de la Cordillera de la Costa y la precordillera de los Andes, siendo más escasos en la depresión intermedia, posiblemente debido a la concentración de actividad humana. Por el valle central, el bosque esclerófilo alcanzaría los 36°S. Especies características de estos bosques son *Cryptocarya alba* y *Beilschmiedia miersii* (Lauraceae) y *Dasyphyllum excelsum* (Asteraceae) en los ambientes más húmedos como quebradas, *Peumus boldus* (Monimiaceae), *Quillaja saponaria* (Quillajaceae), *Schinus latifolius*, *Lithrea caustica* (Anacardiaceae), y *Kageneckia oblonga* (Rosaceae) en zonas de humedad intermedia.

El Bosque deciduo Maulino y de Roble se extiende por el valle central entre los 35°S y los 38°S, alcanzando por las laderas andinas hasta los 34°S y extendiéndose en forma discontinua por la Cordillera de la Costa ocupando cimas de cerros, por sobre los 1000 msnm, hasta los 33°S (Cerros El Roble, Cantillana y La Campana). Los taxa que definen esta formación son especies de árboles deciduos de la familia Nothofagaceae, destacando *Nothofagus obliqua*, *N. macrocarpa*, *N. glauca*, incluyendo la especie endémica de esta zona, *Nothofagus alessandrii*. Árboles acompañantes son *Nothofagus dombeyi*, *Gomortega keule*, *Pitavia punctata*, *Aextoxicon punctatum*, *Cryptocarya alba*, *Persea lingue* y *Austrocedrus chilensis*.

Comunidades con distribución restringida en la región mediterránea son el Bosque de Olivillo, denominado así por su única especie dominante de la familia Aextoxicaceae endémica del suroeste de América, *Aextoxicon punctatum*. La distribución de este bosque es discontinua desde los 30°S en las cimas de Fray Jorge y Talinay, asociado a constantes neblinas costeras, e inmerso en una matriz de vegetación xerófita. El Olivillo crece en quebradas costeras de Chile central y luego ocupa una distribución continua en la vertiente oceánica, al sur de los 38°S alcanzando el sur de Chiloé (Isla Guafo). Asociados al Olivillo es posible encontrar otros taxa endémicos de estrecho rango como *Peperomia coquimbensis* y

*Myrceugenia correifolia*, entre otras, y numerosas especies que también crecen en los bosques valdivianos (Villagrán y col. 1980, Villagrán & Armesto 1982; Pérez & Villagrán 1985; Villagrán y col., 2004).

El actual patrón biogeográfico de la flora de los bosques de Chile central, es decir su distribución y composición actual, sería una consecuencia de eventos tectónicos y climáticos ocurridos en una diversidad de escalas temporales, miles a millones de años antes del presente. En esta contribución revisaremos tres patrones biogeográficos de los bosques Chile centro-sur que pueden constituir un legado histórico que abarca un marco temporal de millones de años. Estos son: i) la particular mezcla biogeográfica de los componentes de su flora actual (Villagrán e Hinojosa, 1997; Hinojosa y Villagrán, 1997); ii) su riqueza florística y endemismo (Arroyo y col., 1996, Villagrán y Hinojosa, 1997); y iii) la anormalmente alta proporción de especies con frutos carnosos respecto a otras floras mediterráneas (Hoffman y Armesto, 1995).

### **Patrones biogeográficos: ¿La flora de bosques corresponde a una flora de Mezcla?**

De acuerdo a Schmithüsen (1956) y Villagrán e Hinojosa (1997; 2005) la flora leñosa de bosques chilenos se caracteriza por la mezcla de diferentes “elementos fitogeográficos”. Esta mezcla de especies y géneros de distintos orígenes biogeográficos es particularmente alta en relación a otras formaciones vegetales de Chile, con aproximadamente un tercio de los géneros leñosos del bosque (N=150) endémicos de la región del cono sur de América, un tercio de géneros con distribución neotropical (i.e., en el centro-sur de Sudamérica y latitudes tropicales, incluyendo la vertiente oriental el cordón andino y borde atlántico brasileño) y otro tercio con distribución en Sudamérica y Australasia (Australia, Nueva Zelanda, Nueva Guinea, Nueva Caledonia, e islas subantárticas). Los elementos endémicos (32% de los géneros) son en su mayoría monotípicos, es decir su único representante viviente está en Chile. Los elementos neotropicales son un 28%, vinculando al bosque chileno con formaciones de la vertiente oriental de los Andes. Finalmente, los géneros de rango austral-antártico y australasiano, llegan a un 20%. Los demás géneros son de distribución amplia, incluyendo elementos Pantropicales y un pequeño número de especies cosmopolitas.

La distribución de estos elementos no es homogénea en el gradiente latitudinal en Chile.

Así, en la región de clima mediterráneo (entre 30-38°S) dominan los elementos neotropicales, pantropicales y australasianos, mientras que al sur de los 40°S, la mezcla se inclina hacia la dominancia de elementos australasianos y austral-antárticos. El área de transición entre los climas mediterráneo con aridez de verano y templado (38°-40°S), presenta la mezcla más balanceada de los diferentes elementos fitogeográficos (Villagrán y Hinojosa, 1997).

Esta mezcla de diversos elementos fitogeográficos en la flora leñosa de Chile centro-sur puede considerarse un legado de la sucesión histórica de diferentes floras fósiles que durante los últimos 65 Ma (Cenozoico) ocuparon el sur de Sudamérica bajo diferentes escenarios ambientales, caracterizados por: i) diferencias en la extensión del margen continental y conectividad con el continente Antártico, ii) grandes variaciones de temperaturas desde condiciones tropicales a cubiertas de hielo que ocuparon el sur de Sudamérica, y iii) diferencias en precipitaciones, desde climas hiper-húmedos tropicales, con dos estaciones de lluvias, hasta el clima mediterráneo actual.

### **¿Cómo varió la geografía y el clima durante la Era Cenozoica?**

Las reconstrucciones paleogeográficas y paleoclimáticas de la Era Cenozoica, y entre 65 y 35 Ma (Paleógeno), en el sur de Sudamérica, muestran que el continente se encontraba físicamente unido a la península Antártica y, por esta vía, Sudamérica tenía conectividad terrestre con Australia (McLoughlin, 2001). Esta continuidad espacial de los continentes australes se interrumpió a finales del Paleógeno con la separación de Australia y Antártica, con la apertura del mar de Tasmania (LaGabrielle y col., 2009).

En relación al paleoclima, Zachos y col., (2001), ha usado datos provenientes de registros de sedimentos marinos a nivel global para mostrar que, durante este largo período Paleógeno hubo una tendencia hacia temperaturas superficiales del mar (TSM) mucho más altas que las del presente. Las temperaturas mayores se registraron a partir del Paleoceno medio (59 Ma Antes del Presente) hasta el Eoceno temprano (52 Ma AP). El período más cálido a escala global se conoce como el Óptimo Climático del Eoceno temprano fechado entre 52 y 50 Ma AP. A partir de este período cálido, el de mayor temperatura en el Terciario (Zachos y col., 2001; Pross y col., 2012), se observa una tendencia hacia el enfriamiento global, manifestado en el descenso de temperatura de las aguas superficiales durante un período de 17 Ma, alcanzando las condiciones globales más frías aproximadamente en los 33 Ma AP, en el

Oligoceno temprano. Esta tendencia significó una disminución de 7°C en la temperatura superficial del mar alrededor de Antártica, desde un máximo de 12° hasta 4,5°C. Un factor importante de este enfriamiento es atribuido directamente al aumento de la cobertura de hielo en Antártica (Pross y col., 2012; Hollis y col., 2012). La cobertura de hielo en Antártica habría sido permanente desde hace aproximadamente 30 millones de años, sugiriendo los datos que al menos el 50% de la cobertura de hielo actual se habría establecido en el Oligoceno.

Las reconstrucciones paleoclimáticas, realizadas sobre la base de análisis foliar en registros paleobotánicos continentales del sur de Sudamérica, concuerdan con las tendencias que muestran los registros marinos. En el Paleógeno temprano (Paleoceno-Eoceno), cuando las temperaturas medias anuales habrían sido al menos entre 8° y 10° C mayores que en la actualidad -y las lluvias sobre los 1500 mm anuales en Chile central-sur, sin estación seca-, se habrían desarrollado condiciones tropicales a subtropicales. Casi a finales del Paleógeno, en el límite Eoceno/Oligoceno, las temperaturas medias en la región habrían descendido alrededor de 7°C (desde el Eoceno al Oligoceno) y las estimaciones de precipitaciones medias anuales sugieren descensos de hasta un 40% con respecto al período anterior (Hinojosa, 2005; Gayo y col., 2005; Hinojosa y Villagrán, 2005; Hinojosa et al. 2011; Quattrocchio et al. 2013).

Durante el Neógeno (a partir de los 35 Ma AP), la caída de las temperaturas globales fueron interrumpidas durante el Oligoceno por un aumento de las TSM hasta alcanzar un máximo en el Mioceno Medio (17-15 Ma), evento denominado el óptimo climático del Mioceno Medio (OCMM). Durante este lapso de tiempo la masa de hielo antártico se habría reducido, con la excepción de breves intermedios de glaciación (Zachos y col., 2001). Esta fase cálida en el centro-sur de Sudamérica, fue seguida por un progresivo enfriamiento del clima, el cual culmina con el establecimiento de la actual capa de hielo que cubrió completamente Antártica a partir de los 10 Ma AP. Las temperaturas globales descienden hasta los 6 Ma AP (Zachos y col., 2001), indicando expansión de la cubierta de hielo tanto en Antártica oeste como en el Ártico. El último período de enfriamiento acentuado se inicia a los 3,2 Ma AP, reflejando los ciclos de glaciaciones en las latitudes altas del hemisferio norte y en el sur de Sudamérica.

En Chile central (zona mediterránea) los registros paleoclimáticos neógenos continentales son relativamente escasos, pero los datos existentes muestran similitudes con las estimaciones de temperaturas marinas descritas en el párrafo anterior. A fines del Oligoceno y comienzo del

Mioceno inferior, las temperaturas medias del área se ubicarían en torno a los 15°C. En la Formación Navidad (34°S), reconstrucciones climáticas muestran un aumento de la temperatura media de entre 6 y 9°C, coincidente con el período más cálido del OCMM, con montos de precipitación anuales cercanos al actual (Hinojosa 2005; Hinojosa y Gutiérrez, 2009).

### **¿Cómo respondió la vegetación a los cambios climáticos del Cenozoico?**

La vegetación de bosques del cono sur de América ha evolucionado en concordancia con los cambios climáticos reseñados. Durante el Paleógeno, y de acuerdo a Hinojosa y colaboradores (Hinojosa 2005; Hinojosa et al. 2006) el cono sur habría sido ocupado por una paleoflora Gondwánica, es decir común al territorio conjunto de Sudamérica, Antártica y Australia. Actualmente, la expresión de este legado histórico se manifiesta en la importancia de los elementos fitogeográficos Australasianos, Neotropicales y Pantropicales que catacterizan la flora de bosques del sur de Sudamérica. Estos grupos dominaron el sur del continente durante este período; el elemento austral-antártico estaba ausente, ya que habrían prevalecido condiciones climáticas tropicales, más cálidas y húmedas que el clima actual en esas latitudes, incluso en la Antártica (Pross y col. 2012).

Desde comienzos del Eoceno hasta el Eoceno Medio, el cono sur de América habría estado poblado por una formación vegetacional denominada paleoflora Subtropical Gondwánica. Los elementos de esta paleoflora están actualmente restringidos a la región Neotropical y Pantropical. Un componente menor de la paleoflora Gondwánica incluía elementos Australasianos y una escasa presencia o ausencia del elemento austral-antártico. Desde fines del Eoceno hasta comienzos del Mioceno, se produce paulatino el remplazo por una nueva paleoflora llamada Mixta. El rasgo más relevante de ella reside en el aumento sustancial del elemento fitogeográfico de distribución actual austral-antártica, aunque aún persisten, en proporciones altas, los elementos cálidos actualmente asociados con los bosques Neotropicales y Pantropicales. Su composición derivada de al menos tres orígenes, ha llevado a reconocer esta flora como verdaderamente "Mixta" (*sensu* Romero, 1978), es decir, con presencia relativamente equiparada de elementos de distinta procedencia fitogeográfica. La llamada paleoflora Mixta se habría desarrollado bajo condiciones climáticas bastante más frías y algo menos húmedas que las imperantes en el período

previo, una consecuencia del enfriamiento del clima global (Zachos y col., 2001). Según las evidencias fósiles, durante el Mioceno, la zona del centro-sur de Chile y Argentina habría sido ocupada por una nueva paleoflora, de características diferentes a la del período precedente, la denominada paleoflora Subtropical Neógena. En su composición destaca nuevamente la predominancia de elementos de climas cálidos (Neotropical, Pantropical y Australasiano), y una declinación de los representantes austral-antárticos. Además, se detecta en estas floras un significativo aumento de los géneros considerados hoy endémicos de los bosques del sur de Sudamérica. Esta paleoflora exhibe, por lo tanto, un carácter más moderno en su composición florística, con mayor cercanía a la composición de géneros de los bosques actuales del sur de Sudamérica (Villagrán y Hinojosa, 1997). Los bosques del Mioceno se habrían desarrollado bajo condiciones de clima que fueron relativamente más cálidas y lluviosas que en el período anterior, aunque se puede postular ya una tendencia hacia la sequía estival que caracteriza el clima mediterráneo (Hinojosa 2005; Hinojosa y Villagrán 2005; Hinojosa y col. 2006). Su desarrollo coincide con un evento de calentamiento global, y un aumento de las temperaturas de la región de entre 6 y 9°C (Hinojosa 2005; Hinojosa y col. 2011). Sin embargo, la creciente sombra de lluvia asociada a la orogénesis andina, con cordilleras que en ese período alcanzaron 2 o 3 mil metros de altitud (Gregory-Wodzicki, 2000), determinó en el territorio situado al oeste de los Andes, una fuerte reducción de la influencia de frentes de lluvias de verano procedentes del este.

### **El efecto andino**

Además de los cambios climáticos globales -y la consecuente evolución de la flora y vegetación del cono sur de Sudamérica-, la tectónica asociada al levantamiento de los Andes resulta fundamental para dar cuenta del grado de aislamiento actual de la flora de bosques mediterráneos y templados en el oeste del continente. Sin lugar a duda, el rasgo fisiográfico más importante del continente Sudamericano es la presencia de la Cordillera de los Andes, que se extiende por más de 5 mil kilómetros en el margen oeste del continente. El macizo andino presenta una extensión que abarca 45 grados de latitud, con un promedio altitudinal de cuatro mil metros, y alturas máximas de más de seis mil metros sobre el nivel del mar. En el territorio de Chile, la presencia de la Cordillera de los Andes debe considerarse un factor determinante de los patrones de distribución de la biota. El efecto de sombra de

lluvias que ejercen los Andes, tanto a los vientos húmedos del este en la zona norte, como a los frentes de lluvia del oeste al sur de 35°S, configuran el desarrollo de extensas regiones áridas y semiáridas que cruzan desde el norte de Chile a la parte sur del continente, la llamada Diagonal Árida de Sudamérica (DAS). Estas extensiones áridas y la altitud de la cordillera andina, son la causa del aislamiento biogeográfico de las unidades de bosque en Chile centro-sur. La formación de la Cordillera de los Andes está asociada directamente a la subducción de placas oceánicas bajo la placa Sudamérica, fenómeno que puede retrotraerse en sus orígenes a alrededor de 120 Ma AP, cuando la placa de Sudamérica se separa de África, originando el océano Atlántico, e iniciando el desmembramiento del súper-continente Gondwana. El proceso tectónico en el margen oeste de América de Sur fue gradual, pero alturas similares a las actuales se habrían alcanzado a diferentes latitudes en Sudamérica durante los períodos Mioceno y Plioceno (23-2,6 Ma).

El aumento de las tasas de subducción de la placa de Nazca por debajo de la placa Sudamericana, junto al aumento de las tasas de deposición de sedimentos en las cuencas adyacentes a los Andes por los ríos andinos, estuvo asociado probablemente a una mayor actividad y variabilidad monzónica de la alta boliviana. Esta conjunción de factores daría cuenta del levantamiento andino y un clima semiárido durante esa época. La actual distribución aislada de los bosques del sur de Sudamérica se materializó durante el Plioceno, dejando como legado los principales patrones biogeográficos, en particular las grandes disyunciones distribucionales entre el este y oeste de los Andes, características de la biota de estos bosques (Villagrán y Hinojosa 1997; Villagrán y col., 2004, 2005).

La información paleoclimática y paleovegetacional del Cuaternario tiene una más larga fase de acumulación de evidencias que se remontan al trabajo pionero de numerosos geólogos, glaciólogo, geomorfólogos y palinólogos que han investigado principalmente la región de bosques de Llanquihue, Chiloé y Magallanes por más de 40 años. El principal acontecimiento de este período que afecta la distribución de la flora de bosque es la cobertura de hielos que cubrió alrededor de dos tercios del área forestal actual, asociado a depresiones de hasta 7° C de las temperaturas que significaron el retroceso latitudinal, y probablemente la eliminación, de numerosos taxa con requerimientos más calidófilos que poblaron el sur del continente durante el Terciario. Esta dinámica glacial-interglacial tiene también profundas implicaciones en la distribución actual en los gradientes de riqueza de

especie y áreas de concentración de endemismo. Contribuciones importantes en esta temática a sido el tema de varias tesis de postgrado y publicaciones desarrolladas por el grupo de botánica de la Facultad de Ciencias desde 1980 (i.e. Abarzúa, 2004; Maldonado, 1999, 2004; Montenegro, 2011; Moreno, 1998; Nuñez, 2004; Segovia 2007, 2013; Villa-Martínez, 1995 y 2002; Villagrán, 1980)

### **¿Cómo respondió la diversidad de plantas a los cambios tectónicos y climáticos pasados?**

Estudios de paleo-diversidad en Sudamérica, y en particular en Chile, son relativamente escasos. Recientemente, dos importantes estudios paleo-botánicos de períodos pre-Pleistocénicos, presentan evidencia fósil de una muy elevada riqueza de especies en los bosques que se desarrollaron durante del Eoceno temprano (~52 Ma), en ambos márgenes del continente. Estos bosques se conocen en formaciones fósiles de Colombia y del sur de Argentina, bajo condiciones de temperaturas más cálidas, asociadas al óptimo climático del Eoceno temprano (Jaramillo y col., 2000; Wilf y col., 2003, 2005). Con posterioridad al óptimo, las estimaciones de diversidad de éstas y otras regiones de bosques del sur de Sudamérica muestran una declinación aproximada del 60% de los géneros de bosques, acontecimiento probablemente asociado al evento abrupto de enfriamiento que caracterizó el límite Eoceno/Oligoceno, una consecuencia del comienzo de la glaciación Antártica (Hinojosa y Villagrán, 1997; Villagrán y Hinojosa, 1997; Hinojosa, 2005; DeConto y Pollard, 2003).

Durante el Mioceno medio, se registró un segundo óptimo climático de importancia, que refleja un aumento de las temperaturas medias de entre 6-9°C para Chile central (Hinojosa, 2005; Hinojosa y col., 2006). En esta misma región, la reconstrucción de precipitación anual muestra un acoplamiento con la señal de temperatura, pero con menores tasas de cambio, lo que podría ser una consecuencia del efecto de sombra de lluvias que ejercieron las cumbres de los Andes sobre los vientos del este en ese período (Hinojosa, 2005; Hinojosa y col., 2006).

¿Cuál ha sido el efecto de este cambio climático sobre la diversidad (número de especies) de plantas en las formaciones de bosque de Chile central durante el Mioceno? Es posible dar una respuesta tentativa a esta pregunta a partir del análisis de la paleoflora de la

Formación Navidad (34°S). Esta Formación corresponde a una sucesión de limos arcillosos originados en ambientes marinos de aguas someras, incluyendo areniscas, arenas y conglomerados. La Formación Navidad fue descrita por primera vez por Charles Darwin en 1846. Gutiérrez y colaboradores (2013), con base en análisis estratigráficos (escala 1:10.000), floras fósiles y nuevas dataciones Sr87/Sr86 y Ar/Ar, estimaron una edad de Mioceno inferior a superior para la Formación.

Se han reconocido diversos sitios con floras fósiles en la Formación Navidad, las cuales presentan edades diferentes según su posición estratigráfica, destacando las localidades de Matanzas y Cerro los Pololos. La primera presenta una edad en torno a los 23 millones de años, y la segunda, más joven, de 12 millones de años de antigüedad, lo que las hace propicias para estudiar el efecto del cambio climático sobre la diversidad. Nuestra hipótesis, tal como se registró para el norte de Sudamérica y Patagonia Argentina, predice que si existe un aumento en las temperaturas, la diversidad debiese aumentar concomitantemente.

Las estimaciones de temperaturas medias anuales para la tafofloras de Matanzas y Cerro Los Pololos, utilizando análisis fisionómicos foliares (Hinojosa, 2005; Hinojosa y Villagrán, 2005; Hinojosa y col., 2006, 2011), muestran una diferencia de 5,3°C, donde Cerro Los Pololos es más cálida que Matanzas (**Figura 1A**); sin embargo, y opuesto a lo esperado, el número total de morfo-especies en la localidad correspondiente con la edad basal (Matanzas), fue mayor (81 total / 65 Dicotiledóneas) que el estimado en la localidad más joven de Cerro Los Pololos (59 total / 53 Dicotiledóneas, **Figura 2**).

La inclusión de la estimación de las precipitaciones anuales para ambas floras fósiles, entrega mayor información para dar cuenta de la disminución de la diversidad entre las tafofloras de temperaturas contrastantes. Dependiendo del modelo de reconstrucción paleoclimática utilizado, las precipitaciones estimadas no variaron o fueron levemente inferiores entre ambas floras fósiles (**Figura 1B**).

Durante el Neógeno, y asociado al óptimo climático del Mioceno medio, como se ha explicado, se ha descrito la sucesión de dos paleofloras (ver sección anterior), las paleofloras Mixtas fueron reemplazadas por la subtropical Neógena. La diferencia entre estas floras resulta de la disminución del número de morfo-especies del género *Nothofagus* y un aumento en el número de taxa subtropicales (Hinojosa y Villagrán, 2005; Hinojosa,

2005). Esta sucesión histórica es replicada cuando se comparan los fósiles de Matanzas con Cerro Los Pololos, lo que permite clasificar a esta última dentro de la paleoflora subtropical Neógena (Hinojosa, 2005; Hinojosa y col., 2006). La disminución de la riqueza de especies como respuesta al cambio climático, para el caso de Navidad, estaría particularmente ligado a las precipitaciones (mantención o disminución de los montos anuales) a pesar del calentamiento registrado. La tendencia hacia la disminución de las precipitaciones en el sur de Sudamérica fue relativamente constante post-Mioceno medio, y significó la expansión de vegetación xérica en lugares antiguamente ocupados por bosques, fragmentando y reduciendo los rangos distribucionales de los hábitat forestales hasta la condición de isla actual. Ambas situaciones estarían ligadas al alzamiento Andino y al desarrollo de la Diagonal Árida de Sudamérica, procesos de fines del Mioceno (Hinojosa y Villagrán, 1997; Villagrán y Hinojosa, 1997, 2005).

### **Frutos Carnosos: ¿Un legado de la Era Cenozoica?**

Una característica particularmente interesante de los bosques del sur de Sudamérica es la inusualmente alta proporción de especies con frutos carnosos entre las especies leñosas (Armesto y Rozzi, 1989; Hoffmann y Armesto, 1995; Aizen y Ezcurra, 1998), que generalmente están asociadas al síndrome de dispersión endozoócora, por aves y ocasionalmente mamíferos y lagartijas (Armesto y col., 1987; Willson, 1991, Willson y col., 1996). Esta alta proporción de frutos carnosos se encuentra en todas las distintas formas de vida (árboles, arbustos, epífitas y trepadoras) que se desarrollan en los bosques, especialmente los bosques esclerófilos y Valdiviano. La abundancia de estas asociaciones con la biota frugívora alcanza proporciones de hasta el 70% de la flora leñosa (**Figura 3**). De acuerdo a Armesto y colaboradores (2009), esta inusual proporción es comparable a la de algunos bosques tropicales húmedos y similar a otros bosques del hemisferio sur como los de Nueva Zelanda (Armesto y Rozzi, 1989; Willson, 1991, **Figura 3**). Postulamos que este particular rasgo biogeográfico, que distingue los bosques templados australes de los del hemisferio norte, podría representar también un legado de la gran diversidad de antiguas relaciones mutualistas animal – dispersante de especies, y que este sería un legado de origen Gondwánico para la flora de bosque actual (Armesto y col., 2009; Aizen y Ezcurra, 1998; Amico y Aizen, 2000).

Como se discutió en los párrafos precedentes, condiciones tropicales o subtropicales dominaron grandes territorios del sur de Sudamérica, hasta latitudes altas, durante gran parte del Paleógeno. Posteriormente, durante el Neógeno estos bosques se habrían restringido a latitudes medias-bajas, por lo que sería esperable que: i) el síndrome de dispersión endozoócoro (asociado principalmente a la interacción con aves frugívoras, que también tendrían un origen Gondwánico, Ericson y col., 2002) fuera un carácter dominante en la flora leñosa durante todo el Paleógeno y Neógeno, y ii) que la mayor proporción de taxa leñosos con este síndrome de dispersión estuvieran entre los componentes más antiguos de la flora de bosques del sur de Sudamérica.

El registro fósil de frutos de árboles en las paleofloras del sur de Sudamérica es muy escaso y, por ende, es una línea de investigación de mucho interés futuro. Sin embargo, en ausencia de estos datos, parece razonable estimar la importancia del síndrome de dispersión endozoócoro para los taxa leñosos que han sido descritos en la literatura paleobotánica de Chile sur central en sedimentos del paleógeno y neógeno. Aceptando las asignaciones taxonómicas de los autores de los trabajos y bajo el supuesto que el tipo de dispersión tiene una fuerte inercia evolutiva y vinculación filogenética, al menos a nivel de género, nos propusimos reconstruir la proporción de taxa con síndrome endozoócoro, en comparación a la flora con semillas dispersadas por viento u otros vectores durante el Paleógeno, Neógeno (Pre-Pleistoceno) y la flora Actual. Los datos de la **Figura 4** sugieren que el síndrome endozoócoro ha sido predominante durante todo el Cenozoico en los bosques del sur de Sudamérica, por lo que las interacciones con vectores bióticos de semillas, principalmente aves, deben haber estado presentes en los bosques desde su origen en Gondwana. Este complejo de interacciones habría caracterizado los bosques del Gondwana desde antes de su desmembramiento, es decir, desde el Cretácico, que es también la época en que se produjo la radiación de las aves paseriformes, entre las que se encuentran la mayoría de los dispersantes de semillas actuales (ver más adelante).

Cuando evaluamos la relación entre el tipo de dispersión (endozoocoría vs. otros síndromes) y los elementos fitogeográficos que caracterizan la flora de bosques de Chile Actual (Villagrán y Hinojosa, 1997): Americano (andino), Austral-Antártico, Endémico, Neotropical, Pantropical y Australasiano cálido, un análisis de chi-cuadrado evidencia que existiría una fuerte asociación ( $p=0,03$ ) entre síndromes de dispersión y elementos

fitogeográficos. El síndrome de dispersión endozoócora aparece entre los dominantes en aquellos taxa que se vinculan a floras Gondwánicas y Neotropicales, particularmente con requerimientos cálidos y húmedos (**Figura 5**), mientras que en aquellas floras más modernas y adaptadas a condiciones más frías, predominan otros síndromes de dispersión (**Figura 5**). Esta observación apoya lo postulado por Armesto y colaboradores (2008), y nuestro argumento en el presente trabajo, de que el tipo de fruto baya o drupa (asociado a la dispersión de semillas por aves) correspondería a un legado de la co-evolución de la biota pre-Pleistocénica a la flora actual de bosque del sur de Sudamérica. También apoyan esta idea los trabajos recientes que han documentado la evolución de la flora de los bosques chilenos y neotropicales en forma coetánea con la radiación de los passeriformes en Gondwana (Feduccia 2003, Ericson y col., 2002).

## **Conclusión**

La presente contribución enfatiza los rasgos biogeográficos y paleoecológicos, actuales y Cenozoico, de los bosques chilenos y que han sido el foco de investigación por más de 30 años en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Desde el núcleo fundador del Grupo de Botánica se han graduado varias generaciones de botánicos que se desenvuelven en distintas unidades académicas del país aportando al conocimiento de la botánica, ecología vegetal, biogeografía y paleoecología, y cuyas contribuciones han permitido destacar y valorar la singularidad biogeográfica de nuestros bosques.

Los aportes descritos en este capítulo revelan la importancia de esta “isla biogeográfica” que son nuestros bosques, aportando no tan solo al conocimiento científico sino que también otorgando criterios a considerar a la hora de pensar en planes de conservación de estos ecosistemas.

## Referencias

- Abarzúa A. 2004 Historia deglacial y postglacial de los bosques templado-lluviosos en Isla Grande de Chiloé, Chile. Tesis Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Aceituno, P. 1988. On the functioning of the southern oscillation in the Southern American sector. Part I. Surface climate. *Monthly Weather Review* 116:505-524.
- Aizen MA, Ezcurra C. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral* 8:217-236.
- Amico G, Aizen MA 2000 Ecology: Mistletoe seed dispersal by a marsupial *Nature* 408, 929-930.
- Armesto JJ, Rozzi R. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: Evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *Journal of Biogeography* 16: 219 - 226.
- Armesto JJ, Rozzi R, Miranda P, Sabag C. 1987. Plant/frugivore interaction in South American temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:321-336.
- Armesto JJ, Vidiella PE, Gutiérrez JR. 1993. Plant communities of the fog-free coastal desert of Chile: plant strategies in a fluctuating environment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:271-282.
- Armesto, J.J, León-Lobos P, Arroyo M.T.K. 1996 Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: una isla biogeográfica. In: (J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo, eds), "Ecología de los Bosques Nativos de Chile", pp. 23-28. Editorial Universitaria, Santiago.
- Armesto, J.J., M.T.K Arroyo & L.F. Hinojosa (2007) The mediterranean environment of central Chile. In: (T.T. Veblen, K.R. Young & A.R. Orme, eds), "The Physical Geography of South America", pp. 184-199. Oxford University Press, New York.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Squeo F, Gutiérrez JR. 1993. Global change: The flora and vegetation of Chile. En: Mooney HA, Fuentes ER, Kronberg BI (eds.) *Earth system responses to global change. Contrasts between North and South America*. Academic Press, New York, pp. 239-263.
- Arroyo MTK., Riveros M, Peñaloza A, Cavieres L, Faggi AM. 1996. History and regional richness patterns of the cool temperate rainforest flora of Southern South America. En:

En: Ciencias Ecológicas 1983-2013. Treinta años de investigaciones chilenas. Vivian Montecinos & Julieta Orlando (Eds). Editorial Universitaria, 2015. 345 páginas. Santiago, Chile. Páginas:123-138.

- Lawford RG, Alaback P, Fuentes ER (eds.) High latitude rain forest and associated ecosystems of the west coast of the Americas: climate, hydrology, ecology and conservation. Springer, Berlin, pp. 134-172.
- Armesto, J. J., Smith-Ramírez, C., Carmona, M.R., Celis-Diez, J.L., Díaz, I.A., Gaxiola, A., Gutiérrez, A., Nuñez-Avila, M.C., Perez, C.A., Rozzi, R. (2009) Old-growth temperate rainforests of South America: Conservation, plant-animal interactions, and baseline biogeochemical processes. En: Wirth, C. et al. (eds.), "Old-growth forests. Function, Fate and Value." Springer-Verlag, Berlin, pp. 367-390.
- DeConto R, Pollard D. 2003. Rapid Cenozoic glaciation of Antarctica induced by declining atmospheric CO<sub>2</sub>. *Nature* 421: 245-249.
- Ericson PGP, Christidis L, Cooper A, Irestedt M, Jackson J, Johansson US, Norman JA. 2002. A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens. *Proceedings of the Royal Society B. Biological sciences* 269: 235-241.
- Feduccia A. 2003. "Big bang" for tertiary birds? *Trends in Ecology & Evolution* 18:172-176.
- Garreaud R, Barichivich J, Christie DA, Maldonado A. 2008. Interannual variability of the coastal fog at Fray Jorge relict forests in semiarid Chile. *Journal of Geophysical Research* 113:G0401.
- Gregory-Wodzicki, K. M. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin* 112:1091-1105.
- Gutiérrez N.M., Hinojosa L.F., Le Roux J.P., Pedroza V. 2013 Evidence for an Early-Middle Miocene age of the Navidad Formation (central Chile): Paleontological, paleoclimatic and tectonic implications. *Andean Geology* 40 (1): 66-78.
- Hinojosa, L.F. (2005) Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile* 32: 95-115.
- Hinojosa LF & Gutiérrez N. 2009 Cambio Climático y Diversidad: el Caso de la Formación Navidad, Mioceno de Chile Central. XII Congreso Geológico Chileno. Actas: 4 pp.
- Hinojosa, L.F. & C. Villagrán (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 225-239.

- Hinojosa, L.F. & C. Villagrán (2005) Did South American Mixed Paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217: 1-23.
- Hinojosa, L.F., J.J. Armesto & C. Villagrán (2006) Are Chilean coastal forests pre-Pleistocene relicts? Evidence from foliar physiognomy, paleoclimate, and paleobiogeography. *Journal of Biogeography* 33: 331-341.
- Hinojosa, L.F., F. Pérez, A. Gaxiola & I. Sandoval (2011) Historical and phylogenetic constraints on the incidence of entire leaf margins: insights from a new South American model. *Global Ecology and Biogeography* 20: 380-390
- Hoffmann AJ, Armesto JJ. 1995. Convergence vs. non-convergence in seed dispersal modes in the mediterranean-climate vegetation of Chile, California and Australia. En: Kalin Arroyo M, Fox M, Zedler P (eds.) *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems of Chile, California and Australia*. Springer-Verlag, pp. 289-310.
- Hollis CJ, Taylor KWR, Handley L, Pancost RD, Huber M, Creech JB, Hines BR, Crouch EM, Morgans HEG, Crampton JS, Gibbs S, Pearson PN, Zachos JC. 2012. Early Paleogene temperature history of the Southwest Pacific Ocean: Reconciling proxies and models. *Earth and Planetary Science Letters* 349-350:53-66.
- Holmgren M, Scheffer M, Ezcurra E, Gutiérrez J, Mohren G. 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in ecology y evolution* 16:89-94.
- Lagabrielle Y, Goddérís Y, Donnadiou Y, Malavieille J, Suarez M. 2009. The tectonic history of Drake Passage and its possible impacts on global climate. *Earth and Planetary Science Letters* 279:197–211.
- Maldonado A. 1999 Historia de los bosques pantanosos de la costa de Los Vilos (4a. Región, Chile) durante el Holoceno medio y tardío. Tesis Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- 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 Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Moreno PI. 1998 Termination of the last ice age in the mid-latitudes of South America. PhD Thesis. The University of Maine.

En: Ciencias Ecológicas 1983-2013. Treinta años de investigaciones chilenas. Vivian Montecinos & Julieta Orlando (Eds). Editorial Universitaria, 2015. 345 páginas. Santiago, Chile. Páginas:123-138.

- Montenegro, P. 2011 Filogeografía de *Weinmannia trichosperma* Cav. Herencia genética de una historia glacial en el sur de Sudamérica. Tesis Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Núñez M. 2004 Diversidad genética de *Aextoxicon punctatum* (Aextoxicaceae) en Chile: implicancias geográficas. Tesis Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- McLoughlin, S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* 49: 271–300.
- Miller, A., 1976. The Climate of Chile. In Schwerdtfeger, W. (ed.), *Climates of Central and South America*. World Survey of Climatology, Elsevier, Amsterdam, pp. 113-130.
- Pross J, Contreras L, Bijl PK, Greenwood DR, Bohaty SM, Schouten S, Bendle JA, Röhl U, Tauxe L, Raine JJ, Huck CE, van de Flierdt T, Jamieson SSR, Stickley CE, van de Schootbrugge B, Escutia C, Brinkhuis H, Integrated Ocean Drilling Program Expedition 318 Scientists. 2012. Persistent near-tropical warmth on the Antarctic continent during the early Eocene epoch. *Nature* 488: 73-77.
- Quattrocchio M.E., Marcelo A. Martínez M.A., Hinojosa L.F., Jaramillo C. 2013. Quantitative analysis of Cenozoic palynofloras from Patagonia, southern South America. *Palynology* <http://dx.doi.org/10.1080/01916122.2013.787126>.
- Segovia R. 2007 Filogeografía de *Eucryphia cordifolia*: historia glacial y diversidad genética en los bosques templado lluviosos del sur de Sudamérica. Tesis Magister. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Segovia R. 2013 Gradiente de riqueza de especies leñosas a lo largo de Chile: efectos de los cambios climáticos del último ciclo glacial. Tesis Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Villa-Martínez R (1995) Reconstrucción paleoambiental del Holoceno de la costa de Chile central basada en análisis de polen fósil de sedimentos de bosques pantanosos. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. xiv + 117 pp.
- Villa-Martínez R. 2002 Historia del clima y la vegetación de Chile central durante el Holoceno: Una reconstrucción basada en análisis de polen, sedimentos, carbón y moluscos. Doctoral tesis, Facultad de ciencias, Universidad de Chile.
- Villagrán C. 1980 Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Pérez Rosales Nationalpark, Chile. *Dissertationes Botanicae* 54: 1-165.

En: Ciencias Ecológicas 1983-2013. Treinta años de investigaciones chilenas. Vivian Montecinos & Julieta Orlando (Eds). Editorial Universitaria, 2015. 345 páginas. Santiago, Chile. Páginas:123-138.

Villagrán C. e 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. e Hinojosa L.F. 2005. Esquema biogeográfico de Chile. In (J. Llorente & J.J. Morrone, eds), "Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y Tópicos Afines", pp. 551-577. Ediciones de la UNAM, México DF.

Villagrán C, Armesto JJ, Hinojosa LF, Cuvertino J, Pérez C, Medina C. 2004. El enigmático origen del bosque relictado de Fray Jorge. En: Squeo FA, Gutierrez JR, Hernández IR (eds.). *Historia Natural del Parque Nacional Bosque de Fray Jorge*. Ediciones Universidad de La Serena, Chile.

Villagrán C y Armesto JJ. 2005. Fitogeografía histórica de la cordillera de la costa de Chile. En: Smith-Ramírez C, Armesto JJ, Valdovinos C (eds.). *Biodiversidad y Ecología de los Bosques de la Cordillera de la Costa, Chile*. Editorial Universitaria.

Willson MF. 1991. Dispersal of seeds by frugivorous animals in temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:537-554

Willson MF, Sabag C, Figueroa J, Armesto JJ, Caviedes M. 1996. Seed dispersal by lizards in Chilean rain forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 69:339-342.

Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, and K. Billups. 2001. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292:686-693.

### **Leyendas de Figuras**

**Figura 1.** Estimación de paleoclima asociado a las floras fósiles de Matanzas y Cerro Los Pololos, Formación Navidad A) Estimación Temperaturas Medias Anuales (°C), ecuación Sudamérica de Hinojosa y col. (2011) B) Precipitaciones Anuales (cm.) basado en ecuaciones de Hinojosa (2005).

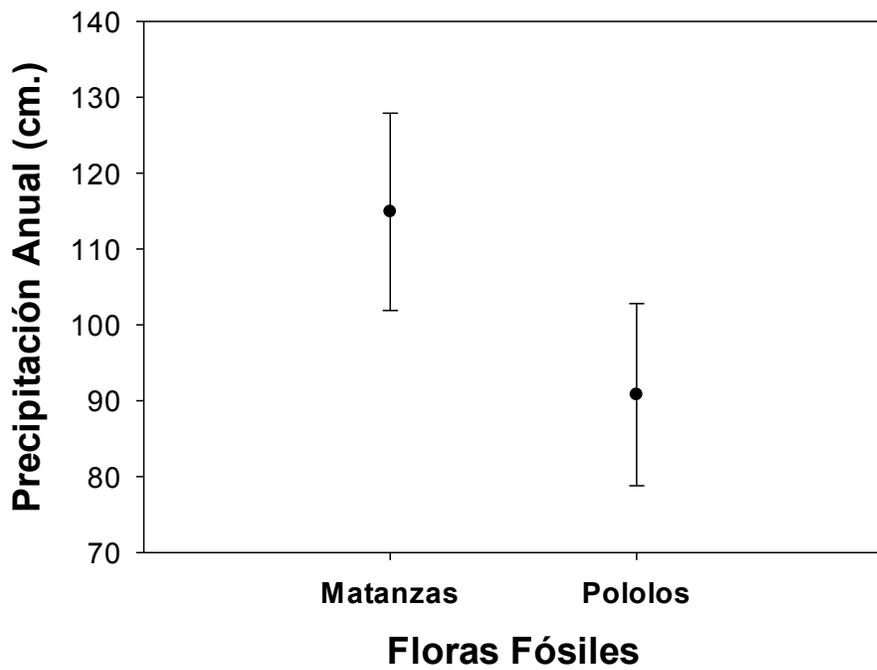
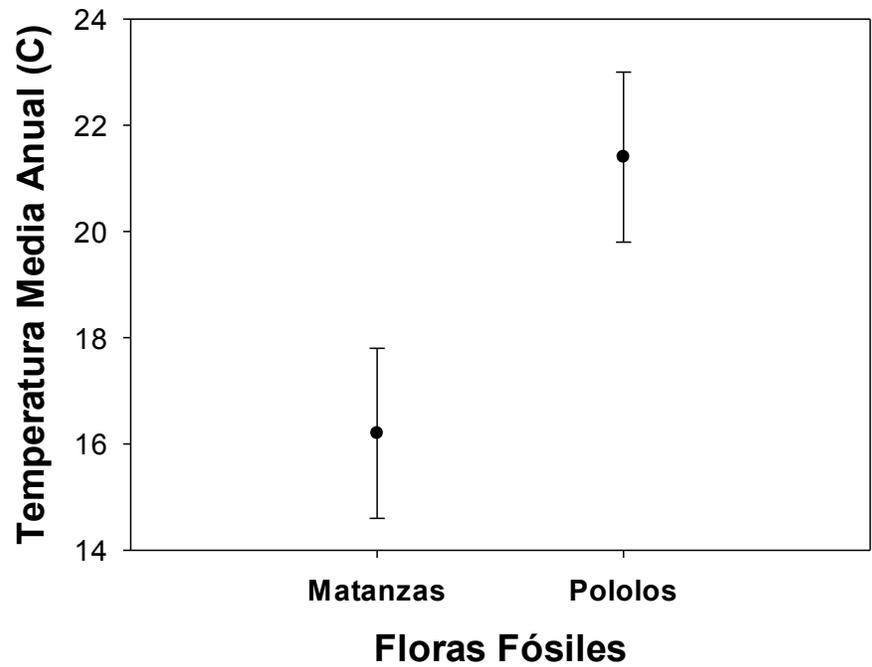
**Figura 2.** Evolución de la Paleodiversidad en la Formación Navidad. Análisis de rarefacción de la Diversidad medido como número de morfotipos totales y solo Dicotiledóneas.

**Figura 3.** Distribución de la endozoocoría a lo largo de un trasecto latitudinal a nivel global. Si se incorporan los datos del bosque del Sur de Sudamérica (puntos verdes) la relación lineal en el hemisferio sur se pierde ( $p=0.099$ ).

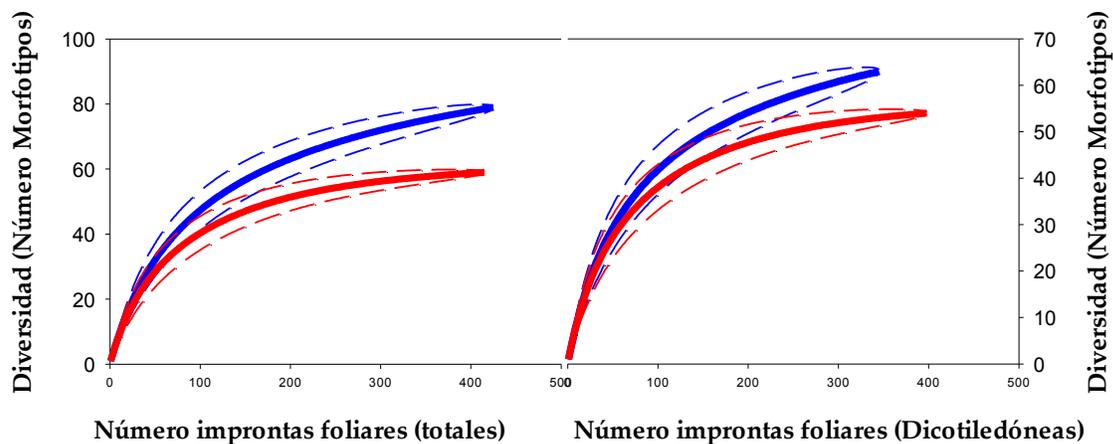
**Figura 4.** Porcentaje de síndrome endozoócoro en distintos momentos durante el Cenozoico (Datos de Hinojosa & Villagrán 1997).

**Figura 5.** Relación entre endozoocoría y elementos fitogeográficos en la flora de bosque del sur de Sudamérica. Un análisis de chi-cuadrado evidencia que existiría una fuerte asociación ( $p=0,03$ ) entre síndromes de dispersión y elementos fitogeográficos.

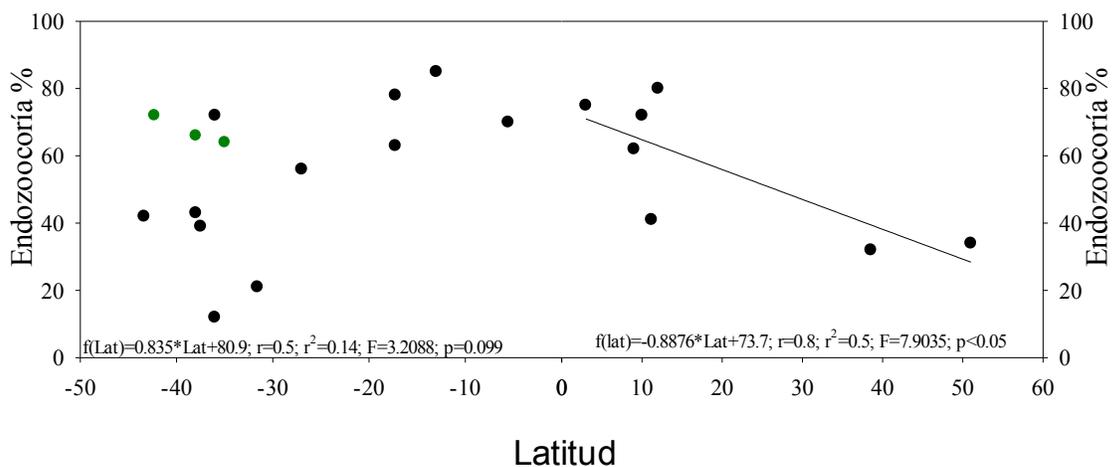
**Figura 1.**



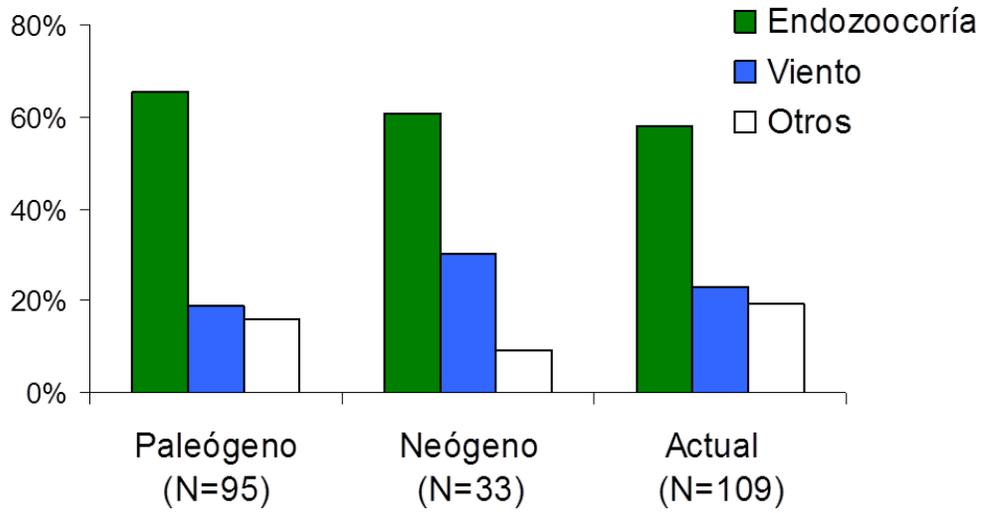
**Figura 2.**



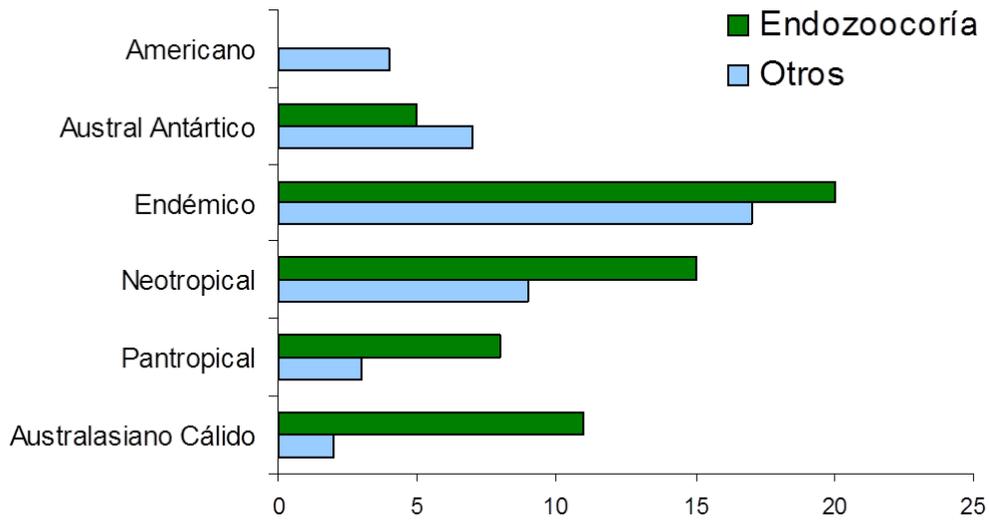
**Figura 3.**



**Figura 4.**



**Figura 5.**



En: Ciencias Ecológicas 1983-2013. Treinta años de investigaciones chilenas. Vivian Montecinos & Julieta Orlando (Eds). Editorial Universitaria, 2015. 345 páginas. Santiago, Chile. Páginas:123-138.