Revista Chilena de Historia Natural
70: 241-267, 1997

Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico

History of the forests of southern South America, II: phytogeographical analysis

CAROLINA VILLAGRAN[1] y LUIS FELIPE HINOJOSA

Laboratorio de Palinología, Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile
[1]E-mail: cvillagr@abello.dic.uchile.cl

RESUMEN

El marcado contraste este-oeste del clima del cono sur de Sudamérica, condicionado en gran medida por la topografía andina, determina la existencia de una franja continua de vegetación árida que cruza el continente en sentido SE-NW, la llamada 'Diagonal Arida de Sudamérica', la cual desconecta la región de los bosques subtropical-templados de Chile y Argentina de los restantes bosques del continente. El propósito de este estudio es examinar los efectos del proceso de aislamiento de los bosques del sur de Sudamérica, desde la perspectiva fitogeográfica y paleobotánica. Los análisis de la riqueza de taxa, en distintas categorías taxonómicas, niveles de endemismo y rangos de distribución geográfica de las especies de los bosques del sur permitieron establecer una serie de características, interpretadas como un síndrome del prolongado aislamiento geográfico. Así, la gran diversidad de familias representadas en estos bosques (48,9% de la flora vascular de Chile continental), en contraste con la pobreza en especies (7,8%); la elevada proporción de géneros aislados taxonómicamente (monotípicos 21%); y el elevado porcentaje de especies endémicas (ca. del 90% de las plantas con semilla), sugieren antigüedad geológica del aislamiento de estos bosques y altas tasas de extinción de su flora. El análisis fitogeográfico a nivel de géneros muestra que el componente endémico de los bosques del sur de Sudamérica sigue siendo muy importante (32%). Destacan también las significativas proporciones de los elementos neotropical (28%) y australasiano (20%), dejando así de manifiesto las pasadas vinculaciones florísticas con distantes territorios, como Sudamérica tropical y Australasia. El análisis fitogeográfico del registro fósil del Terciario de Chile permite estimar que alrededor del 60% de los géneros tropicales de los bosques chilenos desaparecieron del territorio a fines del Paleógeno, debido a un notable retroceso hacia el norte del cinturón tropical del Hemisferio Sur, una consecuencia de los cambios oceánicos y climáticos asociados a la separación de Australia de Antártida y formación del Hielo Antártico Este. Un número significativo de estos géneros tropicales antiguos sobrevive en la actualidad en la Provincia tropical de Yungas de Sudamérica. Gran parte de los géneros actualmente endémicos de los bosques chileno-argentinos se registran durante el Neógeno y las paleofloras del Mioceno ya exhiben espectros florísticos análogos a algunos de los actuales bosques del sur de Sudamérica. Además, las relaciones florísticas que muestran estas mismas paleofloras con los actuales bosques del Planalto del sur de Brasil y NW de Argentina sugieren que, hasta este período, hubo continuidad de bosques a lo ancho de los subtrópicos de Sudamérica, bajo condiciones climáticas mésicas y sin marcada estacionalidad. Durante el Plioceno se produjo el desmembramiento de los bosques subtropicales del cono sur y la expansión de las formaciones xéricas a lo largo de la actual 'Diagonal Arida' del continente, debido fundamentalmente a una fuerte tendencia hacia la aridez en los subtrópicos determinada por el levantamiento final de los Andes, la formación del Hielo Antártico Oeste, vigorización de la corriente fría de Humboldt y del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur, e inicio de las glaciaciones continentales en Patagonia. La posición más o menos constante del centro de la 'Diagonal Arida' de Sudamérica durante los períodos glaciales del Cuaternario, sumada a los repetidos avances de glaciares andinos y procesos periglaciales asociados, habrían contribuido a determinar los actuales patrones de distribución de los bosques chileno-argentinos del sur de Sudamérica.

Palabras clave: fitogeografía, bosques subtropical-templados, disyunciones, endemismos, 'Diagonal Arida' de Sudamérica, Neógeno.

ABSTRACT

The sharp climatic contrast from east-west in subtropical and temperate South America is caused to a great extent by the Andean topography. This contrast determines a continuous and arid vegetational belt that crosses diagonally the continent from SE to NW, interrupting the region of the Chilean-Argentinean southern forests from other forests of South America, the so called 'Arid Diagonal of South America'. The purpose of this paper is to study the particular history of the process of isolation of the southern forests, using the phytogeographical and paleobotanical perspectives. The comparisons of the taxa richness, at different taxonomic levels, degrees of endemism, and geographical distribution ranges of species show the particular characteristics of the southern South American forests, which were interpreted as a syndrome of long-lasting geographical isolation. Thus, the great diversity of families represented in these forests (48.9% of the vascular flora of

(Recibido el 4 de octubre de 1996; aceptado el 10 diciembre 1996; manejado por Fabián M. Jaksic)

continental Chile) contrasts with the small number of species (7.8%); high frequency of taxonomically isolated genera (monotypics, 21%); and the high percentage of endemic seed plant species (90%), all suggests that the isolation of these forests and high rates of extinctions are of great geological antiquity. The phytogeographical analyses at a generic level shows that the endemic component of these forests is also very high (32%). The high proportion of neotropical (28%) and australasian (20%) elements is marked, pointing to floristical connections with distant territories, such as Australasia and tropical South America. The phytogeographical analysis based on the Chilean fossil record dating to the Tertiary shows that approximately 60% of the tropical genera present in Chilean paleo-forests disappeared at the end of the Paleogene. This resulted from a significant northern retreat of the tropical belt of the Southern Hemisphere, which was in turn a consequence of the separation between Australia and Antarctic continents, as well as subsequent changes in the oceanic and climatic systems associated with the formation of the East Antarctic ice cap. A number of remnant tropical genera still survive in the tropical Province of Yungas. A great proportion of the present endemic element of the Chilean-Argentinean forests is registered during the Neogene, but it was during the Miocene when similar floristic assemblages analogous to some of the actual types of subtropical and temperate forests rised, as is shown by the paleobotanical evidence. Also until the Miocene there was a geographical continuity of these forests across subtropical South America, under mesic climatic conditions with little seasonality. This would explain the present floristic relationship between southern South American forests and those found in Planalto of southern Brazil and NW Argentina. During the Pliocene, the distribution of the subtropical forests of South America was fragmented and xeric formations expanded along the 'Arid Diagonal' of the continent. These changes were a consequence of strong arid trends in the subtropics due to the final uplift of the Andes, the formation of the West Antarctic ice cap, intensification of the cold Humboldt Current and the South Pacific Subtropical Anticyclone, as well as the beginning of the continental glaciations in Patagonia. As the center of the 'Arid Diagonal' occupied a nearly constant position during the glacial periods of the Quaternary, repeated advances of Andean glaciers and associated periglacial processes shaped the present distributional patterns of the southern Chilean-Argentinean forests.

Key words: phytogeography, subtropical-temperate forests, disjuntions, endemism, 'Arid Diagonal' of South America, Neogene.

INTRODUCCION

A lo largo del oeste de Sudamérica existe una marcada discontinuidad biogeográfica alrededor de los 30° S, en donde los ecosistemas de bosques mediterráneos-subtropicales de Chile central y templado-húmedos del sur del país son reemplazados por semidesiertos y desiertos hiperáridos que se extienden hasta cerca del Ecuador (Hueck 1978). Esta notable discontinuidad de la vegetación es, en gran medida, una consecuencia del efecto del cordón andino sobre los sistemas climáticos. Los Andes occidentales del norte de Chile y Perú, y el desierto costero adyacente, se ubican en la sombra de lluvias de los frentes provenientes del este, que generan gran parte de las lluvias tropicales y subtropicales de Sudamérica. El anticiclón subtropical del Pacífico Sur (ASPS), vigorizado por la corriente fría de Humboldt a lo largo de la costa oeste de Sudamérica, refuerza la aridez de esta región. En contraste, la región de los bosques, al sur de 30° S, se encuentra bajo la influencia climática del cinturón de los vientos del oeste, sistema responsable de la mayor parte de las precipitaciones en el sur de Sudamérica. La región mediterránea de Chile central, situada entre 30° y 38°S, queda solamente en invierno bajo la influencia de los vientos del oeste; en verano, la presencia del ASPS impide el avance de los frentes de lluvia. Actualmente, las formaciones dominantes de la región mediterránea son el bosque caducifolio Maulino de *Nothofagus*, el bosque subtropical esclerófilo, y el espinal xérico de *Acacia caven*. En la región templada, al sur de 38° S, el aumento de la precipitación, con lluvias de invierno y verano, determina la presencia de bosques siempreverdes de los tipos Valdiviano, Nordpatagónico y Subantártico (Schmithüsen 1956, Oberdorfer 1960).

Al este de los Andes, gran parte de la región subtropical-templada está ocupada por formaciones xéricas y semidesiertos (Chaco, Monte, Espinal, Pampa y Estepa Patagónica), situadas a la sombra de lluvia de los vientos del oeste. Solamente se desarrollan bosques lluviosos en la vertiente Argentina de los Andes del sur y, discontinuamente, en las regiones montañosas favorecidas por lluvias orográficas de las latitudes subtropicales, como el Planalto del sur del Brasil y la Cordillera oriental del NW de Argentina (Hueck 1978).

Así, el cono sur de Sudamérica queda singularizado por la presencia de una franja continua de clima y vegetación árida que cruza diagonalmente el continente en sentido SE-NW, la llamada 'Diagonal Arida de Sudamérica' (Fig. 1; Garleff et al. 1991, Veit 1995).

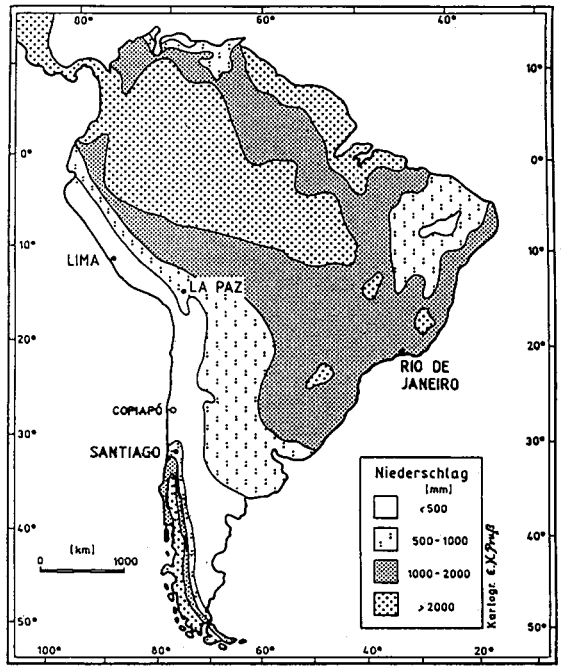

Fig. 1: La 'Diagonal Arida de Sudamérica': Montos anuales de precipitaciones (reproducido de Veit 1995, con autorización del autor).

The 'Arid Diagonal of South America': annual means of precipitation (reproduced after Veit 1995 with the author's permission)

El origen de la 'Diagonal Arida', es decir, del proceso de aislamiento paulatino de los bosques de austro Sudamérica de los restantes bosques del continente constituye uno de los eventos más significativos en la historia de la vegetación del cono sur de Sudamérica (Rambo 1951, 1953, 1956; Schmithüsen 1956). En la primera parte de este trabajo (Hinojosa & Villagrán, en este volumen) se revisaron los antecedendes paleobotánicos del Terciario del sur de Sudamérica, en conexión con los principales eventos geológicos y climáticos que marcaron este período.

Los objetivos de esta segunda parte son: a) examinar cómo el proceso de aislamiento geográfico ha determinado la actual composición fitogeográfica de los bosques del sur de Sudamérica, en base al análisis de la distribución de los géneros y especies, al nivel global; b) discutir los orígenes de la flora de estos ecosistemas, la segregación de los espectros florísticos característicos de los bosques actuales y su aislamiento de otros bosques del continente, en base a comparaciones de los bosques actualmente discontinuos del cono sur y el registro fósil del Terciario de Chile; c) Analizar cómo las glaciaciones del Pleistoceno han determinado los actuales patrones de distribución, diversidad y endemismo del bosque del sur de Sudamérica.

METODOS

Para el análisis de la flora de bosques de austro Sudamérica se confeccionó una lista de 422 taxa vasculares, en base a los censos florísticos de los bosques de Chile de Oberdorfer (1960), realizados entre Los Andes y la Isla Grande de Chiloé (32°53' S-43° S), complementados con los estudios florísticos de los autores en el Archipiélago de Chiloé (42-44° S) y en la Cordillera de los Andes y de la Costa de las provincias de Llanquihue, Valdivia y Temuco (38-41° S). La lista considera los árboles, arbustos, enredaderas, epífitas, parásitas y helechos. Se excluyeron las hierbas. Sobre la base de esta lista se realizaron comparaciones de la riqueza de familias y géneros de la flora de bosques con la flora vascular total de Chile continental, esta última basada en la estadística publicada por Marticorena (1990). La distribución de las especies en Chile fue establecida por inspección de la Base de Datos del Herbario de la Universidad de Concepción y monografías. Para Argentina se consideraron los datos de la Flora Patagónica (Correa 1969-1988).

Para la clasificación de la flora de bosques en elementos fitogeográficos, al nivel genérico, se consideraron solamente las plantas con semillas (Anexo A). La distribución de los géneros a nivel mundial se basó principalmente en los diccionarios de Willis (1985) y Mabberley (1987), aunque se consultaron también las floras y monografías disponibles. En el Anexo A se destacan también los géneros que han sido identificados en el registro fósil del Terciario de Chile, distinguiéndose los géneros actualmente vivientes en los bosques del sur del continente de los que habrían desaparecido en esta región pero que sobreviven en otros bosques de Sudamérica. Al

respecto, es necesario manifestar explícitamente que se han aceptado las afinidades taxonómicas entre taxa fósiles y actuales tal como han sido sugeridas en la literatura consultada. Luego, al no haberse realizado en este estudio un análisis crítico de las determinaciones del material fósil citado, es un 'supuesto' del presente trabajo el que las afinidades consideradas son correctas. Las tafofloras consultadas se indican con los números correspondientes al Anexo 1 de la primera parte de este trabajo (Hinojosa & Villagrán, este volumen). Para las comparaciones con los bosques del NW de Argentina se consideraron las listas florísticas de Rohmeder (1942), Brown et al. (1985), Nores & Cerana (1990) y Sarmiento (1972). Para los bosques del Planalto del sur de Brasil se consideraron las listas de Rambo (1951, 1956), Landrum (1981), y Smith (1962). Para los Andes orientales de Bolivia, Perú y Andes tropicales se consultó a Killeen et al. (1993), Young & León (1990) y Kapelle et al. (1992), respectivamente.

TABLA 1

Comparación de la riqueza de taxa, a distintos niveles taxonómicos, entre la flora vascular total de Chile continental (Marticorena 1990) y la flora vascular de los bosques chilenos (excepto hierbas).

Comparison of the taxa richness, at three different taxonomic levels, between the vascular flora of mainland Chile (Marticorena 1990) and the chilean vascular forests flora (excluding herbs).

	Chile	Bosques	Proporción
Familias	184	90	48.9%
Géneros	1 008	181	17.9%
Especies	5 105	401	7.8%

1. ANALISIS FITOGEOGRAFICO DE LA FLORA ACTUAL

1.1. Aislamiento de los bosques australes

Como consecuencia del largo aislamiento geográfico de los bosques del sur de Sudamérica su flora tiene un carácter relictual, el cual se manifiesta a través de un simple análisis de su composición florística y distribución global de los taxa. Si se compara la flora vascular total de Chile continental (Marticorena 1990) con la flora de bosques (Tabla 1), es evidente que una gran proporción de las familias (48.9%) están representadas en los bosques. En contraste, los bosques contienen proporciones menores de géneros (17.9%) y especies (7.8%). Destaca la pobreza en especies de los bosques si ejemplificamos con la familia Compuestas, la cual por sí sola exhibe en Chile más del doble de la riqueza de especies vasculares representadas en los bosques (927 especies).

La mayoría de las familias (87%) representadas en los bosques incluyen entre uno y tres géneros (Fig. 2A). Unicamente la familia Compuestas está representada por más de 10 géneros en los bosques, aunque la mayoría de sus especies son elementos marginales de la formación. Existen dos familias, endémicas de los bosques del sur de Sudamérica, que son monogenéricas a nivel mundial, Aextoxicaceae y Gomortegaceae.

En lo que se refiere al número de especies por género representadas en los bosques (Fig. 2 B) es aún más notable el contraste con la flora total. De los 181 géneros de bosques, 145 (86%) están representados solamente por uno, dos o tres taxa en los bosques chilenos. De los 115 géneros (64%) representados por una sola especie, 38 (21%) corresponden a géneros monotípicos a nivel mundial y endémicos de los bosques del sur de Sudamérica. Solamente los géneros *Hymenophyllum, Schinus, Berberis, Baccharis, Nothofagus, Myrceugenia* y *Escallonia* están representados por más de 10 taxa en los bosques de Chile (Marticorena 1990).

La riqueza familiar de los bosques del sur de Sudamérica, la pobreza genérica y específica de los mismos, y la alta proporción de géneros monotípicos, varios de ellos pertenecientes a familias también monogenéricas a nivel mundial (e.g., Aextoxicaceae, Gomortegaceae, Desfontainiaceae, Eucryphiaceae), sugieren una gran antigüedad de la flora y altas tasas de extinción.

Si se consideran los rangos de distribución geográfica de las especies, el grado de

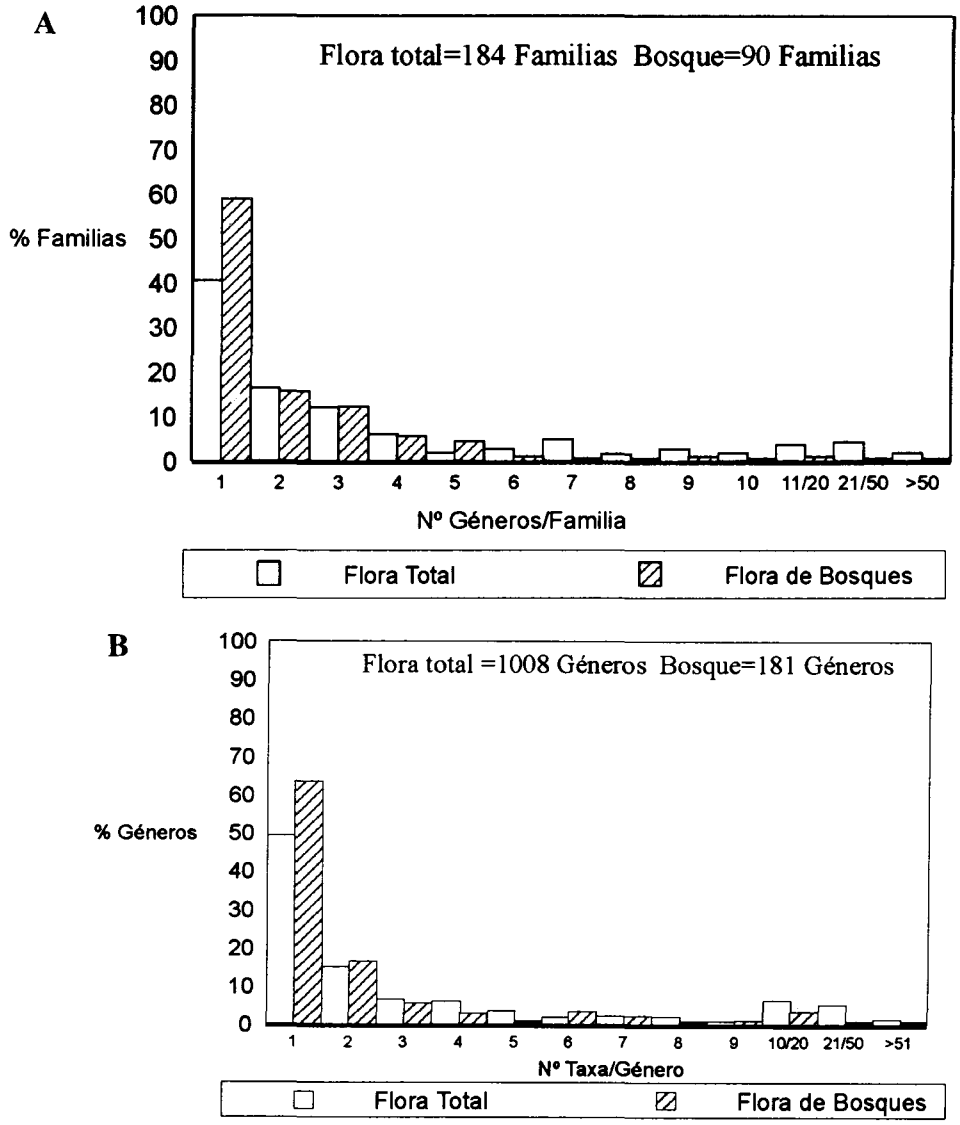

Fig. 2: A) Comparación del número de géneros por familia entre la flora vascular de Chile continental y la flora de los bosques chilenos. B) Comparación del número de taxa (especies y variedades) por género entre la flora vascular de Chile continental y la flora de bosques.

A) Comparison of the number of genera per family between the vascular flora of continental Chile and the flora of the Chilean forests. B) Comparison of the number of taxa (species and varieties) per genera between the vascular flora of continental Chile and the flora of the Chilean forests.

aislamiento de la flora de bosques queda de manifiesto en la elevada proporción de taxa restringidos a los bosques de austro Sudamérica. Alrededor de la mitad de las especies son endémicas de Chile central-sur (Tabla 2), principalmente de la región mediterránea entre 30° y 38°S. Al sur de 38°S, donde las cumbres andinas son más bajas, la mayoría de las especies son endémicas de los bosques lluviosos de Chile y la vertiente andina de Argentina (38,7%). En general, alrededor del 90% de las especies de plantas con semillas son endémicas de los bosques chileno-argentinos, mientras que solamente el 8,5% se distribuye también en otros bosques de Sudamérica, principalmente NW de Argentina y SE de Brasil. El porcentaje de especies distribuidas fuera de

TABLA 2

Distribución geográfica de las especies de la flora vascular de los bosques del sur de Sudamérica (N = 400).

Geographical distribution of the vascular plant species of southern South American forests (N=400).

Elementos fitogeográficos	Pteridófitos	Espermatófitos	Total	%
Endémicas bosques de Chile central-sur	18	174	192	48
Endémicas bosques subantárticos de Chile/Argentina	34	121	155	38,7
Otros bosques de Sudamérica	7	28	35	8,8
Extrasudamérica	13	5	18	4,5
Total	72	328	400	100

Sudamérica es muy bajo y corresponde principalmente a helechos.

1.2. Elementos fitogeográficos

Si se considera la distribución geográfica a nivel de géneros (Tabla 3, Anexo A), son evidentes las notables disyunciones florísticas que exhiben los bosques del sur de Sudamérica. En efecto, los géneros de estos bosques no presentan relaciones fitogeográficas con los ecosistemas adyacentes, sino con distantes territorios del globo, tales como Australasia, región separada actualmente por cerca de 10 000 km de océano; y con bosques subtropicales de Sudamérica, separados por Cordilleras de hasta 6 000 m de altitud y por los más de 1 000 km de ecosistemas xéricos distribuidos a lo largo de la 'Diagonal Arida'.

La flora de los bosques del sur de Sudamérica está compuesta por 5 elementos fitogeográficos, definidos a nivel genérico (Tabla 3, Anexo A):

1) Elemento Endémico: El porcentaje de géneros endémicos de los bosques del sur de Sudamérica es muy alto (32%), lo que sugiere antigüedad del aislamiento geográfico (Tabla 3, Anexo A). Veinte géneros son endémicos de los bosques de Chile central-sur (e.g., *Adenopeltis, Avellanita, Desmaria, Ercilla, Fascicularia, Gomortega, Jubaea, Lapageria, Lardizabala, Latua)*; 28 géneros son endémicos de los bosques de Chile y Argentina (e.g. *Aextoxicon, Amomyrtus, Asteranthera, Austrocedrus, Boquila, Caldcluvia, Campsidium, Colliguaja, Corynabutilon, Elytropus, Fitzroya).*

2) Elemento Neotropical: El segundo elemento fitogeográfico en importancia (Tabla 3, Anexo A) es el de distribución neotropical (28%). Dentro de este elemento destacan los 25 géneros que exhiben disyunciones (Fig. 3) con el bosque de *Araucaria* del Planalto del SE de Brasil y el bosque Tucumano-Boliviano del NW de Argentina y sur de Bolivia (e.g., *Azara, Crinodendron, Blepharocalyx* y *Myrceugenia*), extendiendo a veces estribaciones hasta los Andes del norte (e.g., *Escallonia* y *Myrteola*). Diez y siete géneros neotropicales tienen distribución amplia en América, siendo algunos elementos de los Andes centrales (e.g., *Polylepis,* Fig. 3). Muchos son elementos andino-patagónicos (e.g., *Chuquiraga* Fig. 3), distribuidos en el margen oriental de los bosques templados, representando probablemente intrusiones de taxa de las formaciones áridas del continente.

3) Elemento Australasiano-Austral/Antártico: El tercer elemento fitogeográfico importante (20%) de los bosques del sur de Sudamérica corresponde al componente australasiano disyunto (Tabla 3, Anexo A).

TABLA 3

Distribución geográfica de los géneros de Espermatófitas de los bosques del sur de Sudamérica (N = 150).

Geographical distribution of the genera of seed plants of southern South American forests (N = 150).

Elementos	Regiones	Géneros	%
Endémico	Chile central-sur	20	13,3
	Chile y Argentina	28	18,7
Neotropical	Disyuntos: NW Argentina, S Brasil, Perú y Bolivia, Andes del Norte	25	16,7
	Amplios en América	17	11,3
Austral-Antártico y Australasiano	N.Zelanda, N. Caledonia, Tasmania, E Australia, N. Guinea-Papua	19	12,7
	Australasia, Indonesia, Malasia, SE Asia	11	7,3
Pantropical	Africa, Sudamérica, Australasia	16	10,7
Amplio a subcosmopolita	Regiones templadas	14	9,3
Total		150	100

Dentro de este elemento, 19 géneros son predominantemente austral-antárticos (Fig. 4), formando parte de los bosques de Nueva Zelanda, Tasmania, Nueva Caledonia y SE de Australia (e.g., *Aristotelia, Discaria, Eucryphia, Griselinia, Gevuina, Jovellana, Laurelia, Lomatia*). Unos pocos géneros australes sobrepasan el trópico de Capricornio, alcanzando Nueva Guinea-Papua (e. g. Fig. 4, *Nothofagus, Araucaria*). En contraste, 11 géneros se distribuyen ampliamente en las regiones tropicales de Australasia, Indonesia, Malasia y SE de Asia (Fig. 4, e.g., *Citronella, Drimys, Gaultheria, Gochnatia, Nertera, Passiflora, Persea, Prumnopitys, Sicyos, Weinmannia*).

4) Elemento Pantropical: En los bosques australes existen 16 géneros con amplia representación en todas las regiones tropicales del globo (Tabla 3, Anexo A, e.g., *Acacia, Buddleja, Beilschmiedia, Cissus, Cryptocarya, Cynanchum, Dioscorea, Maytenus, Peperomia, Podocarpus, Prosopis).*

5) Elemento Amplio: 14 géneros tienen distribución templada-amplia a subcosmopolita (Tabla 3, Anexo A, e.g., *Berberis, Coriaria, Empetrum, Ephedra, Eupatorium, Hydrangea, Lathyrus, Rhamnus, Ribes, Solanum).*

Uno de los rasgos más notables de la flora de los distintos tipos de bosques del sur de Sudamérica es la mezcla de elementos fitogeográficos endémicos, tropicales y austral-antárticos. Las especies pertenecientes a cada unos de estos elementos fitogeográficos no se segregan latitudinalmente a lo largo del gradiente climático (Fig. 5). El área de máxima concentración de los distintos elementos fitogeográficos corresponde a las zonas climáticas mediterránea y transición mediterráneo-templada (30°- 42°S).

1.3. Disyunciones neotropicales

Para comprender la historia del aislamiento de los bosques del sur de Sudamérica son especialmente relevantes las actuales disyunciones florísticas que ellos exhiben con otros bosques del continente (Fig. 3). Se realizaron comparaciones a nivel de géneros con el bosque de Yungas de la Cordillera Oriental del NW de Argentina, Bolivia y Perú, con los bosques templados con *Araucaria* del Planalto del sur de Brasil, y con los bosques montanos de Centroamérica (Fig. 6). Entre los bosques del sur de Sudamérica y estas regiones hay 85 géneros comunes. Las relaciones más

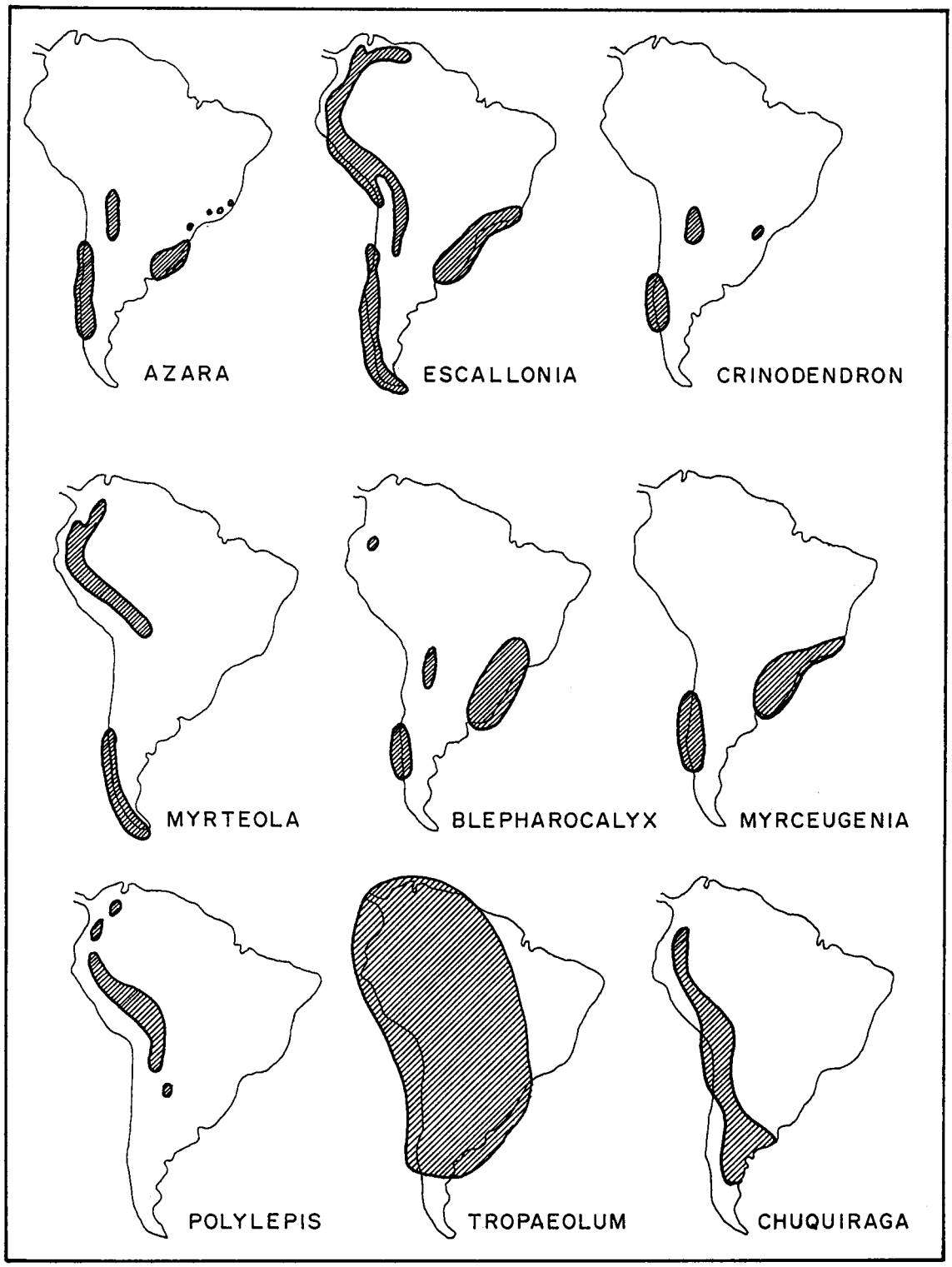

Fig. 3: Areas de distribución (disyuntas y continuas) de géneros selectos pertenecientes al Elemento Neotropical de la flora de bosques del sur de Sudamérica.

Distribution areas (continuous and discontinuous) of selected genera belonging to the Neotropical Element of the flora of southern South American forests.

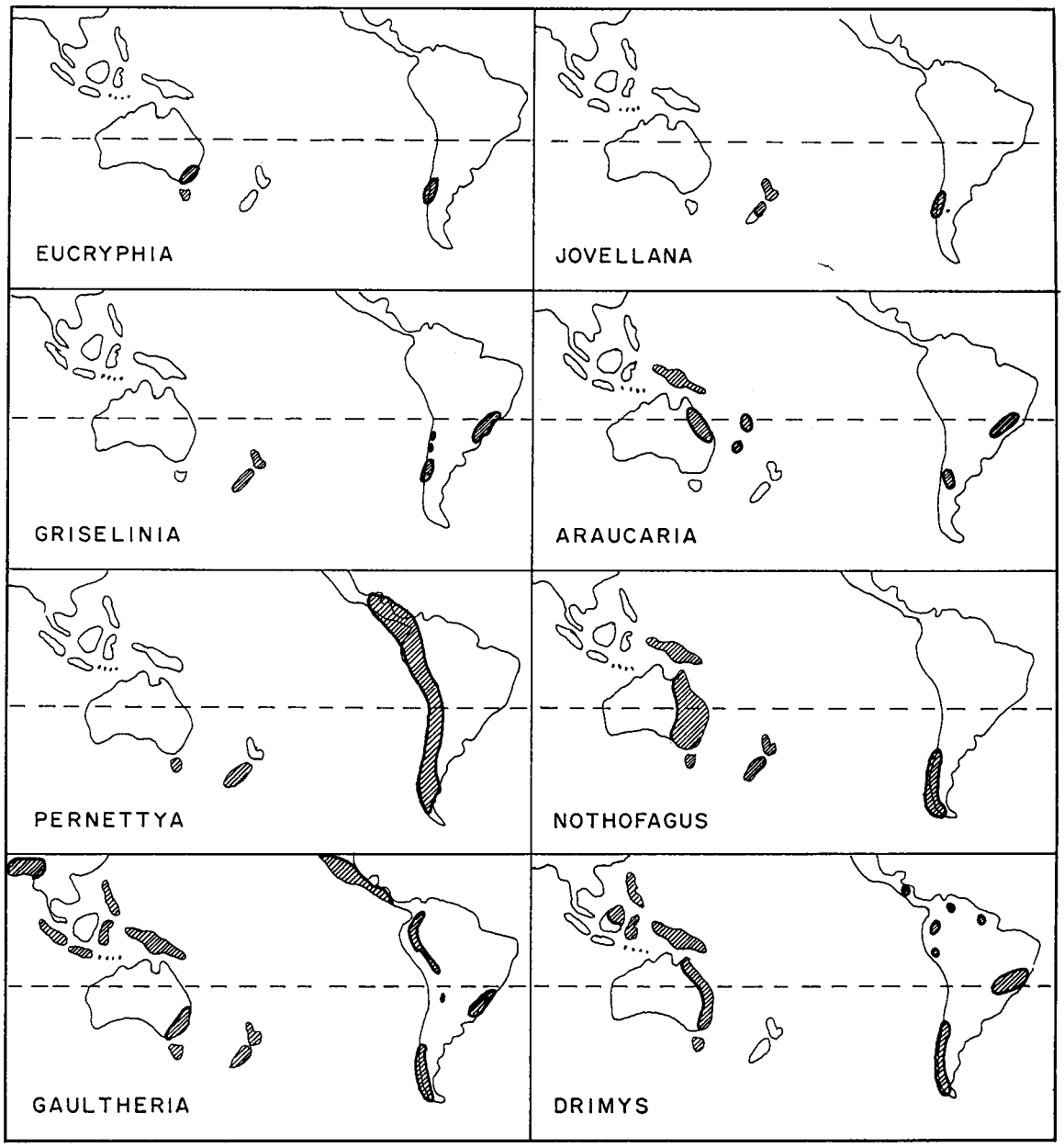

Fig. 4: Areas de distribución de géneros selectos pertenecientes al Elemento Australasiano de la flora de bosques del sur de Sudamérica.

Distribution areas of selected genera belonging to the Australasian Element of the flora of southern South American forests.

estrechas son con los bosques de *Araucaria* del sur de Brasil, E Bolivia y NW de Argentina, con 48, 42 y 30 géneros compartidos, respectivamente. Si se considera además 40 géneros de estas regiones que, aunque no están presentes actualmente en el sur de Sudamérica han sido registrados como fósiles en las tafofloras terciarias de Chile (Anexo A), los géneros comunes ascienden a 125 (Fig. 6). Más de dos tercios de los géneros de los bosques del sur de Sudamérica compartidos con otras regiones de bosques de Sudamérica representan una notable afinidad florística. Las relaciones más estrechas siguen siendo con las mismas tres regiones destacadas anteriormente, E Bolivia con 76 géneros compartidos, S Brasil con 63, y NW Argentina con 49.

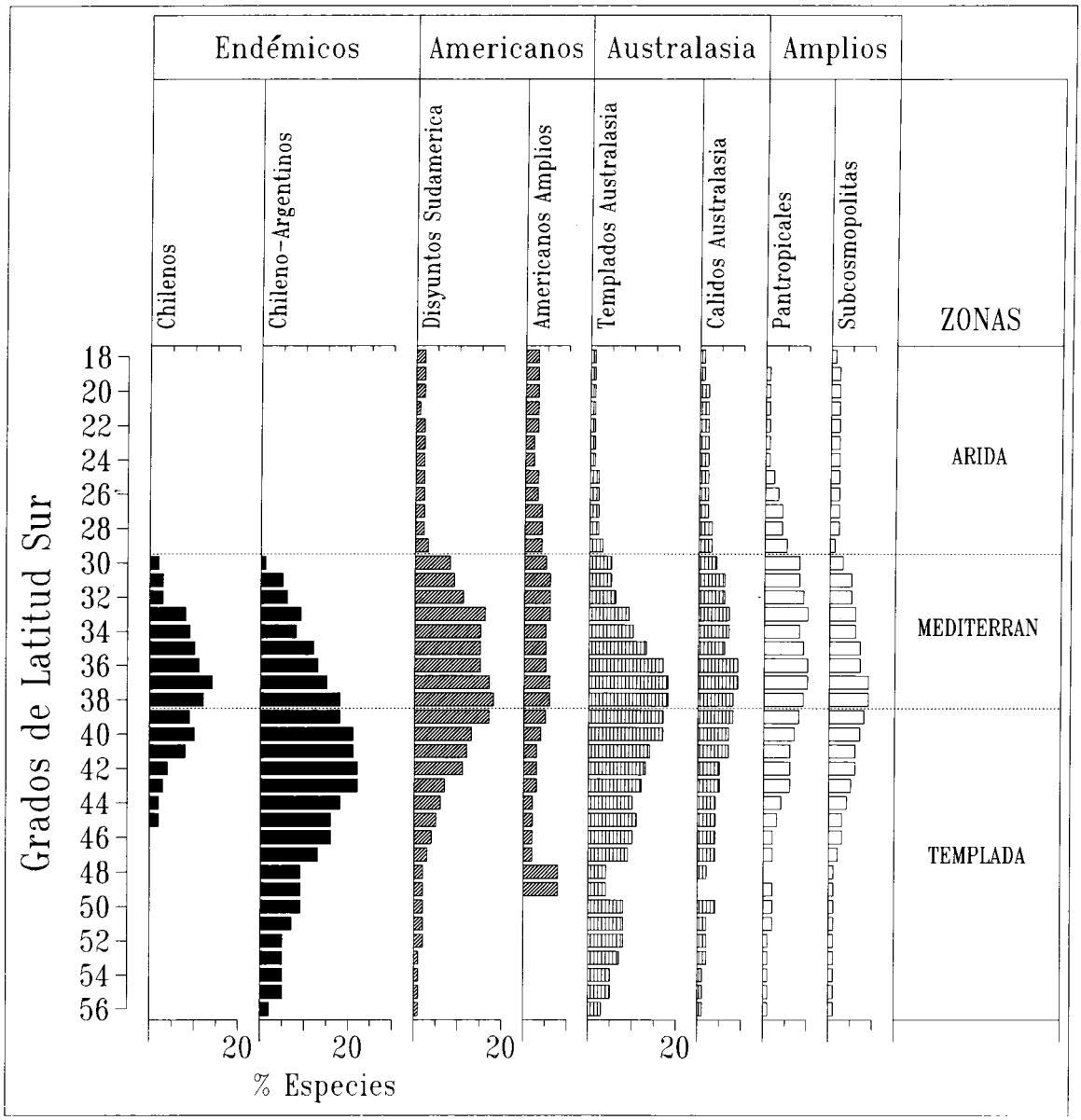

Fig. 5: Distribución latitudinal de las especies forestales chilenas pertenecientes a distintos elementos fitogeográficos (géneros endémicos, neotropicales, australasianos y amplios) mostrando la concentración de todas ellas en Chile central-sur, en la zona transicional entre las regiones con clima mediterráneo y templado.

Latitudinal distribution of the Chilean forest species belonging to the different phytogeographical elements (endemic, neotropical, australasian and wide genera) showing the concentration of all different species in south-central Chile, in the transition between mediterranean and temperate climatic zones.

2. FITOGEOGRAFIA HISTORICA

2.1. Hipótesis de Schmithüsen

Como se ha mostrado, el rasgo más característico de los bosques del sur de Sudamérica es el carácter fitogeográfico mixto de su flora (Fig. 5). En efecto, en todos los tipos de bosques predominan los géneros endémicos del territorio chileno-argentino, taxonómicamente aislados y con escaso número de especies. Además, existe también

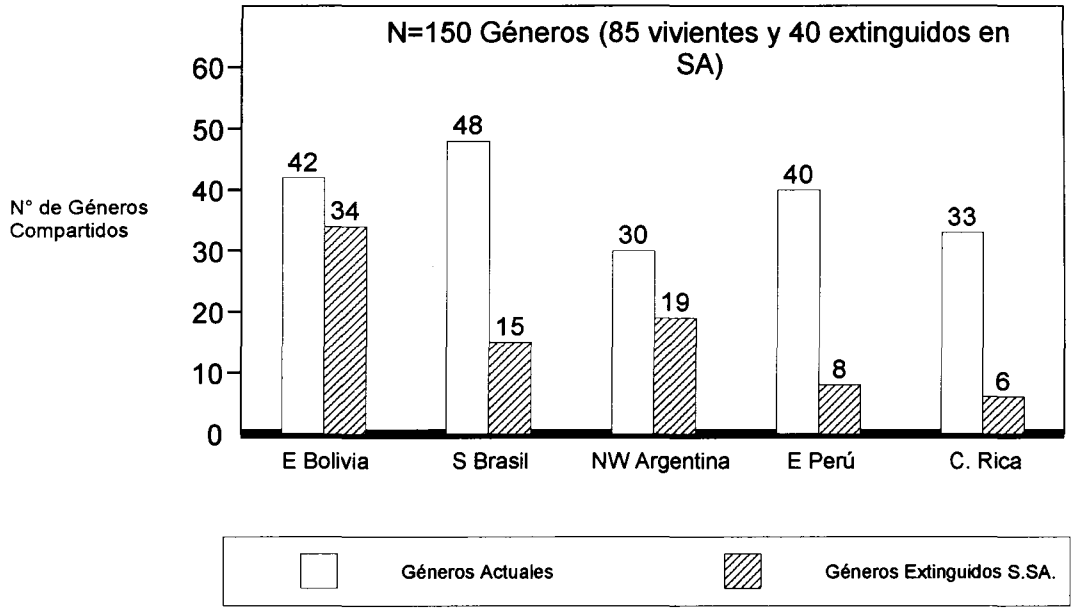

Fig. 6: Relaciones florísticas al nivel genérico entre los bosques del sur de Sudamérica con los bosques subtropicales y tropicales de centro y Sudamérica, considerando tanto los géneros actualmente compartidos como los extinguidos durante el Terciario en Chile.

Floristic relationship at a generic level between southern South American forests and tropical-subtropical forests of South America, considering both fossil and extant genera of the tertiary forests of Chile.

una importante representación de los elementos neotropicales, austral-antárticos y paleotropicales, exhibiendo estos componentes disyunciones de extraordinario interés biogeográfico. El carácter mixto de la flora de bosques de Chile ya había sido destacado, hace cuatro décadas, por Josef Schmithüsen (1956), quien propuso un modelo (Fig. 7) que muestra que las formaciones vegetales de más de dos tercios del territorio chileno, entre 30° y 50°S, exhiben una característica combinación de elementos fitogeográficos de procedencias norte y sur, perteneciendo los ecosistemas forestales al dominio limítrofe entre los reinos florales Antártico y Neotropical. Solamente en el Norte Grande y en el extremo austral de Chile predominarían los taxa neotropicales y austral-antárticos, respectivamente. También Cabrera & Willink (1973) reconocieron la distintividad florística de la vegetación de Chile central-sur al incluirla en una Provincia Fitogeográfica propia, la 'Provincia de Chile Central'.

¿Por qué la flora de los bosques del sur de Sudamérica tiene un carácter fitogeográfico mixto? ¿Cómo se explican sus fuertes

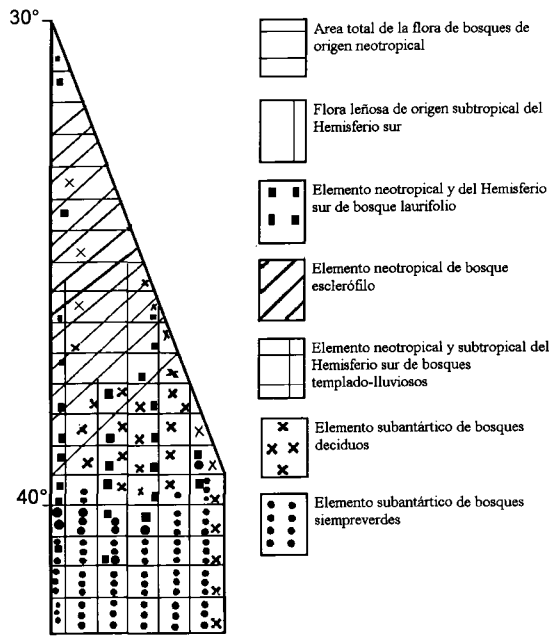

Fig. 7: Esquema de la distribución espacial de los distintos Elementos Fitogeográficos de la flora leñosa de Chile central-sur, entre 30° y 41°S (de acuerdo a Schmithüsen 1956).

Distributional schema of the different phytogeographical elements of the woody flora of south-central Chile, 30°-41°S (after Schmithüsen 1956).

vinculaciones tropicales?, ¿el alto nivel de endemismos?

Frente a estas mismas preguntas, Schmithüsen (1956) presentó una hipótesis fitogeográfica que, en términos generales, sostiene que:

1) Los elementos florísticos de diversos orígenes geográficos, y distintos grados de aislamiento taxonómico, que componen los bosques de Chile, representarían la integración de estirpes florísticas de distintas edades y procedencias que habrían llegado al territorio durante los distintos períodos del Terciario.

2) El componente principal y más antiguo de los bosques de Chile correspondería al elemento neotropical. De acuerdo a las características fisionómico-foliares de los taxa neotropicales, se podrían reconocer distintos grupos florísticos de procedencia neotropical, que habrían llegado en sucesivas migraciones terciarias al territorio, cuando había continuidad de vegetación con los trópicos húmedos.

3) Los componentes principales de la flora de los bosques templado-lluviosos, esclerófilos, relictos de neblina, y en parte del matorral de la región de La Serena, estarían emparentados por su origen común a partir de las floras neotropicales terciarias.

4) La segregación de los espectros florísticos característicos de los actuales bosques templado-lluviosos y mediterráneo-esclerófilos se habría producido posteriormente, en conexión con el levantamiento final de los Andes.

En términos generales, el modelo postulado por Schmithüsen (Fig. 7) es consistente con el análisis fitogeográfico presentado en el primer capítulo de este trabajo. Sus hipótesis fitogeográficas son también sustentables, en gran medida, por las reconstrucciones paleobotánicas del Terciario, y también son coherentes con los antecedentes geológicos y climáticos discutidos en la primera parte de nuestro estudio (Hinojosa & Villagrán I, este volumen). En los dos próximos capítulos (2.2. y 2.3.) se sintetizan los principales argumentos paleobotánicos y climáticos que se desprenden de nuestro trabajo y que, a nuestro juicio, apoyarían las hipótesis de Schmithüsen.

2.2. Herencia del Paleogeno

La interpretación del carácter fitogeográfico mixto de la actual flora de bosques de Chile como la resultante de la integración de las sucesivas paleofloras que llegaron al territorio durante el Terciario, es sustentada por el registro fósil del Paleógeno. En efecto, reconstrucciones de vegetación basadas en antecedentes paleobotánicos del sur de Sudamérica y Antártida (e.g. Romero 1978, 1986, Hinojosa & Villagrán, este volumen) muestran una sucesión de tres paleofloras distintas (Neotropical, Mixta y Antártica), entre el Cretácico y el Oligoceno, las cuales se reseñan a continuación.

El análisis fitogeográfico de los géneros fósiles del Terciario de Chile (Fig. 8) muestra un patrón fitogeográfico distinto al actual durante el Cretácico y Eoceno medio, con predominio de elementos neotropicales y pantropicales. Las tafofloras que registran estos elementos tropicales han sido asignadas a la Paleoflora Neotropical (sensu Romero 1978) del Cretácico-Paleoceno, con numerosos géneros leñosos con hoja ancha de las familias Myrtaceae, Lauraceae, Sapindaceae, Bignoniaceae, Apocynaceae, Annonaceae, Flacourtiaceae, Boraginaceae, Urticaceae, Erythroxylaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Lecythidaceae, Palmae y Vochysiaceae (e.g., tafoflora del Paleoceno de Lota-Coronel, 37°S, Engelhart 1891). Muchos de estos géneros neotropicales sobreviven actualmente en la Provincia tropical de Yungas, pero han desaparecido del sur del continente (Fig. 6, Anexo A).

Durante el Eoceno se registra el avance de otro grupo de taxa tropicales cálido-húmedos de procedencia más diversa (Paleoflora Mixta sin *Nothofagus*, sensu Romero 1978), mayoritariamente leñosos y con follaje laurifolio, algunos de los cuales han subsistido hasta la actualidad en los bosques del sur de Sudamérica y en regiones tropicales del globo. Por ejemplo, la tafoflora de Quinamávida (35°47'S, Troncoso 1992), asignada al Eoceno inferior, ya muestra el carácter fitogeográficamente heterogéneo que caracteriza a las paleofloras mixtas del período, además de unos pocos taxa que sobreviven actualmente en los bosques del sur de Sudamérica: ***elemento***

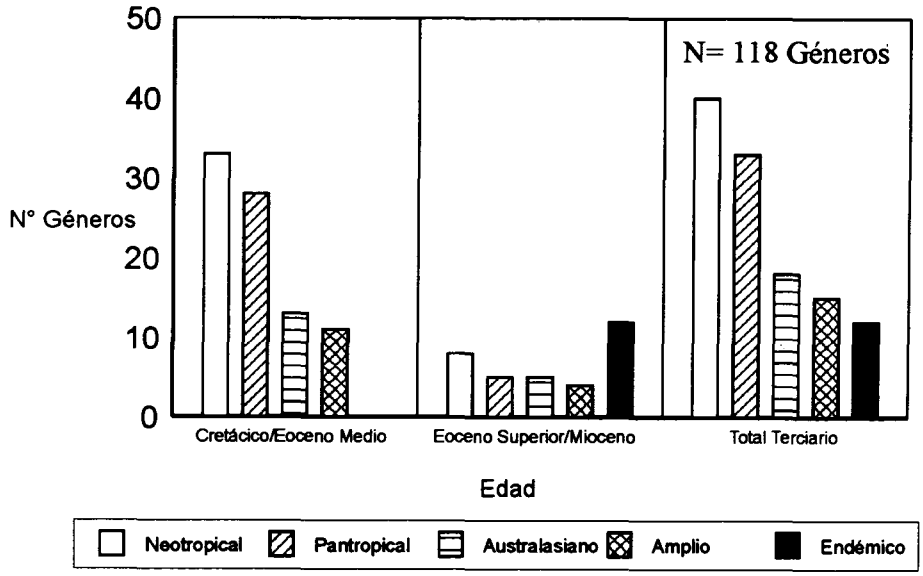

Fig. 8: Análisis fitogeográfico de los géneros fósiles de los bosques de Chile mostrando la distribución de elementos fitogeográficos durante el Terciario Inferior (Cretácico a Eoceno Medio) y el Terciario Superior (Eoceno Superior a Mioceno).

Phytogeographical analysis of the Chilean fossil genera showing the distribution of the phytogeographical elements during the early (Cretaceous to middle Eocene) and upper (upper Eocene to Miocene)Tertiary.

australasiano-cálido (e.g., *Phoebe+, Citronella, Gaultheria*); pantropical (*Cryptocarya, Rapanea+, Zizyphus+, Podocarpus, Senna*); neotropical (*Azara, Nectandra+, Aiouea+, Cupania+, Anacardium+, aff. Schinus, Schinopsis+, Tecoma* y otras Bignoniaceae, *Myrcia+*); Se marcan con + los taxa desaparecidos en el sur de Sudamérica.

Durante el Eoceno superior y Oligoceno se produce el desplazamiento al norte de las floras mixtas y la expansión de floras templado-frías, al sur de 40°S (Flora Antártica, sensu Romero 1978, 1986). Estas últimas floras fueron dominadas por distintas especies de *Nothofagus*, otros elementos austral-antárticos (e.g., *Dacrydium, Laurelia*), o endémicos diferenciados de ancestros australes (e.g. *Austrocedrus, Embothriophyllum*).

Los antecedentes geológicos y climáticos existentes para el Paleógeno (Hinojosa & Villagrán, este volumen) son también consistentes con la sucesión temporal de estas tres paleofloras. Así por ejemplo, las expansiones de las antiguas floras tropicales (Neotropical y Mixta sin *Nothofagus*, sensu Romero 1978) hasta el extremo sur de Sudamérica, son coherentes con un desplazamiento similar del cinturón climático tropical del hemisferio sur durante el Cretácico-Eoceno, cuando se alcanzaron las máximas temperaturas y precipitaciones a nivel global (Frankes 1979). Durante la máxima penetración hacia el sur del cinturón tropical, el Trópico de Capricornio se habría situado al sur de los 40°S en Sudamérica. De acuerdo a Flohn (1978), en este tiempo los anticiclones subtropicales se habrían ubicado entre 50° y 60°S, y una celda de circulación atmosférica de Hadley, con lluvias convectivas de verano controló alrededor del 70-80% de la superficie global.

En contraste, durante el lapso Eoceno Superior-Mioceno inferior, una posición de la franja climática tropical al norte de 30°S, es compatible con el dominio de floras Antárticas templado-frías al sur 40°S y desplazamiento de las floras Mixtas con *Nothofagus* hacia Chile Central (Romero 1978, Hinojosa & Villagrán, este volumen). Este

notable retroceso de la franja de clima tropical de Sudamérica se debería al descenso global de las temperaturas, que empezó en el Eoceno superior y culminó con un pronunciado enfriamiento, con disminuciones de hasta 7°C de las temperaturas superficiales del océano, en el Oligoceno temprano (Mercer 1978, Frankes 1979). Una agudización del gradiente térmico ecuador-polo en el sur de Sudamérica debe haber sido la más probable consecuencia de los cambios en la circulación oceánica y atmosférica asociados a la separación de Australia y Antártida (Kvasov & Verbitski 1981). A pesar de que este evento tectónico se inició en el Eoceno inferior, el pasaje oceánico entre los dos continentes no fue posible sino hasta el límite Eoceno-Oligoceno (22-38.2 Ma.), debido a que la plataforma continental de Tasmania mantuvo hasta entonces la conexión entre Australia y Antártida (Kennett 1978). Las primera evidencias de sedimentos glaciales en el Mar de Ross, asociadas a la formación de la hoja de hielo Antártico Este, datan del Oligoceno tardío al Mioceno temprano, entre 20.7 y 26 Ma. (Drewry 1978).

En resumen, se puede concluir que los antecesores más antiguos de la flora de los actuales bosques australes llegaron al sur de Sudamérica en sucesivas oleadas neotropicales, australasianas-cálidas y austral-antárticas durante el Terciario inferior. Sin embargo, los actuales bosques no corresponden por su composición florística a una sola de estas paleofloras, sino que están integrados indistintamente por una mezcla de sobrevivientes de los bosques paleógenos, hecho que explicaría el carácter fitogeográficamente mixto de estos bosques, además de elementos diferenciados y/o migrados durante el Neógeno. Es posible que la mayoría de los géneros endémicos y monotípicos de la actual flora de los bosques chileno-argentinos sean los descendientes de las primeras floras tropicales que llegaron al territorio, como lo postulara Schmithüsen (1956). Este pareciera ser el caso de las lianas y epífitas endémicas del actual bosque Valdiviano, la mayoría pertenecientes a familias tropicales, tales como *Sarmienta, Mitraria* y *Asteranthera* (Gesneriaceae), *Campsidiun* (Bignoniaceae), *Elytropus* (Apocynaceae), *Fascicularia* (Bromeliaceae), *Boquila* y *Lardizabala* (Lardizabalaceae).

2.3. Herencia del Neogeno

¿Cuál es el origen de la flora de los actuales bosques del cono sur?

En la Fig. 8 se observa que el elemento tropical se desarrolló en el sur de Sudamérica, principalmente durante el Cretácico-Eoceno medio, desapareciendo una fuerte proporción (ca. 60%) en el Eoceno superior-Mioceno (Anexo A). El actual elemento endémico se registra principalmente en el Terciario superior (Fig. 8), con toda probabilidad derivado de sobrevivientes de floras paleógenas e integración de nuevas estirpes neotropicales. En su hipótesis fitogeográfica Schmithüsen (1956) sostuvo que los componentes principales de la flora de los bosques templado-lluviosos y subtropicales de Chile tendrían un origen común, a partir de las floras neotropicales terciarias, y que la segregación de sus actuales espectros florísticos característicos se habría producido posteriormente, en conexión con el levantamiento final de los Andes.

La mayoría de los autores han coincidido con esta apreciación y postulado que este evento se produjo en el Plio-Pleistoceno, como consecuencia de una serie de cambios geológicos y climáticos entre los que se destacan el levantamiento andino y formación del Desierto de Atacama (Arroyo et al. 1995) y las glaciaciones del Pleistoceno (Skottsberg 1948, Solbrig et al. 1977). Sin embargo, las evidencias paleobotánicas revisadas (Hinojosa & Villagrán, este volumen) muestran que espectros florísticos análogos a los de algunos tipos actuales de bosques templado-lluviosos y subtropicales del cono sur ya se registran durante el Oligoceno y el Mioceno superior. A continuación se destacan cuatro de estas tafofloras, considerando sus notables relaciones florísticas con bosques actuales (Tabla 4).

En la Tabla 4 se muestra la composición fitogeográfica de dos tafofloras mixtas con *Nothofagus* (sensu Romero 1978) de Chile central, una del Eoceno/Oligoceno de la precordillera andina (Cerro Las Aguilas, 33°19'S, Hinojosa 1996), y la otra del Mioce-

TABLA 4

Distribución geográfica de los géneros de Espermatófitas de cuatro tafofloras de Chile Central: Goterones, Boca Pupuya (33°57'S; Troncoso 1991), Cerro Las Aguilas y Cerro Los Litres (33°19'; Hinojosa 1996).

Geographical distribution of the genera of seed plants of four paleofloras of Central Chile: Goterones, Boca Pupuya (33°57'S; Troncoso 1991), Cerro Las Aguilas Cerro Los Litres (33°19'S; Hinojosa 1996).

	Elementos Fitogeográficos					
Tafofloras	Endémico	Austral-Antártico	Neotropical	Australasiano	Pantropical	Amplio
Navidad Goterones	Mitraria (1) Saxegothopsis (1)	Nothofagus (5) Araucaria (1)	Aulomyrcia+ (6) Myrceugenia (1)	Weinmannia (1) Agonis+ (1) Callistemon+ (1)	Dioscorea (1) Podocarpus (2) Melastomophyllum+ (1)	Berberis (2)
Cerro Las Aguilas	Austrocedrus (1)	Nothofagus (1)	Myrcia+(1) Myrtaceae (2)	Persea (1) Phoebe+ (1)	Cryptocarya aff. (1) Senna (1)	Berberis (1)
Cerro Los Litres	Peumus (1)		Athyana+ (1) Cochlospermum+ (1) Myrceugenia (2) Myrtaceae (1)	Persea (1) Cunoniaceae (1)	Cryptocarya (1) Beilschmiedia (1) Prosopis (1)	
Navidad (Boca Pupuya)	Caldcluvia (1) Ovidia (1) Boquila (1) Amomyrtus (1)	Nothofagus (1) Araucaria (1)	Myrceugenia (3) Myrcia+ (1) Aulomyrcia+ (4) Desfontainia (1)	Agonis+ (1) Callistemon+ (1) Doryphera+ (1)	Beilschmiedia (1) Ocotea+ (1) Persea (1) Phoebe+ (1)Senna (1) Dioscorea (1)	Berberis (1)

N° = Número de taxa registrados para el Género
+ = Taxa extinguidos en el sur de Sudamérica

no inferior de la costa (Goterones, 33°57'S, Troncoso 1991). Se observa que estas floras registran varios géneros actuales y ya exhiben la distribución de elementos fitogeográficos que caracterizan los actuales bosques del sur de Sudamérica, con presencia del elemento actualmente endémico y fuerte representación tanto del elemento austral-antártico (e.g. 6 órgano-taxa de *Nothofagus*) como neotropical (8 órgano-taxa de Mirtáceas). El espectro florístico es similar al de los actuales 'bosques templado-lluviosos dominados por *Nothofagus*', tanto laurifolios como deciduos. El taxon de *Nothofagus* registrado en Cerro Las Aguilas, *N. serrulata* (Hinojosa 1996), exhibe marcada afinidad con *N. alessandrii,* especie endémica de Chile de distribución muy restringida (35°05'-35°52'S, Villagrán et al. 1994). En la vertiente andina occidental (32°35'S) se han registrado troncos asignados a *N. obliqua* (Pons & Vicente 1985). Ambos taxa de *Nothofagus* integran el actual *'bosque templado-deciduo Maulino'*.

El afloramiento Cerro Los Litres (Tabla 4), del Mioceno medio de la precordillera de Chile central (33° 18'S, Hinojosa 1996), registra una flora con carácter tropical-subtropical, sin *Nothofagus* ni elementos templado-fríos. Esta paleoflora constituye el primer antecedente del espectro florístico del actual *'bosque esclerófilo de Chile central'*. Los taxa esclerófilos representados (*Peumus, Persea, Cryptocarya, Beilschmiedia, Myrceugenia, Persea*) son componentes importantes de los bosques actuales de la Cordillera de la Costa de Chile central (Alianza *Crypcaryon*, Oberdorfer 1960). No está presente el componente esclerófilo xérico de la precordillera andina actual (Alianza *Lithraion,* Oberdorfer 1960), dominado por Anacardiáceas y Rosáceas. Sin embargo, la tafoflora contiene representantes del elemento subtropical xérico de los bosques secos de Sudamérica (*Prosopis, Cochlospermum+, Leguminosites*), además del taxon de Yungas, *Athyana+*.

El afloramiento Boca Pupuya (Tabla 4), del Mioceno superior de la costa de Chile central (33°57'S, Troncoso 1991), registra una flora mésica con carácter tropical-subtropical en la que destaca un notable predominio de taxa vivientes y fósiles de Mirtáceas (11 taxa), principalmente neotropicales, y Lauráceas pantropicales (4 taxa). Varios de los géneros fósiles de Mirtáceas presentan afinidades botánicas (Troncoso 1991) con géneros actuales como *Tepualia* (endémico), *Blepharocalyx* y *Myrcianthes* (neotropicales). Destaca además la presencia del actual elemento endémico (4 taxa) y la pobreza del componente austral-antártico (2 taxa).

La tafoflora de Boca Pupuya tiene un extraordinario valor fitogeográfico por su evidente similitud con los bosques actuales con más fuerte influencia oceánica del cono sur de Sudamérica, de distribución discontinua y de enigmático origen, caracterizados por la dominancia de Mirtáceas, importancia del elemento tropical-subtropical y pobreza del austral-antártico. Ejemplos de estos bosques son: 1) Bosques de *Araucaria* del Planalto Este del sur de Brasil, dominados por Mirtáceas y Lauráceas, con varios géneros afines a los registrados en Boca Pupuya, tales como *Myrceugenia, Blepharocalyx, Myrciantes, Myrcia, Ocotea, Phoebe* (Troncoso 1991). 2) Bosques esclerófilos mésicos de la Cordillera de la Costa de Chile central, réplicas empobrecidas de la combinación de taxa de Mirtáceas y Lauráceas de Boca Pupuya. 3) Bosque Valdiviano dominado por *Aextoxicon* y Mirtáceas (sin *Nothofagus*) de los pisos altitudinales inferiores de la vertiente Pacífica de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur (38°-43°S). 4) Bosques relictos de neblina y bosques pantanosos (30°30'-34°S), caracterizados por la dominancia de Mirtáceas. Las vanguardias boreales de estos bosques son los relictos de neblina de Fray Jorge y Talinay (30°30'S, Troncoso et al. 1980). La misma composición florística de estos relictos la presentan los bosques de las islas Guafo, Archipiélago Guapiquilán e isla Mocha (Villagrán & Leiva 1986). Al nivel genérico, los bosques del Archipiélago de Juan Fernández exhiben también alta afinidad con los relictos de neblina (Troncoso et al. 1980).

En resumen, se puede concluir que el espectro florístico más antiguo de los bosques del sur de Sudamérica correspondería al de los actuales bosques templado-lluviosos con *Nothofagus* (tipos Valdiviano y deciduo del Maule), cuya máxima riqueza en especies se concentra actualmente en la región de transición mediterránea-templada de Chile, entre 36° y 40°S (Villagrán 1994). La afinidad de la flora de estos bosques con las paleofloras mixtas con *Nothofagus* (sensu Romero 1978) del Oligoceno-Mioceno inferior de la costa y precordillera de Chile central, sugiere que la distribución original de estos bosques alcanzó bastante más al norte de su actual área (al menos hasta 32°S), durante el enfriamiento de finales del Paleógeno. Durante el Mioceno medio y superior las paleofloras mixtas con *Nothofagus* de Chile central son reemplazadas por paleofloras tropical-subtropicales (sensu Hinojosa 1995), afines florísticamente con los actuales bosques subtropicales, tanto esclerófilos como dominados por Mirtáceas, distribuidos actualmente en los sectores más mésicos de las costas Pacífica y Atlántica del cono sur. Estas paleofloras se caracterizan por la pobreza del componente austral-antártico y la riqueza de Mirtáceas y Lauráceas de distribución tropical-subtropical.

Las enigmáticas afinidades florísticas de los bosques relictos del Norte Chico de Chile, y de otros distantes bosques de los subtrópicos de Sudamérica, con el bosque templado-lluvioso tipo Valdiviano, destacadas por Schmithüsen (1956), serían explicables si la segregación de los espectros florísticos de estos bosques se produjo a partir de una misma fuente: las Floras Mixtas y Subtropicales de la costa de Chile central, cuando éstas ya habían perdido gran parte de sus elementos templado-fríos en el Mioceno medio y superior. La edad máxima de la llegada de la comunidad relicta a las Alturas de Talinay, área que actualmente ocupa, correspondería al Cuaternario antiguo a medio, ya que solamente desde este tiempo las alturas han estado emergidas (Troncoso et al. 1980). Por otro lado, la existencia de la comunidad en la costa de Chile central-norte durante el Pleistoceno es coherente con las evidencias paleoclimáticas que sugieren un descenso de la capa de inversión térmica du-

rante las edades glaciales (Veit 1995). También la edad máxima de colonización de las islas frente a las costas de Chile central-sur por esta misma flora, probablemente por dispersión ornitócora, correspondería al Plioceno y Pleistoceno temprano, al menos en el Archipiélago de Juan Fernández, cuyo origen ha sido establecido entre 1.01 y 5.8 Ma. (millones de años A.P., Stuessy et al. 1984).

¿Qué cambios climáticos del Mioceno medio/superior determinaron el reemplazo de las floras mixtas con *Nothofagus* por floras subtropicales en Chile central? De acuerdo a Mercer (1978), se produjeron tres calentamientos globales durante el Mioceno (19, 14 y 8 Ma.), durante los cuales las temperaturas alcanzaron valores semejantes a los del Eoceno superior. De acuerdo a Zinsmeister (1978), también en el Mioceno ocurrieron cambios importantes en la fauna de moluscos de aguas someras a lo largo de las costas chilenas. La presencia de moluscos con requerimientos cálidos indican que durante el Mioceno medio y superior las aguas costeras del sur de Chile eran subtropicales-cálidas, hasta la Península de Taitao (46°50'S).

2.4. El origen de la Diagonal árida y aislamiento de los bosques del sur de Sudamérica

En varias contribuciones fitogeográficas, Balduino Rambo (1951, 1952, 1953, 1956) destacó la concentración del elemento florístico austral-antártico (e.g., *Fuchsia, Griselinia*) en los bosques de *Araucaria angustifolia* del Planalto del sur de Brasil. La presencia de este elemento, ajeno a la restante flora del país, constituyó para Rambo (1953) 'el problema más oscuro' de la fitogeografía brasileña. Este autor descarta una posible dispersión reciente desde los bosques andino-australes, debido a que los taxa de bosques tendrían que haber atravesado alrededor de 1 500 a 2 000 km de formaciones semiáridas. Así, para explicar la presencia de estos elementos forestales australes, Rambo (1953) propuso una antigua conexión terrestre entre el sur de Brasil y el sur de Sudamérica, a lo largo del litoral Atlántico que habría estado emergido a fines del Mesozoico y comienzos del Terciario.

Sin embargo, la insólita presencia del elemento austral-antártico en estos bosques desvió la atención de Rambo de otros elementos florísticos asociados al bosque de *Araucaria,* que el consideró 'brasileños' (Rambo 1956), pero que, en gran medida, pertenecen al elemento Neotropical disyunto de los actuales bosques del sur de Sudamérica (Fig. 3, Tabla 3, Anexo A). Varios de estos taxa están representados además en las paleofloras del Mioceno de la costa de Chile central, ya comentadas (Troncoso 1991). En la Tabla 5 se listan los géneros de leñosas del bosque de *Araucaria* del Planalto brasileño (Rodrigues de Mattos 1994) y se indica su presencia en distintos tipos de bosques actuales del sur de Sudamérica y en las paleofloras del Mioceno de Chile central (Troncoso 1991).

En este conjunto de taxa son escasos los géneros austral-antárticos (*Fuchsia, Araucaria, Griselinia*), en contraste con una rica representación del elemento Neotropical actualmente disyunto (e.g., *Blepharocalyx, Dasyphyllum, Escallonia, Myrceugenia, Myrcianthes, Quillaja*). Numerosos géneros están representados en los bosques esclerófilos de Chile central (e.g., *Quillaja, Schinus, Lithrea, Dasyphyllum, Escallonia*), en los bosques relictos de neblina del Norte Chico y en los bosques pantanosos dominados por Mirtáceas de Chile central-norte y central-sur *(Myrceugenia, Blepharocalyx, Drimys, Myrcianthes).* Además, como se dijo, varios de estos taxa están representados en las paleofloras del Mioceno de la costa de Chile central (Troncoso 1991).

De estos datos se desprende que las relaciones florísticas más evidentes de los bosques de *Araucaria* del sur de Brasil son con los actuales bosques costeros de Chile central y con los bosques del Mioceno de la costa de la misma región. Pareciera entonces más plausible que la hipótesis de Rambo (1953) aquélla propuesta por Landrum (1981), quien postula la existencia de bosques subtropicales continuos a lo ancho de Sudamérica, a las latitudes de Chile y Argentina central, durante el Oligoceno-Mioceno. Landrum (1981) basó su hipótesis en un estudio filogenético de las Mirtáceas sudamericanas, destacando las estrechas relaciones taxonómicas entre distintos grupos

TABLA 5

Comparación de la flora leñosa del bosque de *Araucaria* del Sur de Brasil (Rodrigues de Mattos 1994) con bosques de Chile y con las paleofloras de Navidad (Troncoso 1991).

Comparison of the woody flora pertaining to Southern Brazil *Araucaria* forest (Rodrigues de Mattos 1994), Chilean forests, and Miocene taphoflora of Navidad (Troncoso 1991).

Género	Familia	S. Brasil	Navidad	Chile	Bosques
Lithrea	Anacardiaceae	1		1	E
Schinus	Anacardiaceae	2		9	E, T
Ilex	Aquifoliaceae	4			
Araucaria	Araucariaceae	1	1	1	T
Berberis	Berberidaceae	1	3	47	E, T
Maytenus	Celastraceae	3		4	E, T
Clethra	Clethraceae	1			
Dasyphyllum	Compositae	2		2	E, T
Griselinia	Cornaceae	1		4	R, T
Lamanonia	Cunoniaceae	1			
Weinmannia	Cunoniaceae	1	1	1	T
Dioscorea	Dioscoreaceae	1	2	41	E, T
Sloanea	Elaeocarpaceae	1			
Azara	Flacourtiaceae	1		8	R, E, T
Casearia	Flacourtiaceae	1			
Xylosma	Flacourtiaceae	1			
Villaresia	Icaecinaceae	1		1	E
Cryptocarya	Lauraceae	1		1	E
Nectandra	Lauraceae	2	aff		
Ocotea	Lauraceae	3	1		
Leandra	Melastomataceae	8	aff		
Miconia	Melastomataceae	2	aff		
Cedrela	Meliaceae	1			
Mimosa	Mimosaceae	4			
Acca	Myrtaceae	1			
Aulomyrcia	Myrtaceae	1	8		
Blepharocalyx	Myrtaceae	1	aff	1	P
Calyptranthes	Myrtaceae	1			
Eugenia	Myrtaceae	2			
Gomidesia	Myrtaceae	1			
Myrceugenia	Myrtaceae	7	4	12	R,E,T,P
Myrcia	Myrtaceae	1	1		
Myrcianthes	Myrtaceae	2	aff	1	R
Fuchsia	Onagraceae	1		2	E, T
Podocarpus	Podocarpaceae	1	2	2	T
Roupala	Proteaceae	2			
Adolia	Rhamnaceae	1			
Rhamnus	Rhamnaceae	1		1	T
Prunus	Rosaceae	2			
Quillaja	Rosaceae	1		1	E
Alophyllus	Sapindaceae	1			
Cupania	Sapindaceae	1			
Matayba	Sapindaceae	1			
Escallonia	Saxifragaceae	2		13	E,T,P
Drimys	Winteraceae	1		2	R,E,T,P

En las tres primeras columnas se indica el número de especies que tiene el género en cada uno de los sitios comparados. Aff= Afinidad taxonómica con el género listado. En la 4ª columna se indica el tipo de bosque en Chile: R=Relicto; E=Esclerófilo; T=Templado-lluvioso; P=Pantanoso

de especies de *Myrceugenia* con poblaciones ampliamente discontinuas, tanto en la costa Pacífica de Chile como en el sur de Brasil. Además de las relaciones transandinas entre especies de *Myrceugenia,* Landrum destaca relaciones similares entre especies de otros géneros de Mirtáceas (e.g. *Myrciantes, Blepharocalyx*) y de Angiospermas (e.g. *Azara, Escallonia*). Otros autores han destacado el mismo patrón de disyunción para otros grupos taxonómicos muy distintos, como por ejemplo en el

complejo de poblaciones del helecho *Hymenophyllum magellanicum* (de la Sota 1973), de musgos de los géneros *Dicranoloma, Thuidiopsis, Ptychomnium* (Sehnem 1953) y aves de la Familia Rhinocrytididae, como los géneros *Scytalopus* y *Rhinocrypta* (Viellard 1990). Nuestra revisión de las evidencias paleobotánicas sugiere que, durante el Mioceno medio-superior estos bosques pudieron ocupar los actuales subtrópicos, entre 32° y 34°S.

¿Qué eventos determinaron la actual fragmentación de los bosques subtropicales de ¿Sudamérica? En otras palabras, ¿cuál es el origen de la 'Diagonal Arida' y de las disyunciones neotropicales que exhiben los bosques del sur de Sudamérica? A juzgar por las pocas evidencias paleobotánicas disponibles, la expansión de las formaciones xéricas a lo largo de la 'Diagonal Arida' de Sudamérica se produjo probablemente en el Plioceno. Los únicos registros del Plioceno publicados, provenientes de la Mesopotamia Argentina (entre los ríos Paraná y Paraguay, 28°-32°S), muestran elementos florísticos afines con el Chaco actual, como *Schinus, Schinopsis, Celtis* (Anzotegui & Lutz 1987) y de Leguminosas afines a *Acacia*, en Tucumán (26°S, Menéndez 1962). De acuerdo a recientes evidencias isotópicas de C y O en paleosuelos y dientes fósiles en el NW argentino (Latorre 1996), la estacionalidad habría incrementado en esta región a partir del Mioceno superior y Plioceno (7-4 Ma.), evento que ha sido asociado al origen de las plantas C4.

De acuerdo a nuestra revisión de las evidencias climáticas para el Neógeno (Hinojosa & Villagrán, este volumen), la aridización de gran parte de los subtrópicos de Sudamérica, al término del Mioceno e inicios del Plioceno, sería sincrónica con el enfriamiento del Oceáno Antártico e inicio de la acumulación de hielo en Antártida occidental (Kvasov & Verbitski 1981, Flohn 1978, Mercer 1978, Kennett 1978). De acuerdo a Zinsmeister (1978), durante el Mioceno tardío y Plioceno, el recambio de faunas cálidas de moluscos por las faunas templadas actuales se debería a la abrupta incorporación de aguas frías en la costa Pacífica de Sudamérica, asociada al desarrollo del Hielo Antártico Oeste (HAW). Este evento habría determinado un desplazamiento hacia el norte del cinturón de los oeste de las latitudes templadas. Las aguas subantárticas frías, que antes de la formación del HAW fluían a través del Paso de Drake, se habrían incorporado a la Corriente de Humboldt. Esta hipótesis es consistente con el registro de las primeras evidencias inequívocas de acumulación del hielo Antártico Oeste en el Mioceno/Plioceno, 4-5 Ma. (Drewry 1978) y el inicio de las glaciaciones patagónicas en el sur de Sudamérica, hace 3.5 MA (Mercer 1978). Por otra parte, el levantamiento final de los Andes en el Plio-Pleistoceno habría acentuado el efecto desecante de la Corriente fría de Humboldt, instaurada en su forma actual desde inicios del Plioceno (Zinsmeister 1978), y determinado la formación del hiperárido Desierto de Atacama. Ambos eventos habrían imposibilitado así cualquier intercambio florístico posterior entre los bosques del sur de Sudamérica con otros bosques del continente.

Finalmente, subsiste la pregunta: ¿Cuándo y cómo llegaron los bosques subtropicales al Planalto del sur de Brasil? Nuevamente los estudios fitogeográficos de Rambo (1952, 1953) contribuyen a dilucidar este evento. Este autor sostuvo que las estepas secas ('Campos'), formaciones muy extensas actualmente en el Planalto, constituyen la vegetación más antigua del área, desarrollada in situ durante el Terciario. De acuerdo a Hueck (1978) y Rambo (1952, 1953), los suelos actuales del Planalto se desarrollaron bajo condiciones climáticas semiáridas, no concordantes con el clima húmedo actual. Rambo (1951, 1952) destaca que, además del componente endémico, los 'Campos'relictos del Planalto presentan un componente andino constituido por Compuestas arbustivas y herbáceas frecuentes en los Andes del sur (e.g., *Aster, Chaptalia, Chevreulia, Coniza, Erigeron, Mutisia, Perezia, Senecio, Trichocline, Trixis*). Rambo (1952, 1953) postuló que el componente andino de los 'Campos' sería más reciente que la flora endémica de la formación, colonizando el Planalto por dispersión a larga distancia desde los Andes, probablemente durante el Terciario superior o Cuaternario temprano. Según este autor, la dispersión se produjo a lo largo de los Andes del sur, serranías al este de los Andes (e.g., Sierras Pampeanas) y el borde meridional del Planalto.

Esta edad y modo de llegada de la flora andina al Planalto brasileño perfectamente podría coincidir con la llegada de la flora leñosa asociada al bosque de *Araucaria*, si consideramos que este elemento ya estaba presente en el Mioceno exactamente en el borde meridional del Planalto brasileño. En efecto, el Pozo Josefina de la Formación Paraná (Anzotegui 1990), del Mioceno superior de la Provincia de Santa Fe en Argentina (32°S), situado entre las actuales formaciones áridas del Espinal-Chaco, registra elementos de una flora subtropical húmeda (*Podocarpus, Araucaria, Lithrea* e *Ilex*), además de selvas mixtas subtropicales-cálidas con Mirtáceas y Sapindáceas, Euforbiáceas, y algunos taxa subtropical-xéricos con probables afinidades con el actual Chaco *(Acacia, Schinus, Celtis).* Así, esta única paleoflora del Mioceno de Argentina exhibe afinidades florísticas tanto con el bosque de *Araucaria* del sur de Brasil, como con los bosques chilenos actuales y las paleofloras del Mioceno de Chile central.

Además de los remanentes de los bosques subtropicales del Mioceno que subsisten en la actualidad en la costa Pacífica de Chile central-sur y Planalto del sur de Brasil, la vertiente oriental de los Andes del NW de Argentina y sur de Bolivia también habría proporcionado refugios para esta flora, como lo muestran las disyunciones genéricas transandinas ya discutidas. A finales del Terciario parte de esta flora habría alcanzado hasta los Andes tropicales del norte, tal como lo muestran los registros de *Podocarpus, Weinmannia* y *Drimys* del Plioceno superior de los Andes de Colombia, a partir de 2.5 a 3.2 Ma. (Hooghiemstra 1984).

3. LA DISTRIBUCION ACTUAL DE LOS BOSQUES: HERENCIA GLACIAL

Las características estructurales, y patrón de distribución actual de los bosques del sur de Sudamérica, están estrechamente vinculados a los cambios climáticos del Cuaternario, particularmente las notables contracciones areales que experimentó el área forestal durante las repetidas glaciaciones del Pleistoceno. De las estimaciones de la máxima cobertura de hielos durante la última glaciación (Hollin & Schilling 1981) se desprende que alrededor de dos tercios de la actual superficie de bosques del sur de Sudamérica fueron devastadas por glaciares, los cuales afectaron directamente a los bosques templado-lluviosos distribuidos al sur de 43°S (Nordpatagónico y Subantártico). Efectos periglaciales como la solifluxión (Veit & Garleff 1995, Veit 1994) y la actividad glaciofluvial (Denton 1993), también impactaron los Andes, Valle Longitudinal y Cordillera de la Costa de la Región de los Lagos (39°-43°S), afectando principalmente al bosque Valdiviano. Por otra parte, las mayores alturas de las Cordilleras de la Costa y de los Andes al norte de 35°S, conjuntamente con una circulación atmosférica glacial más vigorosa, habrían reforzado el efecto de sombra de lluvias en Chile Central, afectando la distribución de los bosques subtropicales esclerófilos (Villagrán 1994).

Concordantemente con estos cambios, los registros palinológicos recientemente sintetizados por Villagrán, Moreno & Villa (1995), documentan severos cambios de vegetación durante el último máximo glacial, con notable reducción y empobrecimiento en especies del área forestal en extensas regiones del sur de Chile. Así, los registros de Magallanes anteriores a 14 000 años A.P. muestran un paisaje desforestado durante el tardiglacial y, a partir del Holoceno (10 000 años A.P.), colonización de bosques dominados por *Nothofagus.* En la Región de los Canales los registros palinológicos muestran que la colonización de bosques *(Nothofagus)* se produjo entre 14 000 y 12 000 años A.P., seguida por coníferas. Los registros de la Región de los Lagos y Chiloé muestran que la vegetación durante el Ultimo Máximo Glacial estuvo representada por un mosaico de tundras andinas y magallánicas y bosquetes de *Nothofagus* y coníferas. Durante el tardiglacial (14 000-10 000 años A.P.) se produjo la rápida colonización del bosque Norpatagónico-Subantártico (*Nothofagus,* coníferas), seguida de una expansión de las Mirtáceas, inmediatamente después del colapso de los glaciares piedemontes de estas áreas (Denton 1993). Recién a inicios del Holoceno se registra la expansión del elemento más termófilo del bosque Valdiviano, representado por *Eucryphia/Caldcluvia, Weinmannia trichosperma,* y *Aextoxicon punctatum.* En Chile central el único registro

glacial disponible, Laguna de Tagua Tagua a los 34°30'S (Heusser 1990), muestra una vegetación dominada por *Nothofagus* y coníferas, entre 43 000 y 10 000 años A.P.

De acuerdo a estos antecedentes, los elementos más resistentes al frío de los actuales bosques templado-lluviosos (Nordpatagónico y Subantártico) habrían sobrevivido la última glaciación, probablemente en poblaciones discontinuas, dentro de la Región de los Lagos del sur de Chile. La presencia de esta flora en los sitios de baja altitud, así como su gradual registro hacia el sur en el tardiglacial y Holoceno, sugieren importantes migraciones altitudinales y latitudinales. En contraste, los taxa del bosque Valdiviano aparecen sólo en el Holoceno, sugiriendo que el elemento más calidófilo de los bosques templado-lluviosos no sobrevivió la glaciación en su área actual, sino que se refugió al norte de 41°S, probablemente en sectores intermedios y bajos de la Cordillera de Nahuelbuta, que no fueron glaciados y menormente afectados por procesos periglaciales (Veit 1994, Veit & Garleff 1995).

Así, y desde una perspectiva fitogeográfica, la distribución actual de los bosques del sur de Sudamérica exhibe una serie de singularidades que pueden considerarse como la herencia de la historia glacial de la vegetación del continente. Ultimamente, estos rasgos han sido analizados con algún detalle por Villagrán y colaboradores (Villagrán 1994, Villagrán et al. 1994). Como ejemplos extraídos de estos trabajos se destacan a continuación dos importantes peculiaridades fitogeográficas de los bosques de Chile que tienen directa relación con los eventos glaciales.

a) Concentración de especies y endemismos en áreas de estrecho rango latitudinal: El análisis de la distribución latitudinal de la flora de bosques (Fig. 9) permite estable-

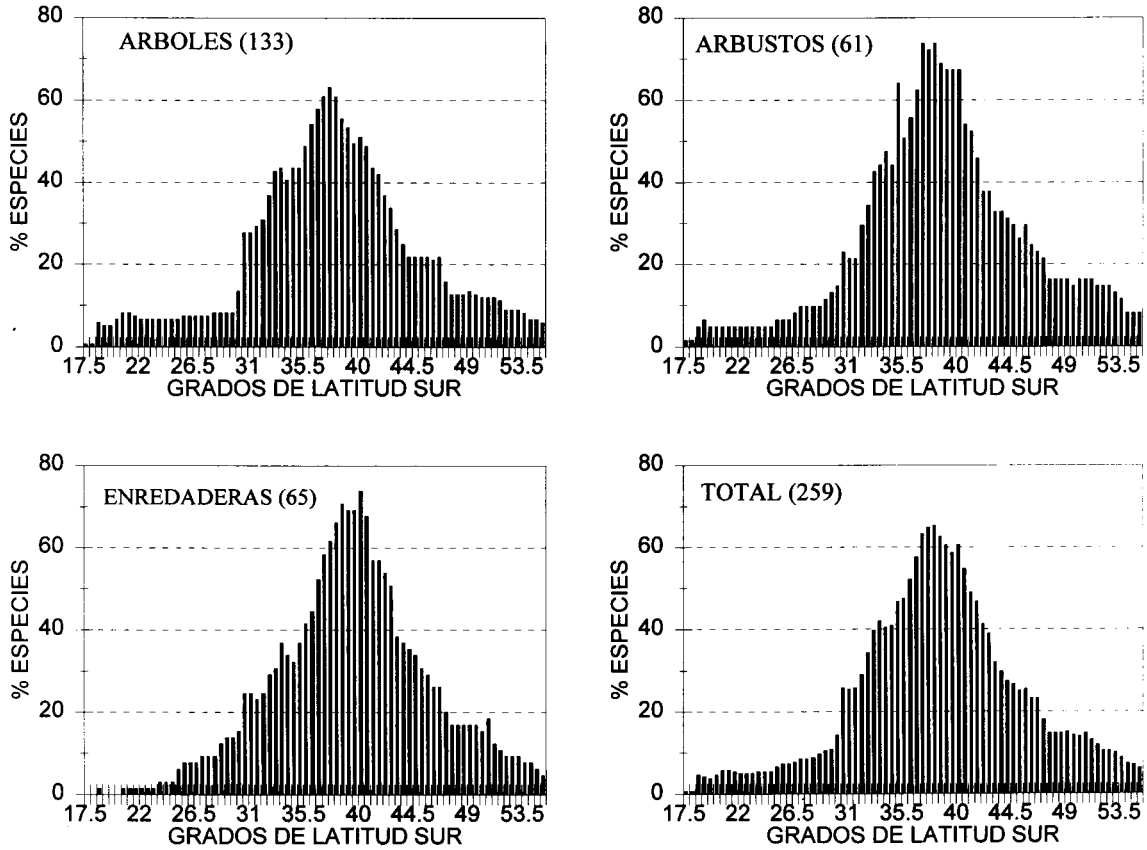

Fig. 9: Distribución latitudinal de las especies vasculares de los estratos arbóreo, arbustivo y enredaderas (lianas, epífitas y parásitas) y de la flora total de los bosques chilenos, mostrando para todos los casos la concentración de la riqueza de especies entre 36° y 40° S.

Latitudinal variation in the occurrence of trees, shrubs, vines and epiphytes forest vascular species throughout Chile showing for all the strata the concentration of the species richness between 36° and 40° south latitude.

cer que, para los distintos estratos, los máximos niveles de riqueza de especies se dan en un área muy restringida geográficamente, entre los ríos Maule y Valdivia entre 36°-40°S, en donde se concentran entre el 50% y el 70% de las especies, cayendo rápidamente a valores cercanos al 10% y 20%, al norte de 30°S y al sur de 45°S, respectivamente. Por otra parte, al litoral y a la Cordillera de la Costa de esta misma región se restringen una serie de taxa endémicos de Chile, generalmente monotípicos, los cuales son raros y con rangos distribucionales muy estrechos y discontinuos. Las áreas de distribución de algunos de estos taxa han sido mapeadas por Villagrán et al. (1994) y en la Fig. 10 se muestran otras especies de la flora arbórea de Chile que también exhiben rangos de distribución muy estrechos. Estos hechos serían una consecuencia del repetido rol de refugio de bosques que ha experimentado esta región durante las glaciaciones del Pleistoceno.

b) Rangos discontinuos: Una serie de poblaciones y comunidades se caracterizan por presentar discontinuidades en sus rangos distribucionales, conformando 'islas' en las altas cimas de la Cordillera de la Costa, como los bosques relictos de neblina en el Norte Chico (Troncoso et al 1980) y los bosques de *Nothofagus obliqua* en Chile central (Schmithüsen 1956). Por otro lado, también existen discontinuidades poblacionales entre los bosques de altura de

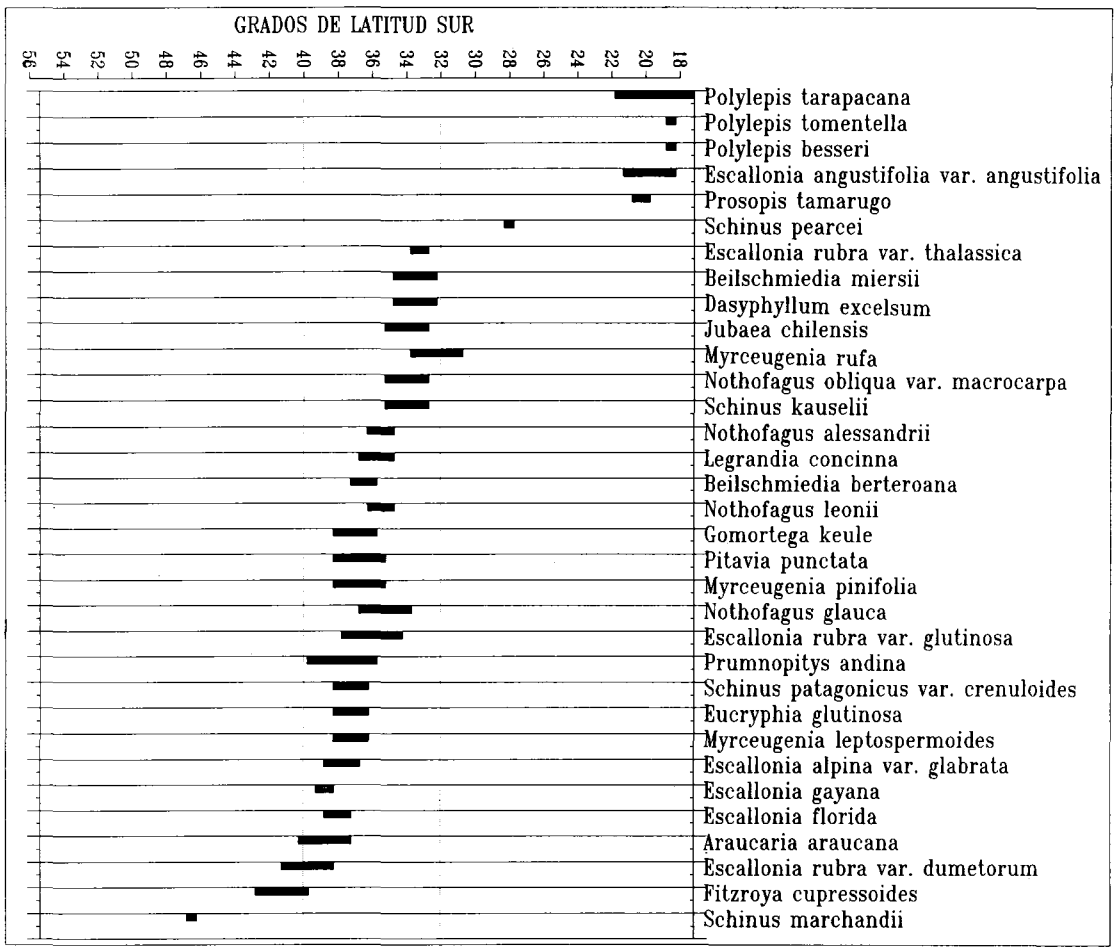

Fig. 10: Especies arbóreas de los bosques del sur de Sudamérica con rangos distribucionales estrechos (< 5° latitud) y concentrados en la región mediterránea de Chile central-sur, entre 32° y 40°S.

Tree species of the southern forests with narrow distributional ranges (< 5° latitude) concentrated in mediterranean south-central Chile, between 32° and 40° degrees latitude.

las Cordilleras de la Costa y Andes, como es el caso de los de bosques de coníferas (ej. *Fitzroya cupressoides, Araucaria araucana, Prumnopitys andina, Austrocedrus chilensis*), y especies de Angiospermas como *Maytenus, Drimys, Schinus* y *Lomatia* (Villagrán et al 1994). Todas estas distribuciones pueden ser interpretadas como los remanentes de la vegetación glacial que ocupó el Valle Longitudinal de Chile central-sur y la Cordillera de la Costa de Chile central durante la última edad glacial, bajo condiciones de clima más frío y, probablemente, más húmedo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar sus agradecimientos a los Profesores Juan Armesto y Alejandro Troncoso por los valiosos comentarios críticos del manuscrito. Carolina Villagrán se complace en dedicar este trabajo a su maestro, el Profesor Hans-Jürgen Beug, de la Universidad de Göttigen, con profundo agradecimiento por su guía y constante estímulo en el apasionante campo de la historia de la vegetación.

LITERATURA CITADA

ANZOTEGUI LM (1990) Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) –'Pozo Josefina'– Provincia de Santa Fe, Argentina. II Parte: Paleocomunidades. Facena 8: Anzotegui LM & AI Lutz (1987) Paleocomunidades vegetales del Terciario superior (Formación Ituzaingó) de la Mesopotamia argentina. Revista Asociación de Ciencias Naturales del Litoral (Santa Fe, Argentina) 18: 131-144.

ARROYO MTK, L CAVIERES, C MARTICORENA & M MUÑOZ-SCHICK (1995) Convergence in the Mediterranean Floras in Central Chile and California. En: Arroyo MTK, Zedler P & M Fox (eds) Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystem in Chile, California and Australia: 43-88. Springer Verlag, New York.

BROWN AD, SC CHALUKIAN & LM MALMIERCA (1985) Estudio florístico-estructural de un sector de selva semidecidua del Noroeste Argentino. I. Composición florística, densidad y diversidad. Darwiniana 26: 27-41.

CABRERA AL & A WILLINK (1973) Biogeografía de América Latina. Monografía OEA 13: 1-117.

CORREA ME (Ed) (1969-1984) Flora Patagónica. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Buenos Aires, Argentina.

DE LA SOTA ER (1973) La distribución geográfica de las Pteridófitas en el Cono Sur de América meridional. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 15: 23-34.

DENTON GH (1993) Chronology of late Pleistocene Glaciation near Lake Llanquihue between Puerto Varas and Puerto Octay. En: C. Villagrán (ed) The Quaternary of the Lake District of Southern Chile, Field Guide: 53-64. B & B, Santiago, Chile.

DREWRY DJ (1978) Aspects of the early evolution of West Antarctic ice. En: EM Van Zinderen Bakker (ed) Antarctic Glacial History and World Paleoenvironments: 25-32. AA Balkema, Rotterdam.

ENGELHARDT H (1891) Über Tertiärpflanzen von Chile. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft Abhandlungen 16: 629-692.

FLOHN H (1978). Comparison of Antarctic and Arctic climate and its relevance to climatic evolution. En: EM Van Zinderen Bakker (ed) Antarctic Glacial History and World Palaeoenvironments: 3-13. AA Balkema, Rotterdam.

FRANKES LA (1979) Climates through geologic time. Elsevier, Amsterdam.

GARLEFF K, F SCHÄBITZ, H STINGL & H VEIT (1991) Jungquartäre Landschaftsenwicklung und Klimageschichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas. Bamberger Geographische Schriften 11: 359-394.

HINOJOSA LF (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. MS Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. 157 pp.

HOLLIN JT & DH SCHILLING (1981) Late Wisconsin-Weichselian mountain glaciers and small ice caps. En: G Denton & TJ Hughes (eds) The Last Great Ice Sheets. Wiley, New York.

HOOGHIEMSTRA H (1984) Vegetational and Climatic History of the High Plain of Bogotá, Colombia: A Continuous Record of the Last 3.5 Million Years. Dissertationes Botanicae 79: 1-368.

HUECK K (1978) Los bosques de Sudamérica. Hoehl-Druck, Bad Hersfeld. 476 pp.

KAPELLE M, AM CLEEF & A CHAVERRI (1992) Phytogeography of Talamancan Montane *Quercus* forest, Costa Rica. Journal of Biogeography 19: 299-315.

KENNETT JP (1978) Cainozoic evolution of circumantarctic palaeoceanography. En: EM Van Zinderen Bakker (ed) Antarctic Glacial History and World Palaeoenvironments: 41-56. AA Balkema, Rotterdam.

KVASOV DD & M VERBITSKY (1981) Causes of Antarctic Glaciation in the Cenozoic. Quaternary Research 15: 1-17.

KILLEEN TJ, E GARCÍA & SG BECK (1993) Guía de Arboles de Bolivia. Quipus S.R.L., La Paz, Bolivia. 958 pp.

LANDRUM LR (1981) The Phylogeny and Geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). Brittonia 33: 105-129.

MABBERLEY DJ (1987) The plant book. A dictionary of higher plants. Cambridge University Press, New York.

MARTICORENA C (1990) Contribución a la estadística de la flora vascular de Chile. Gayana 47: 85-113.

MENENDEZ C (1962) Leño petrificado de una Leguminosa del terciario de Tiopunco, Provincia de Tucumán. Ameghiniana 2: 121-126.

MERCER JH (1978) Glacial development and temperature trends in the Antarctic and in South America. En: EM Van Zinderen Bakker (ed) Antarctic Glacial History and World Paleoenvironments: 73-93. AA Balkema, Rotterdam.

NISHIDA M, H NISHIDA & T OHSAWA (1988) Preliminary notes on the petrified woods from the Tertiary

of Cerro Dorotea, Ultima Esperanza, Chile. A Raport of the Botanical Survey to Bolivia and Southern Chile (1986-87), Faculty of Science, Chiba University, Japan: 16-25.

NORES M & MM CERANA (1990) Biogeography of forest relics in northwestern Argentina. Revista Chilena de Historia Natural 63: 37-46.

OBERDORFER E (1960) Pflanzensoziologische Studien in Chile. Verlag von J. Cramer, Weinheim. 208 pp.

PONS D & JC VICENTE (1985) Découverte d'un bois fossile de Fagaceae dans la Formation Farellones (Miocene) des Andes d'Aconcagua (Chili): Importance paléobotanique et signification paléo-orographique. 110 Congrès National des Sociétes Savantes, Montpellier.

RAMBO B (1951) O Elemento Andino no Pinhal Riograndense. Sellowia 3: 7-39.

RAMBO B (1952) Análise geografica das compostas sul-brasileiras. Sellowia 4: 87-159.

RAMBO B (1953) História da flora do Planalto Riograndense. Sellowia 5: 185-232.

RAMBO B (1956) A flora fanerogámica dos Aparados Riograndenses. Sellowia 7: 235-298.

ROHMEDER G (1942) Clima y vegetación en las Sierras de Tucumán. Asociación Cultural de Conferencias de Rosario 3: 1-25. ER.

RODRIGUES DE MATTOS J (1994) O Pinheiro Brasileiro. Princesa Ltda., Lages, Santa Catarina, Brasil, 223 pp.

ROMERO EJ (1978) Paleoecología y paleofitogeografía de las tafofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. Ameghiniana 15: 209-227.

ROMERO EJ (1986) Paleogene phytogeography and climatology of South America. Annals Missouri Botanical Garden 73: 449-461.

SARMIENTO G (1972) Ecological and floristic convergences between seasonal Plant Formations of tropical and subtropical South America. Journal of Ecology 60: 367-410

SCHMITHÜSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. Bonner Geographische Abhandlungen 17: 1-86.

SEHNEM A (1953) Bryologia Riograndensis. Sellowia 5: 95-106.

SKOTTSBERG C (1948) Apuntes sobre la flora y vegetación de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). Acta Horti Gotoburgensis 18: 91-184.

SMITH LB (1962) Origins of the flora of Southern Brazil. Contributions from the United States National Herbarium 35: 215-250.

SOLBRIG OT, ML CODY, ER FUENTES, W GLANZ, JH HUNT & AR MOLDENKE (1977) The Origin of the biota. En: HA Mooney (ed) Convergent evolution in Chile and California. Mediterranean climate Ecosystems: 13-26. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg.

STUESSY TF, KA FOLAND, JF SUTTER, RW SANDERS & M SILVA (1984) Botanical and geological significance of potassium-argon dates from the Juan Fernández Islands. Science 225: 49-51

TRONCOSO A (1991) Paleomegaflora de la Formación Navidad, Miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental. Boletín Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 42: 131-168.

TRONCOSO A (1992) La tafoflora terciaria de Quinamávida (VII Región, Chile). Boletín Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 43: 155-178.

TRONCOSO A, C VILLAGRAN & M MUÑOZ (1980) Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 37: 117-152.

VEIT H (1994) Estratigrafía y suelos en el centro-sur de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 67: 395-403

VEIT H & K GARLEFF (1995) Evolución del paisaje Cuaternario y los suelos en Chile central-sur. En: JJ Armesto, C Villagrán & M Kalin (eds) Ecología de los bosques nativos de Chile: 29-48. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

VEIT H (1995) Jungquartäre Landschafts-und Klimaentwicklung der zentralen Andes und ihres westlichen Vorlandes: Kenntnisstand und Probleme. Geomethodica 20: 163-194.

VIELLIARD J (1990) Estudo bioacústico das aves do Brasil: o gênero *Scytalopus*. Ararajuba 1: 5-18.

VILLAGRAN C (1994) Quaternary history of the mediterranean vegetation of Chile. En: Arroyo MTK, P Zedler & M Fox (eds) Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystem in Chile, California and Australia: 3-20.Springer Verlag, New York.

VILLAGRAN C, C LE-QUESNE, JC ARAVENA, H JIMENEZ & F HINOJOSA (1994) El rol de los cambios de clima del Cuaternario en la distribución actual de la vegetación de Chile central-sur. Bamberger Geographische Schriften 12: 219-235.

VILLAGRAN C, P MORENO & R VILLA (1995) Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos. En: JJ Armesto, C Villagrán & M Kalin (eds) Ecología de los bosques nativos de Chile: 51-69. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

WILLIS JC 1985. A Dictionary of Flowering Plants and Ferns. Student De. Cambridge University Press, London.

YOUNG KR & B LEON (1990) Catálogo de las plantas de la zona alta del Parque Nacional Río Abiseo, Perú. Publicaciones del Museo de Historia Natural Universidad Nacional Mayor de San Marcos 34: 1-37.

ZINSMEISTER W (1978) Effect or formation of the West Antarctic ice sheet on shallow water faunas of Chile. Antarctic Journal US 13: 25-26.

ANEXO A

Lista de Géneros considerados en el análisis fitogeográfico. La columna E indica el Elemento Fitogeográfico de acuerdo a la siguiente clave: a=Endémico de Chile; b=Endémico bosques subantárticos de Chile y Argentina; c=Neotropical disyunto; d=Neotropical amplio; e=Austral-Antártico; f=Australasiano templado-cálido; g=Pantropical; h=Amplio.
En la columna Género y Familia se marcan con cruz los taxa fósiles registrados en yacimientos Terciarios de Chile y ahora extinguidos. La columna F destaca con 'f' los géneros vivientes registrados como fósiles terciarios en Chile. En la columna distribución en Sudamérica se indica la presencia del género en: BR=Sur de Brasil; AR, BO, PE= Cordillera oriental del NW Argentina, Bolivia y Perú; CR= Bosque montano de Costa Rica. En la columna Paleofloras se indica el número correspondiente a las paleofloras terciarias de Chile que registran el taxon (Anexo 1; ver Hinojosa & Villagrán, este volumen). Solamente la Paleoflora Cerro Dorotea no fue considerada en el mencionado trabajo y se indica con el número 56 (Nishida et al. 1988)

E Género	Familia	F	Distrubuc. SA	Nº Paleofloras
? *Diplolepis*	Asclepiadaceae			
a *Adenopeltis*	Euphorbiaceae			
a *Avellanita*	Euphorbiaceae			
a *Desmaria*	Loranthaceae			
a *Ercilla*	Phytolaccaceae			
a *Fascicularia*	Bromeliaceae			
a *Gomortega*	Gomortegaceae	f		56
a *Jubaea*	Palmae			
a *Lapageria*	Philesiaceae			
a *Lardizabala*	Lardizabalaceae			
a *Latua*	Solanaceae			
a *Legrandia*	Myrtaceae			
a *Leptocarpha*	Compositae			
a *Llagunoa*	Sapindaceae		BO?	
a *Notanthera*	Loranthaceae			
a *Peumus*	Monimiaceae	f		46
a *Pitavia*	Rutaceae			
a *Podanthus*	Compositae			
a *Sarmienta*	Gesneriaceae			
a *Trevoa*	Rhamnaceae			
a *Vestia*	Solanaceae			
b *Aextoxicon*	Aextoxicaceae	f		56
b *Amomyrtus*	Myrtaceae	f		50
b *Asteranthera*	Gesneriaceae			
b *Austrocedrus*	Cupressaceae	f		37,41
b *Boquila*	Lardizabalaceae	f		50
b *Caldcluvia*	Cunoniaceae	f		50
b *Campsidium*	Bignoniaceae			
b *Chiliotrichum*	Compositae			
b *Colliguaja*	Euphorbiaceae			
b *Corynabutilon*	Malvaceae			
b *Elytropus*	Apocynaceae			
b *Embothrium*	Proteaceae	f		30,31
b *Fitzroya*	Cupressaceae			
b *Guindilia*	Sapindaceae			
b *Laureliopsis*	Monimiaceae			
b *Lebetanthus*	Epacridaceae			
b *Ligaria*	Loranthaceae			
b *Luma*	Myrtaceae	f		56
b *Misodendrum*	Misodendraceae			
b *Mitraria*	Gesneriaceae	f		41
b *Myoschilos*	Santalaceae			
b *Ovidia*	Thymelaeaceae	f		50
b *Philesia*	Philesiaceae			
b *Pilgerodendron*	Cupressaceae			
b *Rhaphithamnus*	Verbenaceae			
b *Saxegothaea*	Podocarpaceae	f		50
b *Tepualia*	Myrtaceae			
b *Tweedia*	Asclepiadaceae			
c *Azara*	Flacourtiaceae	f	BR	16
c *Blepharocalyx*	Myrtaceae		AR,BR,BO	
c *Bomarea*	Amaryllidaceae		BR,PE	
c *Carica*	Caricaceae		AR,PE,BO	
c *Cestrum*	Solanaceae		AR,PE,BO,CR	
c *Chusquea*	Gramineae		AR,PE,CR	
c *Crinodendron*	Elaeocarpaceae		BR,BO	

E Género	Familia	F Distribuc. SA	N° Paleofloras
c *Dasyphyllum*	Compositae	BR,BO	
c *Desfontainia*	Desfontainiaceae	f PE,BO,CR	50
c *Eccremocarpus*	Bignoniaceae		
c *Eremolepis (Antidaphne)*	Eremolepidaceae	f CR	8
c *Escallonia*	Escalloniaceae	f BR,PE,BO,CR	30,31
c *Kageneckia*	Rosaceae	BO,PE	
c *Lepidoceras*	Eremolepidaceae		
c *Lithrea*	Anacardiaceae	AR,BR,BO	
c *Mutisia*	Compositae	BR	
c *Myrceugenia*	Myrtaceae	f BR	41,46,50
c *Myrcianthes*	Myrtaceae	AR,BR,PE,BO,CR	
c *Myrteola*	Myrtaceae	PE,BO	
c *Pouteria*	Sapotaceae	PE,BO	
c *Proustia*	Compositae		
c *Quillaja*	Rosaceae	BR,BO	
c *Sphacele*	Labiatae		
c *Ugni*	Myrtaceae	CR	
c *Philibertia*	Asclepiadaceae		
d *Adesmia*	Papilionaceae	BR	
d *Aiouea* +	Lauraceae	f AR,CR	16
d *Allamanda* +	Apocynaceae	f AR,BO	8
d *Anacardium* +	Anacardiaceae	f AR	16
d *Annona* +	Annonaceae +	f AR	8
d *Athyana* +	Sapindaceae	f AR,BR,PE,BO	46
d *Aulomyrcia* +	Myrtaceae	f BR	41,50,
d *Baccharis*	Compositae	AR,BR,PE,BO,CR	
d *Bahia*	Compositae		
d *Banara* +	Flacourtiaceae	f PE,BO,CR	8
d *Bulnesia*	Zygophyllaceae	AR,BO	
d *Casearia* +	Flacourtiaceae	f AR,BR,PE,BO,CR	8
d *Chuquiraga*	Compositae	BR	
d *Cochlospermum* +	Cochlospermaceae +	f AR,PE,BO,CR	46
d *Colletia*	Rhamnaceae	AR,BR,BO	
d *Cossapoa* +	Urticaceae	f PE,BO	8
d *Coussarea* +	Rubiaceae	f BO	8
d *Cupania* +	Sapindaceae	f AR,BO	8,16
d *Erythroxylon* +	Erythroxylaceae +	f AR,BR,BO	8,40,
d *Fabiana*	Solanaceae		
d *Geoffroea*	Papilionaceae	AR,BO	
d *Greigia*	Bromeliaceae		
d *Laetia* +	Flacourtiaceae	f BO	8
d *Lecythis* +	Lecythidaceae +	f BO	8
d *Mulinum*	Umbelliferae		
d *Myrcia* +	Myrtaceae	f BR,BO	8,16,20,37
d *Nectandra* +	Lauraceae	f AR,BR,BO	16
d *Polylepis*	Rosaceae	AR,PE,BO	
d *Porlieria*	Zygophyllaceae	AR,BO	
d *Psidium* +	Myrtaceae	f AR,BR,BO	8
d *Puya*	Bromeliaceae	PE,BO	
d *Retanilla*	Rhamnaceae		
d *Schinopsis* +	Anacardiaceae	f AR,BO	16
d *Schinus*	Anacardiaceae	AR,BR,BO	
d *Thevetia* +	Apocynaceae	f BO	8
d *Tillandsia*	Bromeliaceae	AR,BR,PE	
d *Tropaeolum*	Tropaeolaceae	BR,PE	
d *Vochysia* +	Vochysiaceae +	f BO	8
e *Araucaria*	Araucariaceae	f BR	3,29,41,50
e *Aristotelia*	Elaeocarpaceae		
e *Berberidopsis*	Flacourtiaceae		
e *Discaria*	Rhamnaceae	AR,BR	
e *Eucryphia*	Eucryphiaceae		
e *Fuchsia*	Onagraceae	AR,BR,PE,CR	
e *Gevuina*	Proteaceae		
e *Griselinia*	Cornaceae	BR	
e *Hebe*	Scrophulariaceae		
e *Jovellana*	Scrophulariaceae		
e *Laurelia*	Monimiaceae	f	56
e *Lomatia*	Proteaceae		
e *Luzuriaga*	Philesiaceae		

E Género	Familia	F Distribuc. SA	Nº Paleofloras
e Muelenbeckia	Polygonaceae	AR,PE,CR	
e Nothofagus	Fagaceae	f	21,20,29,37,41,50,51
e Orites	Proteaceae		
e Pernettya	Ericaceae	PE,CR	
e Pseudopanax	Araliaceae		
e Sophora	Papilionaceae	AR	
f Bombax +	Bombaccaceae +	f AR,PE,BO,CR	8
f Citronella	Icaecinaceae	f AR,BR,PE,BO	16
f Doryphora	Atherospermataceae +	f BO	50
f Drimys	Winteraceae	BR,CR	
f Gaultheria	Ericaceae	f BR,PE,BO,CR	16
f Gochnatia	Compositae	AR,BR,BO	
f Nertera	Rubiaceae	PE,CR	
f Passiflora	Passifloraceae	BR,PE,CR	
f Persea	Lauraceae	f BR,PE,BO,CR	8,20,37,46,50
f Phoebe +	Lauraceae	f AR,BO	8,16,21,37,50
f Prumnopitys	Podocarpaceae	PE,BO	
f Sapindus +	Sapindaceae	f BO	8
f Sicyos	Cucurbitaceae	AR	
f Tristerix	Loranthaceae	BR,PE	
f Weinmannia	Cunoniaceae	f BR,PE,BO,CR	41
f Zanthoxylon +	Rutaceae	f BR,BO	8
g Acacia	Mimosaceae	Ar, BO	
g Ardisia +	Myrcinaceae +	f BR,PE,BO,CR	8
g Beilschmiedia	Lauraceae	f CR	46
g Buddleja	Buddlejaceae	AR,BR,BO	
g Cissus	Vitaceae	f BR	20,51
g Cryptocarya	Lauraceae	f	16,46
g Cynanchum	Asclepiadaceae	AR,PE,CR	
g Desmodium +	Leguminosae	f BR	8
g Dioscorea	Dioscoreaceae	f BR,PE	41,50,
g Gunnera	Gunneraceae	BR,PE	
g Lobelia	Campanulaceae		
g Maytenus	Celastraceae	f AR,BR,PE,BO,CR	8
g Melastomophyllum +	Melastomataceae +	f BR	41
g Myrica	Myricaceae	f PE,BO,CR	21
g Myristica +	Myristicaceae +	f BO	8
g Ocotea +	Lauraceae	f AR,BR,BO	50
g Ouaratea +	Ochnaceae +	f BO	8
g Peperomia	Piperaceae	BR,PE,CR	
g Podocarpus	Podocarpaceae	f AR,BR,PE,BO	8,16,29,41
g Prosopis	Mimosaceae	f AR,BO	46
g Psoralea	Papilionaceae	AR	
g Psychotria +	Rubiaceae	f AR,BO	8
g Rapanea +	Myrsinaceae +	f AR,BR,BO	16
g Senna (Cassia)	Caesalpiniaceae	f AR,BO	8,20,37
g Sterculia +	Sterculiaceae +	f BO	8
g Styrax +	Styraccaceae +	f AR,BR,BO	8
g Triumfetta +	Tiliaceae +	f BR,BO	8
g Zizyphus +	Rhamnaceae	f AR,BO	16
h Berberis	Berberidaceae	f AR,BR,PE,BO,CR	37,41,50
h Coriaria	Coriariaceae	PE,CR	
h Empetrum	Empetraceae		
h Ephedra	Ephedraceae	f AR,BR	8
h Eupatorium	Compositae	AR,BR,PE	
h Hydrangea	Hydrangeaceae	f PE	32
h Ilex +	Aquifoliaceae +	f BR,BO	8
h Lathyrus	Papilionaceae	BR,PE	
h Rhamnus	Rhamnaceae	BR,BO,CR	
h Ribes	Saxifragaceae	PE,CR	
h Salix	Salicaceae	f AR,BO	3
h Satureja	Labiatae		
h Senecio	Compositae	AR,BR,CR	
h Solanum	Solanaceae	AR,BR,PE,BO,CR	
h Vicia	Papilionaceae	BR,PE	
? Copaifera +	Caesalpiniaceae	f PE,BO	8