

2005, Capítulo 33: 551-577 EN: “Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines” (Jorge Llorente Bousquets & Juan J. Morrone, Editores). Ediciones de la Universidad Nacional Autónoma de México, Jiménez Editores, México, 577 pp.

ESQUEMA BIOGEOGRÁFICO DE CHILE

Carolina Villagrán & Luis Felipe Hinojosa

Laboratorio de Palinología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile
Casilla 653, Santiago, Chile

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN

- 1) ANDES, VIENTOS DEL OESTE Y DIAGONAL ÁRIDA
- 2) SINGULARIDADES DE LA FLORA Y VEGETACIÓN DE CHILE
 - 2.1. Disyunciones montañosas
 - 2.2. Patrones latitudinales de la riqueza de especies
 - 2.3. Endemismos y disyunciones continentales
- 3) EFECTOS DE LAS GLACIACIONES DEL PLEISTOCENO
 - 3.2. Cambios latitudinales y altitudinales de la vegetación
 - 3.1. Historia de la vegetación durante el último ciclo glacial
 - 3.3. Modelo de la dinámica glacial-interglacial
 - 3.4. Consecuencias biológicas: Aislamiento, refugios y biodiversidad
4. EVOLUCIÓN TERCIARIA DE LA FLORA DE BOSQUES DE CHILE
 - 4.1. El mundo cálido del Paleógeno
 - Paleoflora tropicales Gondwánicas*
 - Paleofloras subtropicales Gondwánicas*
 - 4.2. Ruptura del Gondwana Occidental
 - Paleofloras mixtas*
 - 4.3. Levantamiento andino y modernización de la flora
 - Paleofloras subtropicales neógenas*
5. DESARROLLO DE LA DIAGONAL ARIDA
 - 5.1. Radiación de las floras áridas y semiáridas
 - 5.2. Fragmentación, aislamiento y diferenciación de los bosques modernos

INTRODUCCIÓN

Para la flora total de plantas terrestres de Chile se ha reseñado, a la fecha, un número de alrededor de 7400 taxa específicos e infraespecíficos. Desde el punto de vista taxonómico, la diversidad de Angiospermas de Chile continental e insular ha sido tempranamente registrada, principalmente gracias al esfuerzo pinero del naturalista alemán Carlos Reiche, quien en sus “Estudios críticos sobre la Flora de Chile” (1896-1911) describe prácticamente la totalidad de las Dicotiledóneas del territorio. La estadística más reciente de la Flora Vascular de Chile, permanentemente actualizada gracias a la laboriosa tarea llevada a cabo por el botánico chileno Clodomiro Marticorena, registra un total de 5971 de especies más taxa infraespecíficos (Marticorena 1990). La distribución de taxa en los distintos grupos de Plantas Vasculares se muestra en la Tabla 1. En contraste, la estadística de las Plantas no Vasculares ha sido por bastante tiempo subestimada en el país, pese a la notable diversidad del grupo, como lo indican los muy recientes catálogos de los Musgos (He 1998) y de las Hepáticas y Antocerotes (Hässel de Menéndez 2003). De acuerdo a estos autores, la riqueza total de Briófitas de Chile alcanzaría a 1404 especies más taxa infraespecíficos (Tabla 1), número que representa alrededor del 8 % de la riqueza global de este grupo de plantas.

Tabla 1: Estadística de la Flora terrestre de Chile (de acuerdo a Marticorena 1990; He 1998; Hässel de Menéndez 2003)

<i>GRUPOS DE PLANTAS TERRESTRES DE CHILE</i>	<i>Nº DE TAXA</i>
Angiospermas-Dicotiledóneas	4569
Angiospermas-Monocotiledóneas	1219
Gimnospermas	16
Pteridofitas	167
Musgos	866
Hepáticas	538
Antocerotes	11

Por otra parte, la distribución general de la vegetación chilena, como asimismo sus factores climático-ecológicos determinantes, unidades fitogeográficas y sociología, han sido también tempranamente establecidos, principalmente gracias a las contribuciones de investigadores alemanes y sudamericanos tales como Schmithüsen (1956), Oberdorfer (1960), Fuenzalida y Pisano (1965), Hueck (1978) y Cabrera & Willink (1980). En la última década, varias contribuciones chileno-argentinas centradas en la biogeografía de los bosques subtropicales y templado-lluviosos de Chile han intentado síntesis integradas de diversas investigaciones, tanto ecológicas (Armesto, Arroyo & Villagrán 1996) y genéticas (Donoso, Premoli, Gallo & Ipinza 2004), como asimismo histórico-biogeográficas (Smith-Ramírez, Armesto & Valdovinos 2003; Squeo, Gutiérrez & Hernández 2004), paleoclimáticas y paleobotánicas (Romero 1978, 1986; Villagrán & Hinojosa 1997; Hinojosa & Villagrán 1997; Villagrán 2001; Mattsson, Solakius & Denton 1999).

Sobre la base del conocimiento biogeográfico moderno del territorio de Chile, el propósito del presente estudio es destacar e interpretar los principales rasgos con valor histórico-biogeográfico de la flora y vegetación del territorio, considerando la integración de los antecedentes históricos procedentes de la geología, paleoclima y paleobiología, y enfatizando los efectos de la formación de la Diagonal Árida, a fines del Terciario, y de las glaciaciones del Pleistoceno.

1. ANDES, VIENTOS DEL OESTE Y DIAGONAL ARIDA

Los grandes rasgos de la Biogeografía chilena están determinados, en gran medida, por la elongación meridional del territorio (18° - 56° S) y su posición geográfica en el borde occidental del continente de Sudamérica y en el borde oriental de la Cuenca Pacífica del Hemisferio Sur. Varias consecuencias se derivan de esta situación. Primeramente, la presencia a lo largo de todo el territorio de la Cordillera de los Andes, parte del sistema circum-Pacífico de montañas situadas en bordes activos de placas, extendiéndose por más de 4,000 Km., con alturas que sobrepasan los 6000 m (Zeil 1979), ejerce

un severo efecto de sombra de lluvias en los sistemas climáticos del continente, aislando y singularizando la flora y vegetación del borde Pacífico de Sudamérica de la existente al oriente de los Andes (Fig. 1).

A lo largo de la costa Pacífica del continente, el efecto de bloqueo a las masas atmosféricas ejercido por los Andes se manifiesta en un marcado límite biogeográfico alrededor de los 30° S, con bosques subtropicales y templado-lluviosos, al sur de esta latitud, y semidesiertos y desiertos hiperáridos hacia el norte, extendiéndose estas últimas formaciones hasta cerca del ecuador. El cordón andino Occidental de Perú y norte de Chile, y el hiperárido Desierto de Atacama de la costa Pacífica adyacente, quedan a la sombra de lluvias de los vientos del este de fuente Amazónica, responsables de gran parte de las lluvias tropicales y subtropicales de Sudamérica. La permanente influencia del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur, vigorizado por la surgencia de aguas frías de la Corriente del Perú, refuerza la hiperaridez de esta región. En contraste, bosques subtropicales mésicos se desarrollan en la vertiente oriental de los Andes, en el NW de Argentina y sur de Bolivia, como asimismo en el Planalto de la costa Atlántica del sur del Brasil (Villagrán & Hinojosa 1997, Hueck 1978, Fig. 1).

Por otra parte, la costa Pacífica situada al sur de 30° S queda bajo la influencia estacional o permanente de las masas de aire oceánicas procedentes del Cinturón de los Oeste (CVO) de las latitudes templadas, sistema responsable prácticamente de todas las lluvias de Chile central y sur. En contraste, gran parte de la región subtropical- templada del este de los Andes de Sudamérica queda a la sombra de lluvias del CVO, ejercida tanto por el cordón andino como por la Cordillera de la Costa, y está dominada por formaciones xéricas de semidesiertos, como el Monte, Espinal, Pampa y Estepa Patagónica (Fig. 1).

Así, el Cono sur de Sudamérica queda singularizado por un marcado contraste climático y vegetacional entre ambas vertientes de los Andes, hecho que se manifiesta en la existencia de una franja continua de clima árido que cruza el continente en sentido NW-SE, la llamada “Diagonal Árida de Sudamérica” (Garleff *et al.* 1991, Villagrán & Hinojosa 1997, Garleff & Stingl 1998, Abraham 2000). Adicionalmente, las formaciones vegetales xerófitas a largo de esta franja climática desconectan la región de los bosques del sur de Sudamérica de las restantes formaciones forestales del continente. El desarrollo de la Diagonal Árida en el Neógeno, y el subsiguiente proceso de paulatino aislamiento de los bosques de Austro Sudamérica, es uno de los acontecimientos más significativos en la historia evolutiva-biogeográfica de la flora del Cono Sur. Por otra parte, la posición más o menos constante del centro de la Diagonal Árida de Sudamérica durante el Cuaternario (Garleff *et al.* 1991; Garleff & Stingl 1998; Abraham 2000), sumada a los repetidos avances de glaciares andinos en las latitudes altas, y los cambios climático -vegetacionales

y procesos edáficos asociados, han determinado en gran medida los patrones modernos de la distribución vegetal de Chile y Argentina.

2. SINGULARIDADES DE LA FLORA Y VEGETACIÓN DE CHILE

En la Fig. 2 se muestra la distribución de las distintas formaciones vegetales a lo largo de la vertiente andina occidental de Chile, de acuerdo a Schmithüsen (1956). Como se dijo antes, la vegetación xerófila de desiertos y semi-desiertos que caracteriza a la región chilena situada al norte de 30° S, sería una consecuencia de la presencia andina, sumada a la influencia anticiclónica permanente y a la surgencia de aguas frías a lo largo de la costa. Solamente la región andina del extremo norte del territorio goza de alguna humedad estival de fuente amazónica, el así llamado “invierno boliviano”. Los efectos del gradiente NW/SE de disminución de las lluvias tropicales en esta región se expresa en una marcada disminución de la riqueza de especies y de la cobertura vegetal, asociada a la contracción y el ascenso de los escalones altitudinales de vegetación, en el mismo sentido del gradiente de aridez (Fig. 2, Villagrán *et al.* 1983, Arroyo *et al.* 1988). En contraste, la distribución de bosques subtropicales y templado-lluviosos, al sur de 30° S, está determinada básicamente por las lluvias provenientes de los vientos del oeste de las latitudes templadas, las cuales incrementan hacia el sur.

En la Fig. 3 se muestra la distribución de los tipos de bosques subtropicales y templado-lluviosos a lo largo de la vertiente occidental de los Andes chilenos, de acuerdo a Schmithüsen (1956), y de la Cordillera de la Costa de acuerdo a Villagrán (1990a, 1995). La región mediterránea de Chile Central, situada entre 30° y 38° S, queda solamente en invierno bajo la influencia del CVO, mientras que en verano la presencia del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur genera sequía estival. Las formaciones dominantes son los bosques Esclerófilo y Deciduo de *Nothofagus*. En la región templada del sur de Chile, al sur de 38° S, y en la vertiente oriental de los Andes del sur de Argentina, las lluvias presentes durante todo el año determinan la presencia de bosques templado-lluviosos laurifolios, tipos Valdiviano, Nordpatagónico y Subantártico, como del Bosque Deciduo Subantártico, en el límite arbóreo andino.

Por otra parte, los gradientes térmico y de humedad condicionados por los Andes y la Cordillera de la Costa determinan una marcada zonación altitudinal de los distintos bosques. La resultante del efecto orográfico combinado de ambas cordilleras es una característica forma en ‘U’ de las distintas Formaciones

de Bosques de Chile, con brazos correspondientes a las expansiones boreales de las formaciones ascendiendo por ambas montañas (Fig. 3).

Adicionalmente, la flora y la vegetación de Chile exhiben una serie de rasgos biogeográficos singulares, especialmente marcados en la Cordillera de la Costa (Fig. 3), los cuales testimonian tanto su larga historia terciaria de conexiones con el Neotrópico y otros continentes, su posterior aislamiento de la flora del resto del continente, así como su más reciente historia glacial Cuaternaria. Numerosos autores han contribuido a la interpretación de estas “huellas biogeográficas”, sobre la base del estudio taxonómico; afinidades florísticas y fitogeografía de la flora y vegetación; composición y relación clima - fisionomía foliar de las taofloras terciarias; y análisis cuantitativo de distintos indicadores paleoclimáticos contenidos en registros sedimentarios del continente y océano (e. g., depósitos glaciales, sedimentos, paleosuelos, polen, microfósiles, depósitos de Roedores, microalgas, Foraminíferos, carbón, etc.). A continuación, nos referiremos a estos rasgos con valor histórico-biogeográfico de la flora y vegetación de Chile y, en los capítulos siguientes, se comentaran los antecedentes geológicos, climáticos y biológicos que sustentan su interpretación.

2.1. DISYUNCIONES MONTAÑOSAS

Una serie de taxa y comunidades vegetales exhiben notables discontinuidades en sus rangos de distribución latitudinal y altitudinal a lo largo de Chile, conformando “islas” en las altas cimas de la Cordillera de la Costa y Andes. En la Fig. 3 se muestra la distribución de los bosques subtropicales y templado-lluviosos a lo largo de la Cordillera de la Costa de Chile y se destacan las distribuciones aisladas en cimas de diversas comunidades vegetales. De norte a sur, estas comunidades son:

Complejo de Tundras Magallánicas

Corresponde a un mosaico de comunidades conformado por tundras con especies en cojines, turberas, vegetación acuática y bosquetes de *Nothofagus* y Coníferas (Ruthsatz & Villagrán 1991). La formación es exclusiva de Austro Sudamérica y alcanza su máximo desarrollo y diversidad en las regiones de Aisén y Magallanes, al sur de la Península de Taitao (47° - 48° S). Al norte de esta región la comunidad es discontinua y se desarrolla en áreas aisladas de las Islas Guaitecas y en las cimas más altas

de la Cordillera de la Costa, entre Chiloé y Nahuelbuta (37°-43° S, Fig. 3). Entre las especies vasculares disyuntas destacan: *Lepidothamnus fonckii*, *Astelia pumila*, *Donatia fascicularis*, *Gaimardia australis*, *Tapeinia pumila*, *Oreobolus obtusangulus*, *Myrteola nummularia* var. *barneoudii*, *Drosera uniflora*, *Acaena pumila*, *Gaultheria antarctica*, *Pinguicola antarctica*, *Euphrasia antarctica*, *Schizaea fistulosa*, *Tetroncium magellanicum*, entre otras.

Varias especies vasculares de tundras alcanzan su límite norte en la Cordillera de Piuchué, en la Isla Grande de Chiloé, exhibiendo disyunciones con poblaciones andinas a la latitud equivalente de los glaciares de Hornopirén, en Chiloé continental (Villagrán *et al.* 1998). Estas especies están ausentes en la Región de Aisén y reaparecen en Magallanes, exhibiendo así hiatos en sus rangos de distribución que alcanzan varios cientos de kilómetros. Por ejemplo, este es el caso de *Euphrasia antarctica* (hiato hasta 49°10'S), *Gunnera lobata* (hasta 51°27' S), *Pratia repens* (hasta 51° S), *Abrotanella lineariifolia* (hasta 50°30' S), *Perezia lactuoides* spp. *palustris* (hasta 50°50' S), *Sisyrinchium patagonicum* (hasta 50°30' S) y varias especies de Cyperáceas y Juncáceas (Ruthsatz & Villagrán 2001). Donat (1933) cita también patrones similares para *Tribeles australis*, *Oxalis magellanica*, *Geum parviflorum* y *Ourisia breviflora*.

Recientemente, se ha descrito este mismo patrón de disyunción para un grupo importante de Hepáticas de la Región de Los Lagos (Villagrán, Hässel de Menéndez & Barrera 2004). Estas distribuciones, denominadas bicéntricas por Donat (1933, 1934,), han sido interpretadas por este autor como el efecto de recolonización postglacial desde dos fuentes alejadas geográficamente entre sí, una consecuencia que el autor atribuye a la existencia de barreras glaciares persistentes a la latitud del Golfo de Penas, a los 48° S.

Bosques mixtos de Nothofagus y Coníferas

Todas las poblaciones de Coníferas chilenas de los bosques de las cimas de la Cordillera de la Costa, entre los paralelos 37° y 43° S, exhiben disyunciones con poblaciones andinas, además de sus discontinuidades latitudinales (Fig. 3, Villagrán *et al.* 1998; Donoso *et al.* 2004). Este es el caso de *Araucaria araucana* (pehuén), *Fitzroya cupressoides* (alerce), *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la Cordillera), *Prumnopitys andina* (lleuque), *Podocarpus nubigena* (mañío macho), *Saxegothaea conspicua* (mañío hembra), *Pilgerodendron uviferum* (ciprés de las Guaitecas) y *Lepidothamnus fonckii*,

(ciprés enano). De manera análoga, especies de *Nothofagus* (e.g. *N. nitida*, *N. betuloides*, *N. antarctica*, *N. pumilio*) exhiben discontinuidades entre ambas cordilleras en el mismo rango latitudinal.

Vegetación altoandina y bosques deciduos de Nothofagus

En las altas cumbres de la Cordillera de la Costa de Chile central, entre los paralelos 32° y 35° S (Fig. 3), existen fragmentos de vegetación altoandina, con más de 150 especies con distribución principal en los Andes de Chile central, por sobre 2300 m de altitud, y en la estepa Patagónica occidental (Villagrán *et al.* 1998). En estas mismas cumbres se desarrollan bosques deciduos de *Nothofagus obliqua* var. *macrocarpa* (Robledales, Fig. 3), asociados a especies valdivianas tales como *Lomatia hirsuta* (radal), *L. dentata* (avellanillo) e *Hydrangea serratifolia* (pahuedín), todos ellos con distribución principal al sur de 35° S.

De manera análoga, otras poblaciones leñosas de Angiospermas de los géneros *Maytenus*, *Drimys*, *Schinus* y *Lomatia* presentan el mismo patrón discontinuo de distribución entre ambas cordilleras en Chile central-sur. Para la Cordillera de la Costa y costa de Chile central, alrededor de los 35° S, entre 350 y 600 m de altitud, se ha documentado (San Martín 2003) la presencia aislada de vanguardias boreales de especies de *Nothofagus*, tales como *N. dombeyi* (coigüe), *N. alpina* (raulí) y *N. antarctica* (ñirre), asociadas a especies características del bosque Valdiviano.

Relictos de neblina

Indudablemente, las comunidades montañosas discontinuas más enigmáticas del territorio chileno son los bosques “relictos de neblina” de Fray Jorge y Talinay (30°40’S; 71°35’W, 450-700 msm), en la costa semiárida de Chile (Fig. 3), dominados por el olivillo (*Aextoxicon punctatum*) y la petrilla (*Myrceugenia correaefolia*). Ellos constituyen un enclave de vegetación higrófila inmersa en una matriz de matorrales xerófilos y se mantienen gracias al particular microclima proporcionado por la condensación de neblinas marinas en las cimas de cerros costeros. La flora de estos bosques exhibe similitudes florísticas generalizadas con las distintas asociaciones templado-lluviosas del Bosque Valdiviano del sur de Chile. Particularmente interesante son las similitudes edáficas con las islas

continentales y oceánicas de la costa Pacífica chilena al sur de Chiloé, particularmente los Archipiélagos Guapiquilán y Esmeralda e Isla Guafo (43°-44° S, Villagrán *et al.* 2004).

Los extensos hiatos en los rangos de distribución de las especies, en la mayoría de los casos por más de 1000 Km., constituyen el rasgo más notable de la flora de estos relictos. Entre los árboles, exhiben disyunciones *Azara microphylla*, chinchín; *Myrceugenia correaefolia*, petrilla; *Drimys winteri*, canelo o voigue; y *Rhaphithamnus spinosus*, espino chau-chao. Entre las enredaderas y epífitas: *Griselinia scandens*, yelmo; *Lapageria rosea*, copihue; *Nertera granadensis*, queillénchucaco; *Mitraria coccinea*, botellita; *Sarmienta repens*, medallita; y *Peperomia fernandeziana*, champoe; Entre las herbáceas, *Dysopsis glechomoides*, cheipuco y *Uncinia phleoides*, quinquín.

Las disyunciones más notables se observan entre las Criptógamas, generalmente epífitas, como los helechos, líquenes y briófitas (Redon & Lange 1983, Villagrán *et al.* 2004). De las 46 especies de Hepáticas descritas para los relictos de Fray Jorge y Talinay (Arnell 1956, Hässel de Menéndez & Rubies 2004), 28 especies exhiben amplios rangos en el sur de Chile (al sur de 37°-40° S) y están ausentes en la zona mediterránea de Chile. Exhiben también disyunciones, entre los helechos, *Hymenophyllum peltatum*, *Asplenium dareoides*, *Rumohra adiantiformis*, *Hypolepis poeppigii*, *Polypodium feuillei* var. *feuillei* y *Megalastrum spectabile* var. *spectabile*. Entre los musgos, *Eurhynchium corralense*, *Rigodium adpressum*, *Syntrichia robusta*, *Weymouthia mollis*, *Orthodontium pellucens* y *Bryum perlimbatum*.

2.2. PATRONES LATITUDINALES DE LA RIQUEZA DE ESPECIES

Uno de los rasgos característicos de la flora Vasculare de los bosques chilenos es la concentración de la riqueza de especies de leñosas, lianas y epífitas en una estrecha banda latitudinal situada entre los ríos Maule y Valdivia (Fig. 4), entre las latitudes 36° y 40° S (Regiones VIII y IX, del Biobío y Araucanía, respectivamente), área correspondiente a la interfase entre las zonas climáticas mediterránea y templada de Chile (Villagrán 1995, Villagrán & Hinojosa 1997). Esta región concentra entre el 50% y el 70% de la riqueza de especies y decrece rápidamente hacia valores cercanos al 10% - 20%, al norte de 30° S y al sur de 45° S, respectivamente.

En contraste con los árboles, las Criptógamas (Fig. 4), como las Hepáticas (Hässel de Menéndez & Rubies 2004) y los Musgos (He 1978), exhiben su mayor riqueza de especies en una amplia zona geográfica, abarcando todo el ámbito del área templada (39° - 55° S). Dentro de este ámbito, la riqueza

exhibe una característica forma bimodal, con máximos en las Regiones de Los Lagos (X Región, 39°- 44°) y de Magallanes (XII Región, al sur de 49° S), descendiendo en la Región de Aisén, (XI Región, 44° -49° S).

También la flora andina, por encima del límite arbóreo, muestran dos máximos de su riqueza de especies (Fig. 4). El primero se observa en el extremo norte del territorio, a los 18° S, decreciendo abruptamente hacia el sur, con mínimos observados a 25°30' S, en el área de mayor penetración del Desierto de Atacama en los Andes. Un nuevo incremento de la riqueza se observa en Chile central, con máximos en la región mediterránea entre 30° y 38° S (Villagrán *et al.* 1983, 1998, Arroyo *et al.* 1987, Moreno *et al.* 1994).

Se esperaría que los hábitat oceánicos muy húmedos y con temperaturas mésicas de la costa templada del sur de Chile favorezcan el desarrollo de la riqueza de plantas vasculares (Arroyo *et al.* 1996) y de Briófitas (Gradstein *et al.* 1989, Lee *et al.* 1979), como ocurre en las regiones tropicales de latitudes bajas. Adicionalmente, se esperaría que esta favorabilidad ambiental promoviera la especialización en hábitat de manera que los rangos geográficos de las especies resulten ser pequeños y, por ende, la riqueza alta, como sucede en latitudes bajas y tropicales (White 1994). Esta explicación es coherente con los patrones observados para la flora altoandina. Sin embargo, ni los factores climáticos mencionados ni los rangos observados explicarían los patrones mostrados para las especies de los ecosistemas de bosques (Fig. 4). Por una parte, los extensos rangos que exhiben las Hepáticas de la región templada de Chile, con claro predominio de especies que se extienden desde la región Valdiviana hasta el extremo austral del continente (Villagrán, Hässel de Menéndez & Barrera 2004, He 1978), no son consistentes con la gran riqueza de especies observada en la región. Por otra, los estrechos rangos que exhibe la flora vascular de bosques, con concentración de endemismos de muy estrecho rango en la costa entre 36° y 40° S (Villagrán *et al.* 1998, Villagrán & Armesto 2003), explicarían la mayor riqueza observada en la interfase mediterránea-templada. Sin embargo, este patrón no es consistente con la desfavorabilidad ambiental del área, afectada por fuerte sequía y elevadas temperaturas estivales.

2.3. ENDEMISMOS Y DISYUNCIONES CONTINENTALES

Una de las consecuencias del prolongado aislamiento geográfico que han experimentado los bosques del sur de Sudamérica se manifiesta en las elevadas proporciones de especies endémicas, como lo

indica el examen de la distribución global de los componentes actuales de los bosques del cono sur, tanto Vasculares (Villagrán & Hinojosa 1997) como Briófitas (Seki 1978, Hässel de Menéndez & Rubies 2004; Villagrán, Hässel de Menéndez & Barrera 2004). En la Tabla 1 se muestra la distribución geográfica de las especies de la flora vascular de los bosques del sur de Sudamérica. Se observa que el 87% de los taxa son endémicos de los bosques del sur de Chile y Argentina, 8.8% también se registran en otros bosques de Sudamérica y solamente un 4.5%, generalmente helechos, son extra-sudamericanos.

TABLA 2: Distribución geográfica de las especies de la flora vascular de los Bosques del sur de Sudamérica (datos de Villagrán & Hinojosa 1997, N=400).

Elementos Fitogeográficos	Helechos	Espermatofitas	Total	%
Endémicas bosques de Chile central-sur	18	174	192	48
Endémicas bosques subantárticos Chile/Argentina	34	121	155	38.7
Otros bosques de Sudamérica	7	28	35	8.8
Extra-Sudamérica	13	5	18	4.5
Total	72	328	400	100

En la Fig. 5 se muestran los patrones de distribución global que exhiben las especies de Hepáticas representadas en los bosques de Chiloé, correspondientes a alrededor de 43% del total de la flora de Hepáticas chilenas (Villagrán, Hässel de Menéndez & Barrera 2004). Se aprecia que más de dos tercios de las especies (68%) son endémicas de los territorios chileno-argentinos del sur de Sudamérica. Las restantes especies se distribuyen también en otras regiones templadas del Hemisferio Sur, penetrando unas pocas en la franja tropical, ya sea el Neo- o el Paleotrópico. En la Fig. 5 se muestran los patrones de

distribución global que exhiben las especies de Musgos representadas en Aisén, correspondientes a alrededor de un cuarto de la flora de musgos de Chile (Seki 1978). Se aprecia que más de la mitad de las especies (55%) son endémicas de los territorios chileno-argentinos del sur de Sudamérica.

En la Tabla 2 se muestra la distribución de elementos fitogeográficos de la flora vascular de bosques, al nivel genérico. Los efectos del proceso de aislamiento que vienen experimentando los bosques del sur de Sudamérica, como producto de la formación de la Diagonal Árida, se expresa en la alta proporción de géneros endémicos (32%), muchos de ellos aislados taxonómicamente (monotípicos).

TABLA 3: Distribución geográfica de los géneros de Espermatofitas de los Bosques del sur de Sudamérica (N=150, de acuerdo a Villagrán & Hinojosa 1997).

ELEMENTOS	REGIONES	GENERO %	
ENDEMICO	Chile central-sur	20	13.3
	Chile y Argentina	28	18.7
NEOTROPICAL	<i>Disyuntos</i> : entre el NW de Argentina, S Brasil, Perú y Bolivia, Andes del Norte	25	16.7
	Amplios en América	17	11.3
AUSTRAL-ANTARTIC Y AUSTRALASIAN	<i>Templados</i> : N.Zelandia, N.Caledonia, Tasm	19	12.7
	Australia, Guinea-Papua		
PANTROPICAL	<i>Cálidos</i> : Australasia, Indonesia, Malasia, S	11	7.3
	África, Sudamérica, Australasia		
AMPLIO A SUBCOSMOPOLITO	Regiones templadas del globo	14	9.3
TOTAL		150	100

Otro efecto del largo aislamiento geográfico y restricción areal de los bosques del sur de Sudamérica se expresa en la pobreza específica y la riqueza en Familias de la flora leñosa. La flora vascular leñosa de los bosques de Chile representa alrededor del 7.8 % de las especies y el 49% de las familias de la flora vascular total del territorio (Villagrán & Hinojosa 1997). La pobreza en especies leñosas probablemente esté asociada a altas tasas de extinción, en concomitancia con la restricción que ha experimentado el área de bosques durante el Terciario Superior y Cuaternario, como lo sugiere la gran diversidad de familias representadas en los bosques y el abundante registro fósil de leñosas del Terciario (Gayó 2004). En contraste, las Criptógamas asociadas a los bosques de Chile exhiben muy altos niveles de riqueza de especie, correspondientes al 75% de la riqueza total registrada para el Cono Sur, incluyendo Chile, Argentina y Uruguay (Hässel de Menéndez & Rubies 2004). Por su pequeño tamaño, ellas habrían estado menos afectadas por la reducción del área de bosques durante el Neógeno.

Las relaciones terciarias que tuvieron los bosques del sur de Sudamérica con distantes territorios se expresan en la importante proporción de géneros austral-antárticos, australasianos y neotropicales (Tabla 2). Ellas dejan de manifiesto las conexiones terrestres pasadas con los territorios del Gondwana Occidental, como asimismo con el Neotrópico antes del desarrollo de la Diagonal Árida. En la Fig. 6 se ilustran algunos géneros de leñosas disyuntos con Australasia y el Neotrópico. Patrones gondwánicos similares han sido documentados para las Briófitas (Schuster 1968, Stech *et al.* 2002, Villagrán *et al.* 2003b, Villagrán, Hässel de Menéndez & Barrera 2004).

3. EFECTOS DE LAS GLACIACIONES DEL PLEISTOCENO

3.1. CAMBIOS LATITUDINALES Y ALTITUDINALES DE LA VEGETACIÓN

¿Cómo y cuándo se produjeron las discontinuidades de rangos de distribución entre a lo largo de la Cordillera de la Costa y litoral de Chile? ¿Y entre los Andes y la Cordillera de la Costa? ¿Qué factores determinan la concentración de especies y endemismos de la flora Vascular de bosques en una estrecha región geográfica? ¿A qué obedecen los distintos patrones latitudinales de riqueza que se observan entre las plantas Vasculares y las Briófitas? ¿Por qué las Briófitas y la flora altoandina exhiben patrones bicéntricos de riqueza de especies? ¿Cuál es el origen de relictos con flora valdiviana en la zona semiárida de Chile? Como se discutirá a continuación, muchas de estas anomalías observadas en composición

florística, estructura y patrones de distribución actuales de la vegetación chilena están estrechamente vinculadas a las transformaciones que experimentaron el clima y la vegetación durante las repetidas glaciaciones del Pleistoceno.

De acuerdo al famoso naturalista Charles Darwin (1859), las poblaciones actualmente aisladas en cimas de cerros del Hemisferio Norte podrían ser interpretadas como descendientes de las poblaciones glaciales que ocuparon los sitios de menor altitud y latitudes más bajas, durante el avance de los hielos. Considerando la extensión latitudinal del territorio chileno, y la presencia de dos cordones montañosos paralelos que lo recorren en su integridad, es probable esperar desplazamientos de este tipo a lo largo del territorio durante los ciclos glacial - interglaciales. Una productiva hipótesis, formulada teóricamente por Caviedes en 1972, sostiene que durante las edades glaciales del Pleistoceno se produjeron desplazamientos latitudinales hacia el norte del cinturón de los vientos del oeste. Esta hipótesis, concordante con la dinámica vegetal postulada en la hipótesis darwiniana, es consistente con los datos paleoclimáticos y palinológicos acumulados durante los tres últimos decenios, que se discuten a continuación.

3.2. HISTORIA DE LA VEGETACIÓN DURANTE EL ÚLTIMO CICLO GLACIAL

De acuerdo a los antecedentes glaciológicos del último ciclo (Fig. 7, Hollin & Schilling 1981; Denton *et al.* 1999), las Regiones Aisén y Magallanes, Chiloé continental, NE y sur de la Isla Grande e las islas aledañas y los Andes de Chile central-sur fueron devastadas por glaciares durante el período tardío de la última glaciación, denominada Llanquihue (GLL), fechado entre 29,400 y 14,450 ¹⁴C años AP. De estos antecedentes se desprende que alrededor de dos tercios de la actual superficie de bosques del sur de Sudamérica fue devastada por glaciares, los cuales afectaron directamente la distribución de los bosques templado-lluviosos al sur de 43° S (Figs. 3 y 7, Bosques Nordpatagónico y Subantártico), como asimismo la de los bosques andinos de la Región de Los Lagos y la vegetación altoandina de Chile central -sur.

Las depresiones promedio de las temperaturas han sido estimadas en 6-8° C (Heusser *et al.* 1999). En la Fig. 7 se muestran las temperaturas medias de verano durante la GLL, basadas en las fluctuaciones de polen de la secuencia chilota más antigua, Taiquemó (Denton *et al.* 1999; Heusser 1990). Paralelamente, efectos periglaciales como la soliflucción y la actividad glaciofluvial (Veit & Garleff 1995) impactaron los bosques de la Depresión Intermedia y de la Cordillera de la Costa de la Región de Los

Lagos (39°- 43° S), principalmente los del ámbito del bosque Valdiviano (Figs. 3 y 7). En contraste, en el litoral, en las altitudes intermedias de la Cordillera de Nahuelbuta y en los faldeos de las Cordilleras Pelada y Sarao hubo mayor estabilidad de los sustratos y de la vegetación, como lo sugiere la distribución de los suelos rojos arcillosos del Cuaternario antiguo y la ausencia de huellas de actividad periglacial en estas áreas (Veit & Garleff 1995).

Región de Los Lagos

Dentro de la Región de Los Lagos, el límite norte de la cobertura total de glaciares del territorio chileno se sitúa en la isla Grande de Chiloé. Por esta razón, el sector NW de la isla que no fue glaciado ha jugado un papel clave como el primer y principal refugio de la vegetación magallánica desplazada al norte durante las glaciaciones. En la Fig. 8 se muestra el límite occidental de los glaciares en la isla y continente adyacente durante el Último Máximo Glacial (UMG), y todos los sitios palinológicos de la GLL (numerados de 1-32 en la Fig. 8) que han permitido documentar los dramáticos cambios climáticos y vegetacionales que causaron los eventos glaciares. Usando la curva de paleotemperaturas (Fig. 7) como referente, a continuación se describen brevemente los cambios vegetacionales durante los períodos climáticos más contrastantes del último ciclo: 1. interestadiales de la GLL temprana a media; 2. estadales de la GLL tardía; 3. Tardiglacial y 4. Holoceno.

Interestadiales de la GLL temprana a media

Recientes hallazgos de poblaciones de troncos sub - fósiles de alerce (*Fitzroya cupressoides*) y ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum*) en el Seno de Reloncaví y costa oriental de Chiloé (Fig. 9, Nros. 1-8), *in situ* y fechados entre 42,600 y 49,780 C¹⁴ años AP, documentan el clima y la historia glacial del bosque Nordpatagónico dominado por *Nothofagus* y Coníferas durante la GLL media (Roig *et al.* 2001, Villagrán, León & Roig 2004, Heusser 1981, Heusser *et al.* 1995). El polen analizado para cuatro de estos sitios exhibe dominancia arbórea, principalmente Coníferas, como *Fitzroya cupressoides*, *Pilgerodendron uviferum*, *Saxe-gothea conspicua*, *Podocarpus nubigena* y *Lepidothamnus fonckii*, asociadas a *Nothofagus*, probablemente *N. betuloides*, *N. pumilio* y *N. antarctica*, las especies más resistentes al frío del género.

El espectro florístico sugiere que durante los interestadiales de la GLL temprana a media, relativamente más cálidos y húmedos, los bosques con Coníferas habrían tenido una distribución más

amplia y continua en el Valle Longitudinal de Llanquihue y Chiloé. Este tipo de bosque mixto, con Angiospermas asociadas a Coníferas, es actualmente montañoso y disyunto, tanto en las cimas de la Cordillera de la Costa, como en la interfase entre bosques perennes y deciduos de la Cordillera de los Andes.

Estadiales de la GLL tardía

La vegetación imperante durante los estadiales de la GLL tardía, entre 29,400 y 14,550 C¹⁴ años AP, es documentada por tres registros polínicos continuos procedentes de turberas del NE de Chiloé (Fig. 8, Nros. 16-18): Taiquemó (Heusser 1990), Loncomilla (Villagrán 1990b) y Río Negro (Villagrán 1988a). Ellos muestran para este lapso de máxima glaciación el desarrollo de un mosaico vegetal correspondiente a Tundras Magallánicas, dominadas por cojines de *Astelia pumila*, *Donatia fascicularis*, *Lepidothamnus fonckii* y herbáceas pertenecientes a Gramíneas-Compuestas, alternando con bosquetes de *Nothofagus* y Coníferas.

Tardiglacial

Numerosos registros polínicos de la costa oriental de Chiloé, documentan la rápida colonización y expansión del Bosque Nordpatagónico con dosel cerrado de *Nothofagus*, Coníferas y Mirtáceas, siguiendo el colapso de los glaciares piedemontes, después de 14,000 años AP. Durante este mismo lapso se registra el inicio de la colonización de la vegetación en las áreas glaciadas del sur de la Isla Grande (Fig. 8, Nros. 20-24, Abarzúa et al. 2004, Villagrán 1988b). Sincrónicamente, se observa el ascenso altitudinal de las tundras, documentado en el registro Pichihué de las cimas de la Cordillera de Piuchué (Fig. 8, N° 25 Villagrán 1991), y su expansión hacia los Andes, documentado en los registros Chaitén y Cuesta Moraga de Chiloé Continental (Fig. 8, Nros. 31-32, Heusser et al. 1992).

Holoceno

A inicios del Holoceno (10,000 años AP), una serie de registros (Fig. 8) documentan el reemplazo del elemento templado-frío de los bosques chilenos por indicadores más calidófilos del bosque

Nordpatagónico, como el tino, *Weinmannia trichosperma*. El lapso entre 8,300 y 5,800 C¹⁴ años AP es el más significativo del Holoceno por la notable expansión hacia el sur del principal indicador de Bosque Valdiviano, el ulmo *Eucryphia cordifolia*, hasta el SE de la Isla Grande (Fig. 8, Nros. 20-22, Tahui, Meli y Puerto Carmen), sobrepasando así su rango moderno y marcando el rango más austral alcanzado por este tipo forestal durante el último ciclo glacial (Abarzúa *et al.* 2004; Villagrán 1988b). Después de 5,000 años, durante el Holoceno medio y tardío, se instauran gradualmente las condiciones modernas, algo más frías y lluviosas que en el lapso anterior, a juzgar por la mezcla de elementos valdivianos y nordpatagónicos que muestran los registros.

Regiones de Aisén y Magallanes

Al sur de Chiloé, en las Regiones australes de Aisén y Magallanes, las cuales fueron totalmente cubiertas por glaciares durante los estadales de la GLL tardía (Fig. 7), la recolonización de las comunidades modernas, los bosques Nordpatagónico, Subantártico y las Tundras Magallánicas, se produjo durante el Tardiglacial y Holoceno, como lo evidencian los registros polínicos de las Regiones de Aisén (Bennett *et al.* 2000) y Magallanes (Auer 1958, Heusser 1989). En Tierra del Fuego, el sentido de la recolonización postglacial de los taxa dominantes, reconstruido sobre la base de líneas isopolen (Villagrán *et al.* 1995) trazadas de acuerdo a los registros polínicos de Auer (1958), permite inferir la existencia de refugios magallánicos en la costa SE de la Isla Grande de Tierra del Fuego, al este del Canal Beagle, posibilidad que ya había sido sugerida por Donat (1933) sobre la base de datos fitogeográficos.

3.3. MODELO DE LA DINÁMICA GLACIAL-INTERGLACIAL

Integrando los antecedentes palinológicos comentados, Villagrán (2001) propuso un modelo de la dinámica histórica de la vegetación de la Región los Lagos del sur de Chile. De acuerdo a este modelo (Fig. 9), durante las edades glaciales, el elemento más higrófilo y resistente al frío de la vegetación de Chile, como las Tundras Magallánicas, Coníferas y Bosques Nordpatagónico - Subantártico, habría ocupado los sitios bajos de esta región (40° y 42° S), probablemente con poblaciones arbóreas discontinuas. Durante el Tardiglacial, inmediatamente después del retiro de los glaciares, se habrían producido el ascenso en montañas y reavances latitudinales hacia el sur de la vegetación glacial, mientras que en las mismas áreas de baja altitud habría expandido el elemento de bosque Nordpatagónico de dosel

cerrado. El bosque Valdiviano, que ocupa actualmente estos sitios bajos, habría arribado a la Región de Los Lagos a inicios del Holoceno (10,000 años A. P.). De esta reconstrucción histórica se pueden inferir los procesos que explican gran parte de las singularidades de la distribución vegetal moderna y que fueron enunciados en el capítulo introductorio.

Las modernas disyunciones que exhiben las comunidades de Tundras Magallánicas y Coníferas, aisladas en las cumbres de la Cordillera de la Costa y Andes de la región de Los Lagos, serían la expresión de recientes ascensos altitudinales de la vegetación, la cual ocupó los sitios bajos de la región durante los periodos glaciales. El necesario incremento de las lluvias que implica la presencia glacial de flora magallánica en la Región de Los Lagos sería una consecuencia del desplazamiento hacia el norte que experimentó el cinturón de vientos del oeste, como lo han sugerido distintos autores (Caviedes 1972, Villagrán 1988a, Heusser 1990b). Las evidencias discutidas muestran que las comunidades de Tundras Magallánicas y Coníferas, probablemente, tuvieron rangos continuos y más extensos durante los interestadiales relativamente más cálidos de la GLL media y sobrevivieron el Máximo Glacial de la GLL tardía en las áreas aledañas a los glaciares del Valle Longitudinal de Chile central-sur (Fig. 9). Esta dinámica histórica probablemente explique los elevados niveles de diversidad genética que exhiben las poblaciones modernas de Coníferas aisladas en cimas de cerros (Donoso *et al.* 2004), y la mayor divergencia genética de las poblaciones de los sitios bajos, como la población Astilleros (Fig. 9), las cuales pueden considerarse “relictos glaciales” (Alnutt *et al.* 1999, Premoli *et al.* 2000).

Del modelo glacial de la Región de Los Lagos se pueden inferir procesos similares para la vegetación de Chile central durante el último ciclo glacial-interglacial. Por ejemplo, los bosques deciduos de roble (*Nothofagus obliqua*) y la vegetación altoandina, actualmente aislados en las cimas de la Cordillera de la Costa de la región (Fig. 3), serían el resultado del ascenso altitudinal postglacial de estas formaciones, las cuales habrían estado en el Valle Longitudinal durante las edades glaciales. Así lo sugiere el único registro polínico glacial publicado, Laguna de Tagua Tagua (34° 30'S) del Valle Longitudinal de Chile central (Heusser 1990b). Este registro documenta una vegetación dominada por *Nothofagus* y Coníferas, entre 43,000 y 10,000 años AP, en contraste con la vegetación más árida y dominada por herbáceas que caracteriza al Holoceno de Chile central (Villa-Martínez *et al.* 2003, Maldonado & Villagrán 2002).

Por otra parte, los descensos altitudinales y latitudinales experimentados por la flora andina de la zona mediterránea de Chile central, debido a las depresiones de las temperaturas y cobertura de glaciares,

implican aislamiento de la flora a ambos lados de los Andes y mayor continuidad en los escalones bajos de ambas vertientes. En contraste, su ascenso en altura y latitud durante los interglaciales, además de generar las modernas discontinuidades entre la Cordillera de la Costa y Andes, facilitaría el flujo este-oeste a lo largo de la Diagonal Árida, es decir, entre las especies andinas de Chile central y las de la Estepa Patagónica Occidental de Argentina. Este último proceso es posible gracias al dramático descenso en altitud de los Andes al sur de 35° S y se manifiesta en los elevados niveles de similitud florística que exhiben las floras modernas situadas a ambos lados de los Andes, en el sector entre 35° y 39° S (Villagrán *et al.* 1998).

Una situación algo distinta es la de los relictos de neblina de la zona semiárida. En concordancia con el modelo descrito para la Región de Los Lagos, se ha propuesto un origen glacial y procedencia Valdiviana para explicar la flora de estos bosques (Skottsberg 1948). Alternativamente, un origen Terciario de estos relictos ha sido postulado por Schmithüsen (1956). Varios antecedentes favorecen esta última hipótesis, a saber: 1) Presencia de especies endémicas restringidas a los relictos, entre otras, *Peperomia coquimbensis*, entre las Angiospermas; *Nephelolejeunea talinayi*, *Plagiochila frayjorgensis*, *P. talinayi*, *Blepharolejeunea securifolia*, *Drepanolejeunea araucariae*, *Porella chilensis* var. *fernandezensis* y var. *microloba*, y *Odontolejeunea lunulata*, entre las Briófitas (Hässel de Menéndez & Rubies 2004, Villagrán *et al.* 2004); 2) Mayor divergencia genética de las poblaciones arbóreas de *Aextoxicon punctatum* y *Drimys winteri* de los relictos, en comparación con todas las poblaciones chileno-argentinas de estas especies (Jara *et al.* 2002, Núñez 2004). 4) Relaciones florísticas generalizadas de los relictos con las distintas asociaciones del Bosque Valdiviano del sur de Chile, independientemente de la distancia geográfica, y relaciones edáficas más estrechas con las comunidades más australes del mismo tipo forestal (Villagrán *et al.* 2004).

Villagrán y colaboradores (2004) han examinado recientemente la hipótesis glacial y la terciaria y concluido que ellas no son alternativas. La ausencia de especies esclerófilas en los bosques relictos, ya destacada por Schmithüsen (1956), sugiere que la comunidad ya existía en la región semiárida antes de la expansión del bosque esclerófilo en Chile central. Asimismo, las notables disyunciones que exhiben los rangos de distribución de la flora relictiva, con hiatos que abarcan distancias de hasta 1600 Km., sugieren que la comunidad relictiva fue desestructurada en la zona mediterránea de Chile central por la expansión de las especies esclerófilas. Por otra parte, las relaciones Valdivianas generalizadas que exhibe la flora relictiva sugieren su pertenencia a una comunidad antigua y con amplio rango geográfico en el litoral

chileno, probablemente descendiente de los linajes terciarios que ocuparon el subtropico de Sudamérica durante el Neógeno (Villagrán & Hinojosa 1997). Sin embargo, la fragmentación y restricción actual de la comunidad a las cimas de los cerros costeros sería una consecuencia de la desertización de los subtropicos en el Plio-Pleistoceno, especialmente durante los repetidos interglaciales cálido – secos del Cuaternario (Maldonado & Villagrán 2002, Villa-Martínez *et al.* 2003).

3.4. CONSECUENCIAS BIOLÓGICAS: AISLAMIENTO, REFUGIOS Y BIODIVERSIDAD

El máximo de la riqueza de árboles de los bosques chilenos, observado actualmente entre 36° y 40° S, como asimismo la actual concentración endemismos en esta misma área geográfica restringida, pueden ser interpretadas como consecuencia de la posición glacial de los refugios principales de los bosques laurifolios, más diversos y calidófilos (como el Valdiviano), en el litoral y Cordillera de la Costa de la actual interfase mediterráneo-templada de Chile (Villagrán 1995, 2001). Esta hipótesis es consistente con los antecedentes palinológicos discutidos y con los geológicos que muestran que esta área, especialmente la Cordillera de Nahuelbuta (37° - 39° S), fue menos afectada por los procesos periglaciales, manteniendo los suelos preglaciares y la cubierta vegetal (Veit y Garleff 1995).

En lo referente al máximo de la riqueza de especies de Briófitas, observado actualmente en la Región de Los Lagos, podría ser interpretado como una consecuencia de la adición de especies pertenecientes a las dos comunidades que han ocupado sucesivamente esta área durante los ciclos glacial-interglaciales. Por una parte, la riqueza de briófitas con distribución subantártica representada actualmente en la Región de Los Lagos sería una consecuencia de la persistencia de las especies que se desplazaron hacia el norte durante las edades glaciales. Por otra parte, la riqueza de brófitas asociadas al bosque Valdiviano sería el producto de la recolonización de esta comunidad durante los interglaciales relativamente más cálidos.

En contraste, en las Regiones de Aisén y Magallanes que fueron totalmente cubiertas por glaciares, la riqueza de hepáticas observadas sería, en gran medida, producto de la recolonización vegetal postglacial, desde refugios situados en el norte. Este proceso, y la adición de especies procedentes de eventuales refugios del extremo SE del continente, explicarían tanto el máximo de especies observado en Magallanes, como las actuales disyunciones observadas entre Chiloé y Magallanes. La existencia de

refugios en Magallanes explicaría también la diferenciación local ocurrida en esta región, que se manifiesta en la existencia de especies endémicas de Briófitas (Hassel & Rubies 2004, He 1998) y Vasculares herbáceas (Donat 1934) que no sobrepasan el norte de los 47°-48°S.

En conclusión, la biodiversidad de los bosques del sur de Chile no sería un efecto directo del clima actual oceánico, mésico y húmedo, que impera actualmente en la región templada, sino más bien una consecuencia de los profundos cambios de distribución que han experimentado las distintas poblaciones y comunidades durante los repetidos ciclos glacial-interglaciales del Pleistoceno. La biodiversidad actual, así como los distintos patrones de riqueza observados entre Angiospermas y Criptógamas, ponen de relieve el rol que han desempeñado en la dinámica histórica, tanto la posición de las áreas de refugio de suelos y de vegetación durante las repetidas glaciaciones, como asimismo la forma de vida de las especies.

Así, para las Criptógamas ha resultado extremadamente favorable su pequeño tamaño, y la diversidad de hábitats que ellas ocupan en los ecosistemas templado-lluviosos, factores que han permitido su sobrevivencia en pequeños refugios, representados por fragmentos de bosques dentro del área glaciada. La persistencia de un gran número de especies de Criptógamas pre-adaptadas a las temperaturas glaciales extremas, actualmente con amplios rangos australes de distribución, sumadas al componente asociado a bosques calidófilos que expande en los interglaciales explicarían su riqueza actual. Una historia glacial análoga experimentaría la vegetación de tundras y el componente leñoso resistente al frío, como *Nothofagus* y Coníferas, como lo documentan las evidencias palinológicas. Así por ejemplo, la continuidad y expansión areal de las Coníferas durante las glaciaciones explicaría la gran diversidad genética observada en todas las poblaciones montañosas y aisladas modernas. En contraste, gran parte de las Angiospermas leñosas de los bosques chilenos, más calidófilas, habrían ocupado pequeñas áreas durante las edades glaciales y, desde allí, expandido solamente durante los interglaciales.

En lo que respecta a la flora altoandina, las repetidas fases de aislamiento glacial y conexión transandina interglacial de las floras andino – patagónicas durante el Pleistoceno explicaría el máximo de la riqueza de especies observado en la región mediterránea de Chile central, entre 30° y 38° S (Villagrán *et al.* 1983, 1998, Arroyo *et al.* 1987, Moreno *et al.* 1994). La fuerte concentración de endemismos de estrecho rango geográfico que exhiben actualmente las floras del centro de Chile y Argentina (33° -34° S), en la Región Metropolitana de Chile y Provincia de Mendoza en Argentina (Muñoz-Schik *et al.* 2000) tendría relación con el prolongado aislamiento glacial de las floras a ambos lados de los Andes, su

conexión a los largo de los escalones andinos bajos y sus menores posibilidades de dispersión transandina interglacial debido a la gran altitud del cordón andino del sector.

Esta historia biogeográfica Cuaternaria abre importantes avenidas a la investigación biogeográfica – evolutiva y genética de la flora de Chile y debería considerarse en el diseño de estrategias para su manejo y conservación.

4. EVOLUCIÓN TERCIARIA DE LA FLORA DE BOSQUES DE CHILE

4.1. EL MUNDO CÁLIDO DEL PALEÓGENO

El Paleógeno (65 – 35 Ma), a nivel global, corresponde al período más cálido del Cenozoico. Las reconstrucciones paleoclimáticas realizadas en los océanos (Zachos *et al.* 2001), indican elevados valores de temperaturas, con un máximo registrado alrededor de 55 Ma para el así llamado “Máximo Termal del Paleoceno/Eoceno”. Otro período especialmente cálido corresponde al lapso entre 54 a 52 Ma, el así llamado “Óptimo Climático del Eoceno inferior”. Durante estos períodos cálidos las temperaturas medias han sido estimados sobre 6° - 18° C promedio global, con respecto a las modernas (Sloan *et al.* 2001, Zachos *et al.* 2001), y llevado a clasificar el período como el “mundo invernadero”.

El ambiente cálido del Paleógeno es consistente a una a configuración geográfica Gondwánica, con los territorios de Sudamérica, Antártica y Australia unidos, asociadas a sistemas de circulación oceánica y atmosférica muy distinta de las modernas. Las corrientes marinas estaban dirigidas hacia el norte, a lo largo de la costa occidental de Sudamérica y oriental de Australia y Antártica, convergiendo con corrientes cálidas al llegar a las latitudes tropicales. El déficit polar que producía esta circulación era reemplazado por aguas cálidas de dirección norte – sur, a lo lago de las costas orientales de Australia y Antártica y oriental de Sudamérica. En las regiones polares se apozaban las aguas cálidas, resultando temperaturas superficiales del mar de alrededor de 12° C, es decir, las condiciones subtropicales se extendían hasta la Antártica. Para las regiones tropicales se han documentado temperaturas de 28° C (Kvasov & Verbitsky 1981).

Durante el Paleógeno, en concordancia con las particulares condiciones geológicas y climáticas, se registra en el sur de Sudamérica el predominio de floras cálidas. El análisis fisionómico – climático de las improntas foliares contenidas en 15 tafofloras de la región ha permitido reconstruir las temperaturas y precipitaciones continentales que se muestran en la Fig. 10.

De acuerdo a la composición fitogeográfica de las floras fósiles se ha descrito una sucesión temporal y espacial de tres Paleofloras, Tropical Gondwánica, Subtropical Gondwánica y Mixta, las cuales se muestran en la Fig. 11.

Paleoflora Tropical Gondwánica

Durante el Paleoceno y comienzos del Eoceno (65- 53 Ma), el sur de Sudamérica habría sido ocupado por floras caracterizadas por elementos fitogeográficos cálido – húmedo de distribución Gondwánica destacando familias como las Annonaceae, Lauraceae, Palmae, y Myricaceae (Gayó 2004, Villagrán & Hinojosa 1997). De acuerdo a la distribución actual de estos elementos ellos han sido consignados como Australasiano (e.g. *Benettia*, *Myristica*), Neotropical (e.g. *Nectandra*, *Myrcia*) y Pantropical (e.g. *Persea*, *Ocotea*) (Fig. 10 b).

Las estimaciones de temperatura y precipitaciones asociada a esta Paleoflora muestran valores estimados de 152-202 cm. (Fig. 10 a), cifras que concuerdan con las condiciones tropical-subtropicales inferidas de la composición florística de las tafofloras (Romero 1978, 1986, Troncoso et al. 2002, Volkheimer 1971). Estas condiciones cálidas y tropicales habrían imperado en el sur de Sudamérica al menos hasta la latitud 46° S, como se registra en la flora Ligorio Márquez (Troncoso et al. 2002), con estimaciones de temperaturas medias anuales entre 24,7° - 26° C, las cuales contrastan fuertemente con los 8° C de las temperaturas medias registradas en el área en la actualidad (Di Castri & Hajek 1976). Ellas son equivalente a las temperaturas medias observadas en zonas tropicales actuales (López & Aceituno 1998). Este clima del sur de Sudamérica es consistente con las reconstrucciones llevadas a cabo al norte de la Península Antártica, las cuales establecen condiciones cálido – húmedas, y sin estacionalidad para este mismo período (Dingle & Lavelle 2000, Dingle *et al.* 1998).

Paleoflora Subtropical Gondwánica

Desde comienzos del Eoceno (53 Ma) hasta el Eoceno medio (45 Ma) el Cono Sur de América habría estado poblado por una Paleoflora Subtropical Gondwánica (Fig. 11). Los elementos florales característicos de ella siguen siendo cálidos, con distribuciones modernas predominantemente Neotropical y Pantropical, menor proporción del elemento Australasiano y una representación muy baja de un nuevo

elemento de requerimientos templados y distribución actual Austral - Antártica (Fig.10 b). De acuerdo a las reconstrucciones climáticas (Fig. 10 a), esta Paleoflora se habría desarrollado bajo condiciones subtropicales algo menos cálidas que la Paleoflora anterior y un régimen de lluvias biestacional, con probable aporte de humedad procedente tanto de los vientos del este como del oeste. Las estimaciones de las temperaturas medias anuales son consistentes con condiciones subtropicales, de acuerdo a los valores estimados entre 16° C - 19° C. Las estimaciones de las precipitaciones medias anuales muestran valores por sobre los 150 cm. (Fig.10 a).

Una posible explicación para el desarrollo de condiciones climáticas y florísticas subtropicales podría atribuirse a un desplazamiento del cinturón tropical hacia latitudes más boreales, en Chile central, proceso del cual se podría inferir un aumento en el gradiente latitudinal de temperaturas entre el ecuador y el polo, con posterioridad al Máximo Termal del límite Paleoceno/Eoceno. Esta hipótesis es consistente con las estimaciones climáticas asociadas con las floras fósiles chilenas de la cuenca de Arauco, del Eoceno inferior de Chile central (37° S), que aún corresponden a condiciones cálido – húmedas asociadas a una flora de carácter Tropical Gondwánica. Las estimaciones de las precipitaciones medias anuales asociadas a esta Paleoflora (Gayó 2004, Hinojosa 2004a) oscilan entre 186 -202 cm., en contraste con los 100 cm. observados en la actualidad en esta área (López & Aceituno 1998). Las temperaturas muestran valores entre 19° y 21° C. En la Figura 12 se muestran algunos ejemplos de taxa representados en la Paleoflora Tropical de la Cuenca de Arauco.

4.2. RUPTURA DEL GONDWANA OCCIDENTAL

Las condiciones vegetacionales en la región Austral del continente cambiaron drásticamente debido a los por los cambios tectónicos y climáticos ocurridos hacia finales del Eoceno. En el límite Eoceno/Oligoceno, hace 38 Ma, Australia se separa de Antártica y este evento tuvo una serie de consecuencias climáticas y oceánicas a nivel global. De acuerdo a Kvasov y Verbitski (1981) esta ruptura originó una corriente de aguas frías o Corriente Circular del Sur lo que provocaría la glaciación del este de la Antártica. La temperatura superficial del océano experimentó una caída hasta valores de 4°-5° C, en contraste con los valores 11° - 12° de antes del evento de ruptura. Durante el Oligoceno, el aporte de aguas frías de la Corriente Circular del Sur determinó una caída de la temperatura de las aguas tropicales de 28 a 20° C (Kvasov & Verbitsky 1981).

Paleofloras Mixtas

La Paleoflora Mixta (Fig. 11) reemplazó a las floras cálidas en las latitudes medias y altas del Cono Sur, desde finales del Eoceno (40 Ma) hasta comienzos del Mioceno (23 Ma), bajo condiciones climáticas más frías y menos húmedas que las imperantes anteriormente (Fig. 10 a). El rasgo más relevante de la composición fitogeográfica (Fig. 10 b) de esta Paleoflora reside en el aumento del elemento de distribución actual Austral-Antártica, aunque persisten proporciones equivalentes de los elementos cálidos Neotropical y Pantropical, y algo menores del elemento Amplio, adquiriendo así la flora un carácter fitogeográficamente mixto. Entre los elementos templado - fríos componentes de la Paleoflora Mixta destaca la abundancia de especies del género *Nothofagus*, actualmente de distribución Austral – Antártica (Fig. 12).

Las estimaciones del paleoclima continental (Fig. 10 a) durante el desarrollo de las floras mixtas muestran temperaturas medias anuales entre 14° y 15° C, los más bajos del Paleógeno. Las estimaciones de precipitaciones medias anuales muestran descensos de hasta un 40% con respecto al período anterior, con valores que oscilan entre 57.3 y 87.8 cm.

4.3. LEVANTAMIENTO ANDINO Y MODERNIZACIÓN DE LA FLORA

Durante el Neógeno, desde el Mioceno inferior a superior (23 – 10 Ma), las condiciones climáticas, relativamente más cálidas y lluviosas que en el período anterior, se correlacionan con el registro de un evento de calentamiento a nivel global, conocido como el Optimo Climático del Mioceno Medio, con aumento de las temperaturas medias de las superficies oceánicas de alrededor de 2° C (Zachos et al. 2001). Geológicamente el Neógeno se caracteriza por una importante actividad tectónica asociada a un aumento en la tasa de subducción entre las placas Sudamericana y de Nazca (Reynolds et al. 1990). El cambio orográfico que estos procesos implican, tuvieron un importante efecto climático en la generación del contraste de la vegetación entre los territorios del este y oeste que hoy caracterizan al continente (Hinojosa 2004 b, Reynolds *et al.* 1990, Villagrán & Hinojosa 1997).

Paleoflora Subtropical Neógena

Durante el Neógeno, desde el Mioceno inferior a superior (23 – 10 Ma) se registra en Chile central una Paleoflora Subtropical de carácter más moderno, en comparación con la flora actual del sur de Sudamérica (Fig. 11). En la composición fitogeográfica (Fig. 10 b) de esta Paleoflora destaca la dominancia de elementos cálidos (Neotropical, Pantropical y Australasiano), disminución del elemento Austral – Antártico y significativo aumento de elementos actualmente endémicos de los bosques del sur de Sudamérica. Así esta Paleoflora exhibe un carácter más cercano en su composición florística a la de los bosques actuales del sur de Sudamérica, en la cual también el componente endémico es muy importante (Villagrán & Hinojosa 1997). Solamente dos tafofloras con este carácter han sido documentados en la literatura, Boca Pupuya (Troncoso 1991) y Cerro Los Litres (Hinojosa 1996, Hinojosa & Villagrán 1997, Selles & Hinojosa 1997). En la flora fósil Cerro Los Litres de la precordillera de Santiago (33°18'S), del Mioceno temprano (21 Ma) destaca el primer registro de los taxa que actualmente habitan los bosques esclerófilos de Chile central. Entre ellos, *Beilschmiedia*, *Peumus*, *Myrceugenia* y *Cryptocarya*, junto a otros elementos que actualmente pertenecen a los bosques subtropicales del este de los Andes, como *Athyana* y *Choclospermum* (Hinojosa 1996, Hinojosa & Villagrán 1997, Selles & Hinojosa 1997, Villagrán & Hinojosa 1997). La flora de Boca Pupuya, en la costa de Chile central (33°57'S) también muestra un espectro con predominancia de elementos cálidos dominados por Lauraceae y Myrtaceae, escasez del elemento Austral – Antártico (una especie de *Nothofagus*) y presencia del elemento Endémico, actualmente de bosque Valdiviano, como *Caldcluvia*, *Ovidia*, *Boquila* y *Amomyrtus* (Troncoso 1991, Villagrán & Hinojosa 1997).

El registro de temperaturas medias anuales asociado a ambas tafofloras (Fig. 10 b) muestran un aumento de entre 6-9° C, en concordancia con el calentamiento global documentado para el Mioceno y equivalente a la documentada para el máximo termal del Paleoceno / Eoceno. En contraste, las precipitaciones anuales solamente alcanzan valores máximos de 112 - 128 cm., valores correspondientes a la mitad de lo registrado para el Paleógeno (Fig.11b). Esta diferencia en los montos de precipitación, a pesar a las temperaturas equivalentes al Paleógeno, sugiere para el Mioceno alguna influencia de sombra de lluvias de los Andes a las masas de aire procedentes del este. De acuerdo a estimaciones de paleoaltitudes realizadas por Gregory-Wodzicki (2000), durante el Mioceno superior (10 Ma.) los Andes centrales alcanzaron alturas correspondientes al menos a la mitad de las modernas.

5. DESARROLLO DE LA DIAGONAL ARIDA

Con posterioridad al óptimo climático del Mioceno medio, se registra a nivel global un rápido y sostenido descenso de las temperaturas y las precipitaciones (Fig. 10 a). El gatillante de estos cambios estaría asociado a una serie de eventos acaecidos en este tiempo, entre los que destaca la formación del casquete permanente de hielo en la Antártica y la consecuente agudización del gradiente de temperaturas ecuador – polo (Zachos et al. 2001). El gradiente térmico ecuador-polo agudizado tuvo efectos importantes en la circulación atmosférica y oceánica, como el fortalecimiento de la Corriente del Perú a lo largo de la costa Pacífica de Sudamérica y el robustecimiento del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur (Gregory-Wodzicki 2000, Hinojosa & Villagrán 1997). Por otra parte, el sostenido incremento de la tasa de levantamiento de los Andes a partir del Mioceno medio a superior (Gregory-Wodzicki 2000, Reynolds et al. 1990) generó un creciente efecto de sombra de lluvia a las masas atmosféricas procedentes tanto del este como del oeste. La interacción de estos factores en el paulatino desarrollo de la Diagonal Árida que caracteriza actualmente al continente tuvo varios efectos significativos en la evolución y distribución de la flora y vegetación del Cono Sur de América.

5.1. RADIACIÓN DE LAS FLORAS ÁRIDAS Y SEMI-ÁRIDAS

Hacia fines del Mioceno la Paleoflora Subtropical Neógena comienza a exhibir dominancia de los elementos más xéricos, antecesores de las actuales comunidades desérticas y semidesérticas de los subtrópicos de Sudamérica. De acuerdo a evidencias isotópicas procedentes de paleosuelos y fósiles de Mamíferos del NW argentino (Latorre *et al.* 1996), la estacionalidad habría incrementado en este sector a partir del Mioceno superior y Plioceno, entre 7 y 4 millones de años, evento asociado al origen de las plantas C-4 en el registro.

En el Plio-Pleistoceno se habrían instaurado las condiciones desérticas modernas que caracterizan la región chilena situada al norte de 30°. Como se dijo antes, ellas obedecen a dos causas principales: 1) la baja capacidad de aporte de humedad desde el Océano Pacífico, debido a la presencia permanente de la corriente fría del Perú y del Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur; 2) el efecto de sombra de lluvia que ejerce la Cordillera de los Andes con el consecuente bloqueo de las masas de aire húmedo que vienen de la Cuenca del Amazonas. El desarrollo del hiperárido Desierto de Atacama en la costa Pacífica habría

dificultado la expansión norte-sur de la flora a lo largo del cordón andino. Ello se manifiesta en los bajos niveles de similitud florística observados entre la flora andina Puneña, del extremo NE del territorio y asociada a humedad procedente del este, con la flora andina mediterránea de Chile Central asociada a las lluvias procedentes del oeste (Villagrán *et al.* 1983, 1998). El aislamiento entre ambas regiones, y su relativa favorabilidad ambiental, explicaría la distribución bimodal de la riqueza de la flora andina observada a lo largo de Chile.

Sin embargo, durante el Cuaternario, la hiperaridez del Norte de Chile habría sido interrumpida varias veces por fases pluviales. Durante el tardiglacial y transición Pleistoceno-Holoceno del último ciclo glacial se han registrado, en el área del Salar de Atacama (22-23° S) en los Andes de la II Región de Antofagasta, períodos con mayor humedad atribuida a una fuente procedente del este (Grosjean *et al.* 1991, Latorre 2002). En cambio, en el área actual de máxima aridez del Cono Sur de Sudamérica, en Quebrada del Chaco (25° 30' S), en los Andes de la III Región de Atacama, se han registrado períodos con mayor humedad atribuida a una fuente oeste, fechadas para el lapso medio de la última glaciación, entre 30,000 y 50,000 años AP (Maldonado 2003). Ambos eventos pluviales han significado un angostamiento de la Diagonal Árida del continente y mayores posibilidades de intercambio florístico entre el norte y el sur del territorio chileno.

5.2. FRAGMENTACIÓN, AISLAMIENTO Y DIFERENCIACIÓN DE LOS BOSQUES MODERNOS

En 1956 Schmithüsen sostuvo que los bosques subtropicales actuales de Chile (relictos de neblina, Bosque Esclerófilo y Bosque Valdiviano) tuvieron un origen común a partir de las floras neotropicales terciarias. Las evidencias anteriormente discutidas permiten inferir ese origen partir de las Floras Subtropicales Neógenas imperantes durante el calentamiento climático del Mioceno. Como ya se expuso, en ese período hubo continuidad de bosques a lo ancho del subtrópico del continente y las paleofloras ya mostraban elementos constituyentes de los modernos bosques Esclerófilo y Valdiviano. Pese al incipiente efecto de sombra de lluvias, ese período se habría caracterizado por un clima cálido y un régimen pluviométrico biestacional, con lluvias invernales procedentes del oeste y lluvias estivales del este, factores que explicarían la ausencia de elementos austral-antárticos en estas floras. La formación de la Diagonal Árida y las glaciaciones del Pleistoceno tuvieron varios efectos significativos en la historia posterior de estos bosques subtropicales del Mioceno.

Vicarianza

La expansión de formaciones xéricas a lo largo de la Diagonal Árida habría determinado el desmembramiento de los bosques terciarios subtropicales del Cono Sur y su restricción a los Andes orientales de Argentina - Bolivia y las costas Pacífica y Atlántica del continente. Estas áreas quedaron separadas entre sí por varios cientos de kilómetros de Cordilleras y vegetación árida, imposibilitado así cualquier intercambio florístico posterior de los bosques del sur de Sudamérica con el Neotrópico.

Fragmentación

La hiperaridez asociada al desarrollo del Desierto de Atacama habría determinado la fragmentación, y posterior eliminación, de los bosques subtropicales de la actual costa Pacífica árida de Chile, al norte de 30° S. Así lo sugiere la cadena de fragmentos de bosques relictos de la costa semiárida de Chile, como la presencia de flora emparentada con la relictual, alrededor de 650 Km. al norte, en quebradas desérticas costeras del Desierto de Atacama (24° y 25° S, Dillon & Muñoz-Schick 1993, Villagrán et al. 2004). Ninguna de las especies de estas quebradas está representada actualmente en la flora esclerófila o valdiviana, razón por la cual estas vanguardias no parecen corresponder a avances recientes de flora austral durante el Pleistoceno tardío. Por el contrario, ellas sugieren que la distribución de la flora relictual ocupó en el pasado parte del área del actual Desierto de Atacama, probablemente durante el desarrollo de la Diagonal árida.

Expansion del Bosque esclerófilo

La expansión de la comunidad de bosques esclerófilos en Chile Central sería una consecuencia directa de la formación de la Diagonal Árida. La diferenciación de la comunidad esclerófila, adaptada a sequía de verano, sería concomitante a la instauración del clima estacional mediterráneo moderno, un efecto de sombra de lluvias de los Andes al flujo de los vientos de fuente Amazónica.

BIBLIOGRAFÍA

- Armesto, J.J., Villagrán, C. & Kalin Arroyo, M. (Eds.). 1996. Ecología de los bosques nativos de Chile Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 470 pp.
- Abarzúa A.M., Villagrán C., Moreno P.I. 2004. Deglacial and postglacial climate history in east-central Isla Grande de Chiloé, southern Chile (43°S). *Quaternary Research* 62:49-59.
- Abraham E.M., Garleff K., Liebricht H., Regairaz A.C., Schäbitz F., Squeo F.A., Stingl H. & Villagrán C. 2000. Geomorphology and Paleoecology of the Arid Diagonal in southern South America. *Zeitschrift für Angewandte Geologie* SH1: 55-61.
- Allnutt, T.R.; Newton, A.C.; Lara, A.; Premoli, A.; Armesto, J.J.; Vergara, R.; Gardner, M. 1999. Genetic variation in *Fitzroya cupressoides* (alerce), a threatened South American conifer. *Molecular Ecology*, Vol. 8, p.975-987.
- Arnell S. 1956. Hepaticae collected by Dr. and Mrs. Carl Skottsberg on Cerro Talinay, Prov. Coquimbo, Chile, 1955. *Svensk Botanisk Tidskrift*. Bd 50, H 2: 308-312.
- Arroyo M.K., Squeo M.T., Armesto J.J. & C. Villagrán 1988. Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: Results of a natural experiment. *Ann. Missouri Bot. Garden* 75 (1): 55-78.
- Arroyo M.K., Cavieres L., Peñaloza A., Riveros M. & Faggi A.M. 1996. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En: "Ecología de los bosques nativos de Chile", Armesto J.J., Villagrán C., Kalin Arroyo M. (Eds.), 71-92, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 470 pp.
- Auer V. 1958. The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part II. The history of the flora and vegetation. *Annales Academiae Scientiarum A III*, 50: 1-239.
- Bennett K.D., Haberle S.G. & Lumley S.H. 2000. The Last Glacial-Holocene Transition in Southern Chile. *Science* 290: 325-328
- Cabrera A. & Willink A. 1980. Biogeografía de América Latina. Monografías de OEA N°13, 2ª Edición.
- Caviedes C. 1972. Paleoclimatology of the Chilean litoral. *The Iowa Geographer Bulletin* 9: 8- 4.
- Darwin CH. 1859. *The Origin of Species*. Penguin Books, Oxford. 477 pp.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Editorial de la Universidad Católica, San
- Dillon M.O. & M. Muñoz-Schick. 1993. A revision of the dioecious genus *Griselinia* (Griselinaceae), including a new species from the coastal Atacama Desert of northern Chile. *Brittonia* 45 (4): 261-274.

Comment:

Comment:

Denton G.H., Heusser C.J., Lowell T.V., Moreno P.I., Andersen B.G., Heusser L.E., Schlüchter C., Marchant D.R. 1999. Interhemispheric Linkage of Paleoclimate During the Last Glaciation. *Geografiska Annaler* 81 A, 2: 107-153.

DINGLE RV, SA MARENSSI & M LAVELLE (1998) High latitude Eocene climate deterioration: evidence from the northern Antarctic Peninsula. *Journal of South American Earth Sciences* 11:571-579.

DINGLE RV & M LAVELLE (2000) Antarctic Peninsula Late Cretaceous-Early Cenozoic palaeoenvironments and Gondwana palaeogeographies. *Journal of African Earth Sciences* 31:91-105.

Donat A. 1933. Sind *Drosera uniflora* und *Pinguicula antarctica* bizentrische Typen? Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Band LI (2): 67-95.

Donat A. 1934. Zur Begrenzung des Magellanischen Florengebietes. Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Band LII (2): 132-142.

Donoso C., Premoli A., Gallo L. & Ipinza R. (Eds.) 2004. Variación Intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 420 pp.

Fuenzalida H. & Pisano E. 1965. Biogeografía. Capítulo VII, pp.245-266: En: Geografía Económica de Chile. (CORFO, Ed.). Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 885 pp.

GAYÓ E. 2004. Estudio taxonómico y fisionómico-climático de la tafoflora Caleta Cocholgüe (36° 35' S y 72° 58' W), Eoceno inferior, Chile Central. Ms. Tesis Facultad de Ciencias. Universidad de Chile, Santiago, Chile, p 170.

Garleff K., Schäbitz F., Stingl H. & H. Veit. 1991. Jungquartäre Landschaftsentwicklung und Klimageschichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 359-394.

Garleff K. & Stingl H. (Eds.) 1998 Landschaftsentwicklung, Paläoökologie und Klimageschichte der Ariden Diagonaler Südamerikas im Jungquartär. *Bamberger Geographische Schriften*, Heft 15, Bamberg, Germany, 401 pp.

Gradstein S.R., Van Reenen G.B.A. & Griffin D. 1989. Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica* 38 (4): 439-448.

GREGORY-WODZICKI KM. 2000. Uplift history of the central and northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin* 112:1091-1105.

Grosjean M., Messerli B. & Schreier H. 1991. Seehochstände, Bodenbildung und Vergletscherung in Altiplano Nordchiles: Ein interdisziplinärer Beitrag zur Klimageschichte der Atacama. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 105-117.

Hassel de Menéndez G.G. 2003. Hepáticas y Anthocerotas del Sur de Sudamérica. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 38: 5-6.

Hassel de Menéndez G.G. & Rubies M.F. 2004. Catalogue of Marchantiophyta and Anthocerotophyta of Chile, Argentina and Uruguay. En edición.

He S. 1998. A Checklist of the mooses of Chile. J. Hattori Bot. Lab. 85: 103-189.

Heusser, C.J. 1981. Palynology of the Last Interglacial-Glacial Cycle in Midlatitudes of Southern Chile. *Quaternary Research*, Vol. 16, p. 293-321.

Heusser C.J. 1989. Late Quaternary Vegetation and Climate of Southern Tierra del Fuego. *Quaternary Research* 31: 396-406.

Heusser C.J. 1990a. Chilotan Piedmont Glacier in the southern Andes during the last glacial maximum. *Revista Geológica de Chile* 17 (1):3-18.

Heusser C.J. 1990b. Ice age vegetation and climate of subtropical Chile. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 80: 107-127.

Heusser C.J., Heusser L.E., Hauser A. 1992. Paleocology of late Quaternary deposits in Chiloé Continental, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 235-245.

Heusser C.J., Denton G.H., Hauser A., Andersen B. & Lowell T.V. 1995. Quaternary pollen records from the chilotan Archipelago in the context of glaciation and climate. *Revista Geológica de Chile* 22: 25-46.

Heusser, C.J., Heusser, L.E., Lowell, T.V. 1999. Paleocology of the Southern Chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during middle-late Llanquihue Glaciation and deglaciation. *Geografiska Annaler* 81^a: 231-284.

HINOJOSA LF (1996) Estudio Paleobotánico de dos tafofloras terciarias en la precordillera de Santiago de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica. Ms. Tesis Facultad de Ciencias. Universidad de Chile, p 156.

HINOJOSA LF (2003) Fisionomía Foliar y Clima de las Paleofloras Mixtas del Terciario de Sudamérica. Dr. Tesis Facultad de Ciencias. Universidad de Chile, Santiago, p 174.

HINOJOSA LF (2004a) Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de las Paleofloras Cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile* (en prensa).

Hinojosa F. & C. Villagrán. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica: Antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:225-239.

HINOJOSA LF & Villagrán C. (2004b) Did South American Mixed Paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (en prensa)

Hollin J.T. & D.H. Schilling 1981. Late Wisconsin-Wichselian mountain glaciers and small ice caps. In: "The Last Great Ice Sheets", Denton J.H. & T.J. Hughes (Eds), 179-206. Wiley, New York.

Hueck K. 1978. Los bosques de Sudamérica. Hoehl-Druck, Bad Hersfeld, 476 pp.

Jara P., F. A. Squeo & M. Hershkovitz. 2002. Divergencia genética en *Drimys* (canelo) en Chile, mediante análisis con RAPD. *Biological Research* 35: R-54.

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

Latorre C. 2002. Clima y vegetación del Desierto de Atacama durante el Cuaternario tardío, II Región, Chile. Dr. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 173 pp

LATORRE C, J QUADE & WC MACINTOSH (1997) The expansion of C4 grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters* 146:83-96.

Lee T.D., La Roi G.H. 1979. Bryophyte and understory vascular plant beta diversity in relation to moisture and elevations gradients. *Vegetatio* 40: 29-38.

LÓPEZ B & P ACEITUNO (1998) Programa Geoclima v.1.1. In, 1.1 edn. Departamento Geofísica, Universidad de Chile. Programa Explora, Santiago, Chile

Maldonado A. & Villagrán C. 2002. Paleoenvironmental changes in the semiarid coast of Chile (32°S) during the last 5500 14C years inferred from a swamp forest pollen record. *Quaternary Research* 58: 130-138.

Martcorena C. 1990. Contribución a la estadística de la flora vascular de Chile. *Gayana* 47 (3-4): 85-113.

Mattsson J.A., Solakius N. & Denton G. H. 1999 (Eds.). *Glacial and Vegetational History of the Southern Lake District of Chile*. *Geografiska Annaler* 81 A (2), 358 pp.

Moreno P.I., Villagrán C., Marquet P.A. & L. G. Marshall. 1994. Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 487-502.

Muñoz-Schik M., Moreira-Muñoz A., Villagrán C. 2000. Caracterización florística y pisos de vegetación en los Andes de Santiago, Chile Central. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile 49: 9-50.

Núñez M.C. 2004. Diversidad genética de *Aextoxicon punctatum* (Aextoxicaceae) en Chile: Implicancias biogeográficas. Ms. Tesis, Facultad de Ciencia, Universidad de Chile, 70 pp.

Oberdorfer E. 1960. Pflanzensoziologische Studien in Chile. Verlag von J. Cramer, Weinheim, Germany. 208 pp

Premoli, A.C., Kitzberger, T., Veblen, T.T. 2000. Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides*. *Journal of Biogeography*, Vol. 27, p. 251-260.

Redon J. & Lange O.L. 1983. Epiphytische Flechten im Bereich einer chilenischen „Nebeloase“ (Fray Jorge). *Flora* 174: 213-243.

Reiche C. 1894-1911. Estudios críticos sobre la Flora de Chile. Tomos 1-6. Anales de la Universidad de Chile, Santiago, Chile.

REYNOLDS JH, TE JORDAN, NM JOHNSON, JF DAMANTI & KD TABUTT (1990) Neogene deformation of the flat-subduction segment of the Argentine-Chilean Andes: Magnetostratigraphic constraints from Las Juntas, La Rioja province, Argentina. *Geological Society of America Bulletin* 102:1607-1622.

Roig, F.A., Le-Quesne C., Boninsegna J.A., Briffa K.R., Lara A., Grudd H. Jones P.D., Villagrán C. 2001. Climate variability 50,000 years ago in mid-latitude Chile as reconstructed from tree rings. *Nature* 410:567-570.

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

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

Ruthsatz B. & C. Villagrán. 1991. Vegetation pattern and soil nutrients of a Magellanic moorland on the Cordillera de Piuchué, Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 461-478.

San Martín J. 2003. Caracterización florístico-estructural de remanentes de bosques de *Nothofagus alpina*, Fagaceae, del área costera de Chile central. *Bosque* 24: 71-85.

Schmithüsen J. 1956. Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-86.

Schuster R.M. 1968. Studies on Antipodal Hepaticae, X Subantarctic Scapaniaceae, Balantiopsidaceae and Schistochilaceae. *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo* 11 (1): 13-31.

Seki T. 1974. A Moss Flora of Provincia de Aisén, Chile. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B*, 15: 9-101.

SELLES D & LF HINOJOSA (1997) Niveles sedimentarios y paleofloras del Oligoceno superior-Mioceno inferior en la Formación Abanico, noreste de Santiago. In: VIII Congreso Geológico Chileno, vol. 1, pp 580-584.

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

Smith-Ramírez C., Armesto J.J. & C. Valdovinos (Eds.). 2003. *Historia, Biodiversidad y Ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

SLOAN L, M HUBER, TJ CROWLEY, J SEWALL & S BAUM (2001) Effect of sea surface temperature configuration on model simulations of "equable" climate in the Early Eocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 167:321-335.

Squeo F.A., J.R. Gutiérrez & I.R. Hernández (Eds.). 2004. *Historia Natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge*. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

Stech M., Pfeiffer T. & Frey W. 2002. Molecular generic classification of the Hypopterygiaceae (Bryopsida), with the description of a new genus, *Arbusculohypopterygium* gen. nov. *Studies in austral temperate rain forest bryophytes* 10. *New Zealand Journal of Botany* 40: 207-221.

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, M SUAREZ, R DE LA CRUZ & S PALMA-HELDT (2002) Paleoflora de la Formación Ligorio Márquez (XI Región, Chile) en su localidad tipo: sistemática, edad e implicancias paleoclimáticas. *Revista Geológica de Chile* 29:113-135.

Veit H. & Garleff K. 1995. Evolución del paisaje Cuaternario y los suelos en Chile central-sur. En: "Ecología de los bosques nativos de Chile", Armesto J.J., Villagrán C., Kalin Arroyo M. (Eds.), 51-69, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 470 pp.

Villa-Martínez R., Villagrán, C. & Jenny B. 2003. The last 7500 cal yr B.P. of westerly rainfall in Central Chile inferred from a high-resolution pollen record from Laguna Aculeo (34°S). *Quaternary Research* 60: 284-293.

Villagrán C. 1988a. Expansion of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene: Palynological Evidence from Northern Isla Grande de Chiloé, Chile. *Quaternary Research* 30:304-314.

- Villagrán C. 1988b. Late Quaternary Vegetation of Southern Isla Grande de Chiloé, Chile. *Quaternary Research* 29: 294-306.
- Villagrán C. 1990a. Glacial climates and their effects on the history of the vegetation of Chile: A synthesis based on palynological evidence from Isla de Chiloe. *Review of Paleobotany and Palynology* 65: 17-24.
- Villagrán C. 1990b. Glacial, late glacial and post-glacial climate and vegetation of the Isla Grande de Chiloé, southern Chile. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8:1-15.
- Villagrán C. 1991. Desarrollo de tundras Magallánicas durante la transición glacial-postglacial en la Cordillera de la Costa de Chile, Chiloé: ¿Evidencias de un evento equivalente al “Jounger Dryas”. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 1-12.
- Villagrán C. 1995. Quaternary History of the Mediterranean Vegetation of Chile. En: “Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia” MT Kalin Arroyo, PH Zedler & MD Fox, (Eds.). Springer Verlag, New York.
- Villagrán C. 2001. Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur: la hipótesis glacial de Darwin. *Revista Chilena de Historia Natural* 74:793-803.
- Villagrán C., Kalin Arroyo M.T., & C. Marticorena. 1983. Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 56 (2): 137-157
- Villagrán C., Moreno P., Villa R. 1995. Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos. En: *Ecología de los bosques nativos de Chile* (Armesto, J.J.; Villagrán, C.; Kalin Arroyo, M.; editores), p. 51-69, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 470 pp.
- Villagrán C. & L.F. Hinojosa. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.
- Villagrán C., Le-Quesne C., Aravena J.C., Jiménez H. & Hinojosa F. 1998. El rol de los cambios de clima del Cuaternario en la distribución actual de la vegetación de Chile central-sur. *Bamberger Geographische Schriften* 15: 227-242.
- Villagrán C. & Armesto J.J. 2003a. Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile. En: “Historia, Biodiversidad y Ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile”, C.Smith-Ramírez, J.J. Armesto & C. Valdovinos (Eds.). Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Villagrán C., Barrera E., Cuvertino J. & García N. 2003b. Musgos de la Isla Grande de Chiloé, X Región, Chile: Lista de especies y rasgos fitogeográficos. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 52: 17-44.

Villagrán C., A. León & F.A. Roig. 2004. Paleodistribución del alerce y ciprés de las Guaitecas durante períodos interestadiales de la Glaciación Llanquihue: provincias de Llanquihue y Chiloé, Región de Los Lagos, Chile. *Revista Geológica de Chile* 31: 133-151

Villagrán C., Armesto J.J., Hinojosa L.F., Cuvertino J., Pérez C. & C. Medina. 2004. El Enigmático Origen del Bosque Relicto de Fray Jorge. En: "Historia Natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge", F.A. Squeo, J.R. Gutiérrez & I.R. Hernández (Eds.), 1-42. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

Villagrán C., Hässel de Menéndez G. & Barrera E. 2004. Hepáticas y Antocerotes del Archipiélago de Chiloé. Una introducción a la flora briofítica de los ecosistemas templado-lluviosos del sur de Chile. En edición.

White H.J.L. 1994. Higher taxonomic ranks for numerical zonation and diversity of vegetation in the Parque los nevados Transect (Central Cordillera, Colombia). In. "Present and past vegetation and climate in the Northern Andes (Cordillera Central, Colombia): A quantitative approach". Thesis Hugo de Vries – Laboratorium, Amsterdam, 269 pp.

VOLKHEIMER W (1971) Aspectos paleoclimatológicos del Terciario Argentino. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 8:241-264.

ZACHOS J, M PAGANI, L SLOAN, E THOMAS & K BILLUPS (2001) Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* 292:686-693.

Zeil W (1979) *The Andes, A Geological Review*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 260 pp

Leyendas de las Figuras

Fig. 1: Distribución de las Formaciones Vegetales de Sudamérica, modificado de Hueck (1978). Se destacan las Formaciones vegetales xéricas, a lo largo de la Diagonal Árida, las cuales separan los bosques del sur de Sudamérica de los restantes bosques subtropicales del continente (en negro). Se señalan factores físicos relevantes como la Corriente del Perú, el Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur y la dirección del flujo de las masas atmosféricas procedentes del este y oeste.

Fig. 2: Distribución latitudinal de los bosques subtropicales y templado-lluviosos de Chile a lo largo de la vertiente occidental de los Andes (modificado de Schmithüsen 1956) y de la Cordillera de la Costa (modificado de Villagrán 1990a, 1995) de Chile central-sur. Con negro se destacan las comunidades disyuntas de cimas de cerros de la Cordillera de la Costa.

Fig. 3: En el recuadro superior derecho se muestra la distribución latitudinal de la riqueza de flora altoandina a lo largo de las regiones árida y mediterránea de Chile. Se observa dos máximos: a) en el extremo norte del territorio, en los Andes de la Región de Tarapacá, a los 18° S, b) en el límite sur del subtrópico, a los 38° S. Los valores mínimos corresponden a la zona de máxima aridez en Chile, Quebrada del Chaco, en la Región de Atacama a 25° 30' S (modificado de Moreno *et al.* 1994). En el recuadro superior izquierdo se muestra la concentración de especies de la flora Vasculare de bosques (árboles, epifitas y enredaderas) en la interfase mediterráneo-templada, en el ámbito de las regiones administrativas VIII del Biobío y IX de la Araucanía (de acuerdo a Villagrán 1995). En el recuadro inferior se muestra la distribución latitudinal de la riqueza de especies de dos formas de vida contrastantes, árboles *versus* briófitas, a lo largo de las regiones administrativas de Chile, de acuerdo a Villagrán, Hässel de Menéndez & Barrera (2004). Los máximos de especies arbóreas se observan en la VIII Región del Biobío, en la interfase mediterráneo-templada, mientras que los musgos y hepáticas muestran dos máximos dentro del ámbito templado: en la X Región de Los Lagos y en la XII Región de Magallanes.

Fig. 4: Elementos fitogeográficos componentes de la flora de hepáticas del Archipiélago de Chiloé (X Región) y de la flora de musgos de Aisén (XII Región), de acuerdo a la distribución global de las especies (datos de musgos extraídos de Seki, 1974; hepáticas de Villagrán, Hässel de Menéndez & Barrera, 2004). Se observa el claro predominio del elemento endémico en ambos grupos de plantas.

Fig. 5: Ejemplos de géneros leñosos disyuntos pertenecientes al Elemento Australasiano y al Elemento Neotropical de la flora de bosques del sur de Sudamérica, de acuerdo a Villagrán & Hinojosa (1997).

Fig. 6: En el recuadro superior se muestra una reconstrucción de las temperaturas medias de verano durante la Glaciación Llanquihue (GLL) mostrando los lapsos con temperaturas relativamente cálidas (interestadiales) de la GLL temprana a media, entre 30.000 a 60.000 años AP. (línea llena) La línea de puntos de la curva corresponde a las temperaturas frías estadales durante la GLL tardía, <30.000 años AP., basada en los máximos avances del cinturón morrénico en torno al Lago Llanquihue. El transcurso superior de la curva, con línea llena, corresponde al lapso Tardiglacial entre 14.600-10.000 años AP. (modificado de Denton *et al.* 1999). En el recuadro inferior se muestra la extensión del hielo durante el máximo de la Glaciación Llanquihue tardía, de acuerdo a Hollin & Schilling (1981). Con negro se destaca el Hielo Patagónico actual.

Fig. 7: Mapa del Archipiélago de Chiloé. Se muestra la extensión del hielo durante el último Máximo Glacial (UMG) y, con flechas, la dirección del flujo principal de los lóbulos glaciares, de acuerdo a Heusser 1990 y Denton *et al.* 1999. Con círculos numerados se muestran los sitios con troncos sub-fósiles de Coníferas de los lapsos interestadiales de la Glaciación Llanquihue (GLL) media (1. Pelluco, 2. Isla Tenglo, 3. Pihuío, 4. Pirquén, 5. Leibun, 6. Río Aituy, 7. Detico y 8. Molulco); las secuencias palinológicas del mismo período (9. Tentén, 10. Pelluco, 11. Penas y 12. Canal Tenglo); las secuencias de la interfase GLL media a tardía (13. Pid-Pid, 14. Teguaco y 15. Dalcahue); las secuencias estadales de la GLL tardía (16. Taiquemó, 17. Río Negro y 18. Loncomilla); y las secuencias del Tardiglacial y Holoceno (19. Pastahué, 20. Tahui, 21. Meli, 22. Carmen, 23. Soledad, 24. Chaiguata, 25. Pichihué, 26. Tarahuín, 27. Puchilco, 28. Huitanque, 29. Mayol, 30. Dichan, 31. Chaiten y 32. Cuesta Moraga). Los autores de las secuencias citadas se indican en el texto.

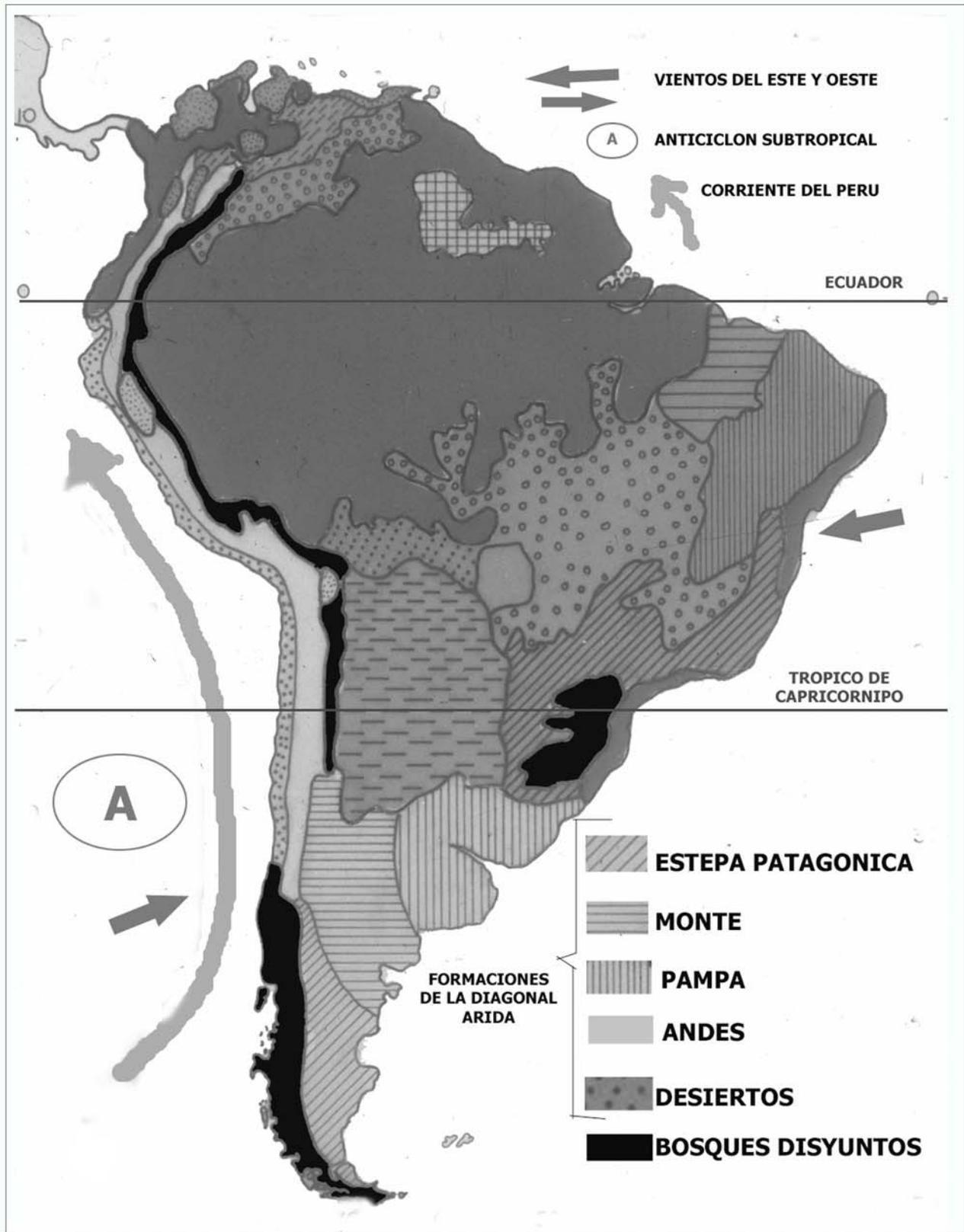
Fig. 8: Modelo de la dinámica vegetal en la Región de los Lagos durante el último ciclo glacial, de acuerdo a Villagrán 2001. Durante la última edad glacial (Glaciación Llanquihue, GLL) el componente templado-frío de los bosques lluviosos, conformado la cubierta vegetal de los sectores no glaciados y de baja altitud de la Isla de Chiloé. El Bosque Nordpatagónico de dosel cerrado habría colonizado este territorio durante el Tardiglacial, a medida que la flora glacial de Tundras Magallánicas y Coníferas ascendía las montañas y expandía hacia los territorios australes que ahora ocupa. El Bosque Valdiviano, que ahora se desarrolla en el NW de las islas, habría arribado a las islas durante el Holoceno temprano a medio, probablemente desde refugios costeros situados más al norte. En el recuadro inferior izquierdo se reconstruye la posible paleodistribución que tuvieron dos Coníferas (alerce, *Fitzroya cupressoides* y ciprés de las Guaitecas, *Pilgerodendron uviferum*) durante los interestadiales relativamente más cálidos de la GLL, de acuerdo a Villagrán, León & Roig 2004. Se muestran en gris oscuro las áreas montañosas y discontinuas ocupadas por las poblaciones actuales de alerce, en contraste con un área glacial (gris claro) más extensa y continua en el Valle Longitudinal de Chiloé, en gran parte ahora un mar interior. La flecha destaca la población actual con mayor divergencia genética, Astilleros, en el Valle Longitudinal de Llanquihue. En el recuadro inferior intermedio se reconstruye (de acuerdo a Villagrán 1991, 2001) la posición costera de los principales refugios glaciales de los bosques Nordpatagónico y Valdiviano.

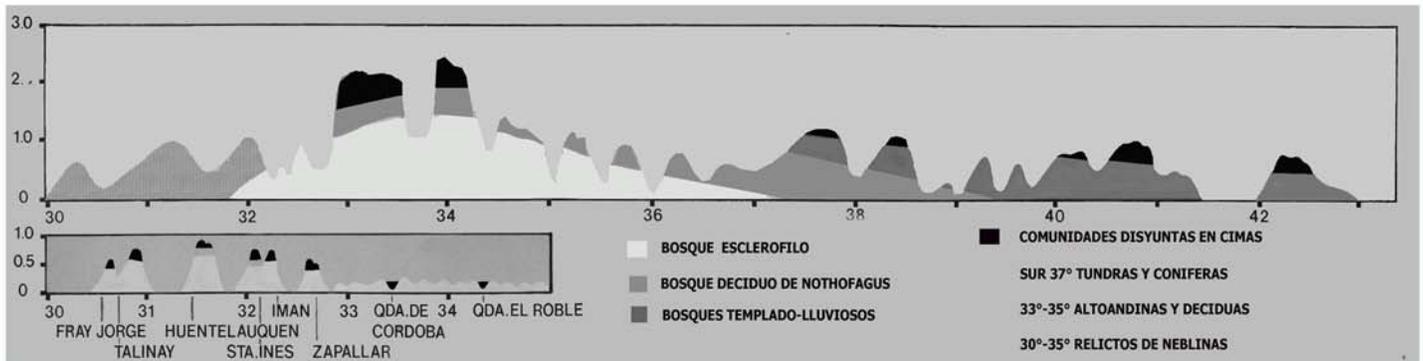
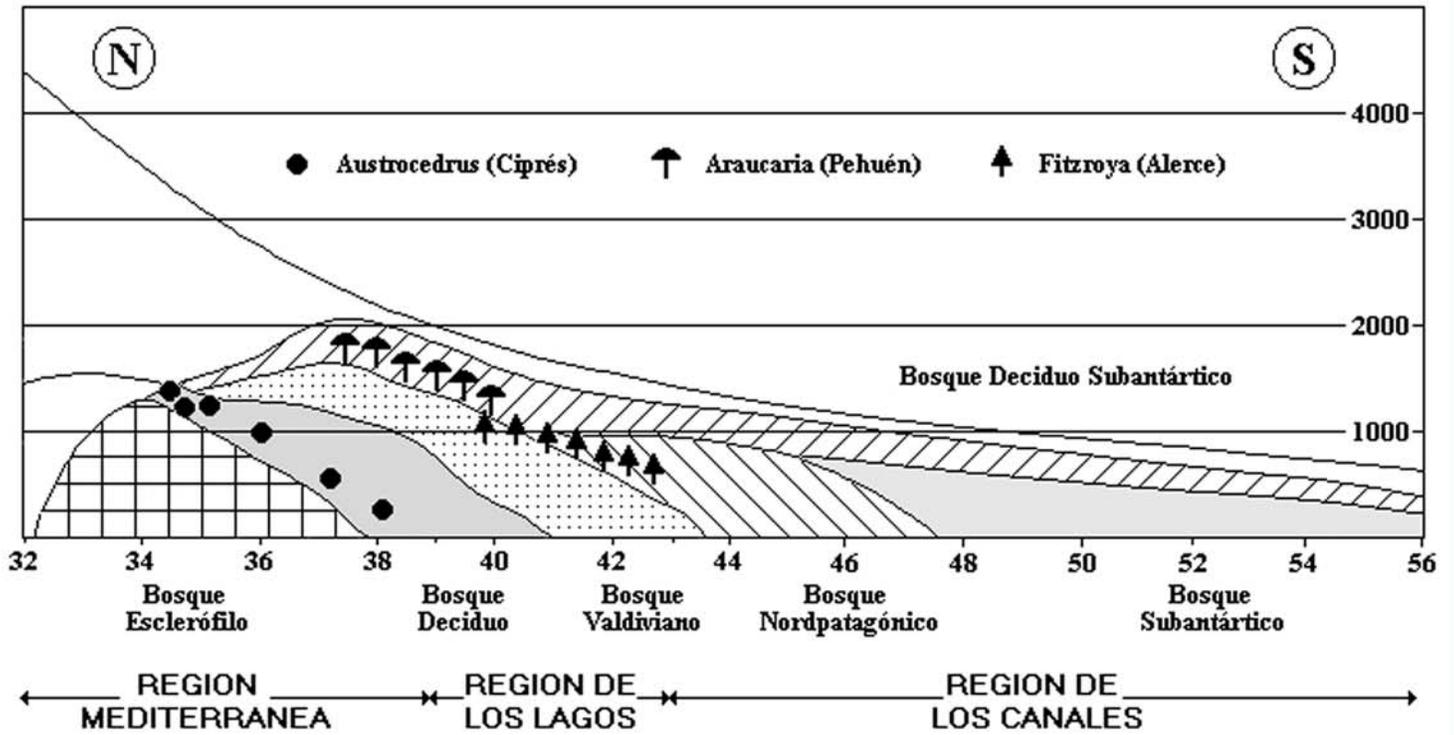
Figura 9: Variación de las temperaturas, precipitaciones medias anuales y elementos fitogeográficos durante el Cenozoico del sur de Sudamérica. 10 a. Estimación de las Temperaturas y Precipitaciones medias Anuales. 10 b. Elementos fitogeográficos y Paleoflora asociada. PTG: Paleoflora Tropical Gondwánica; PSG: Paleoflora Subtropical Gondwánica; PM: Paleoflora Mixta; PSN: Paleoflora Subtropical Neógena (de acuerdo a Hinojosa 2003).

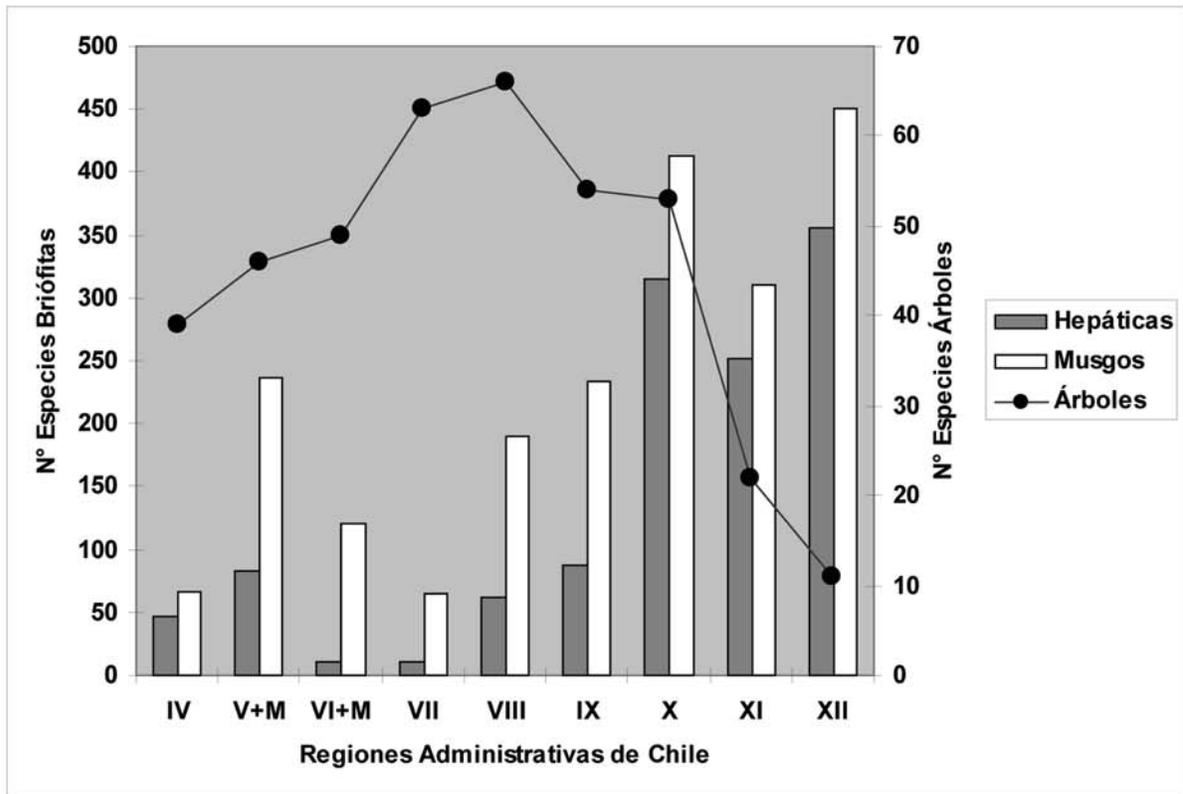
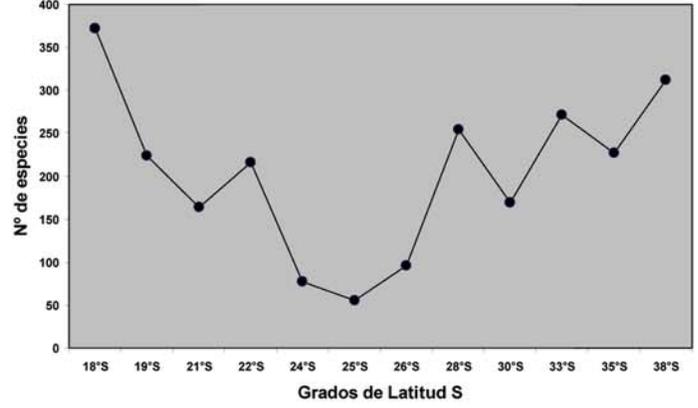
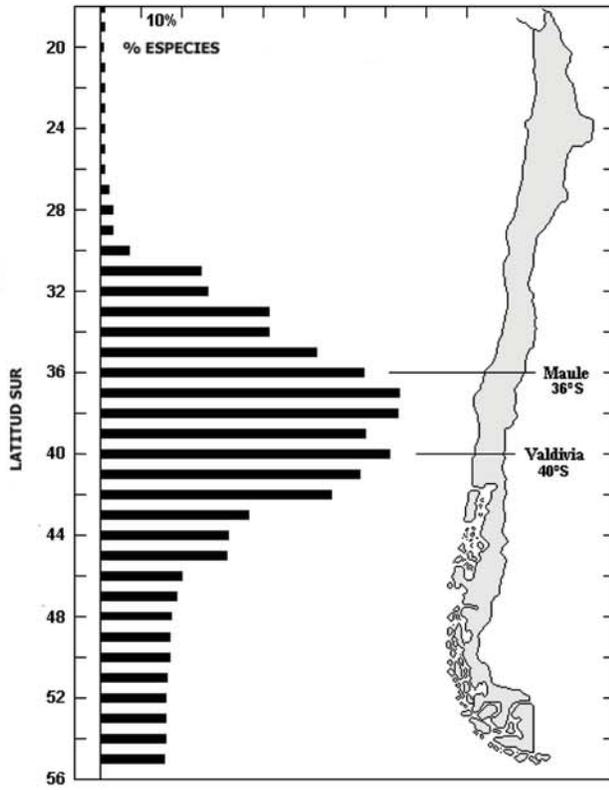
Fig. 10: Modelo de las distintas paleofloras que poblaron el sur de Sudamérica durante el Terciario (modificado de Hinojosa & Villagrán 1997)

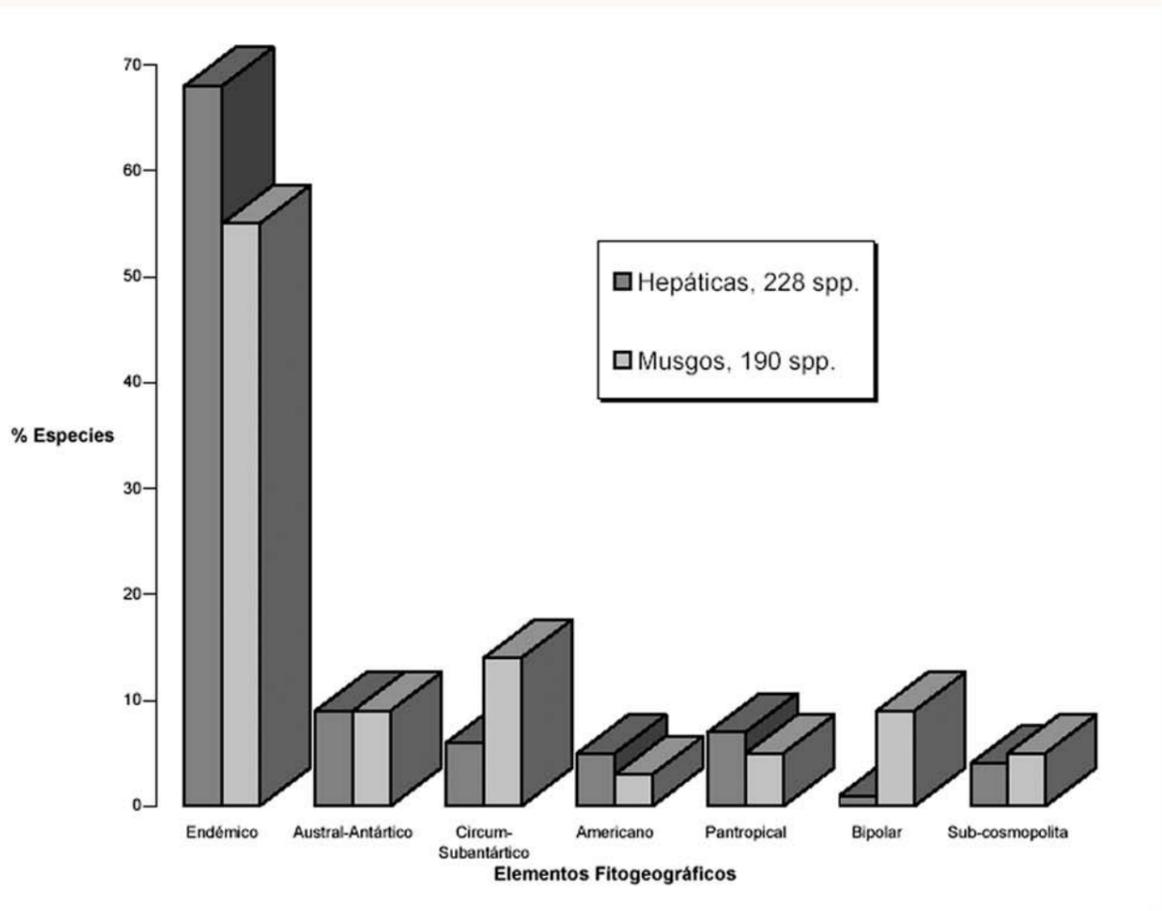
Figura 11: Ejemplos de taxa fósiles presentes en algunas tafofloras Chilenas, en diferentes períodos del Cenozoico:

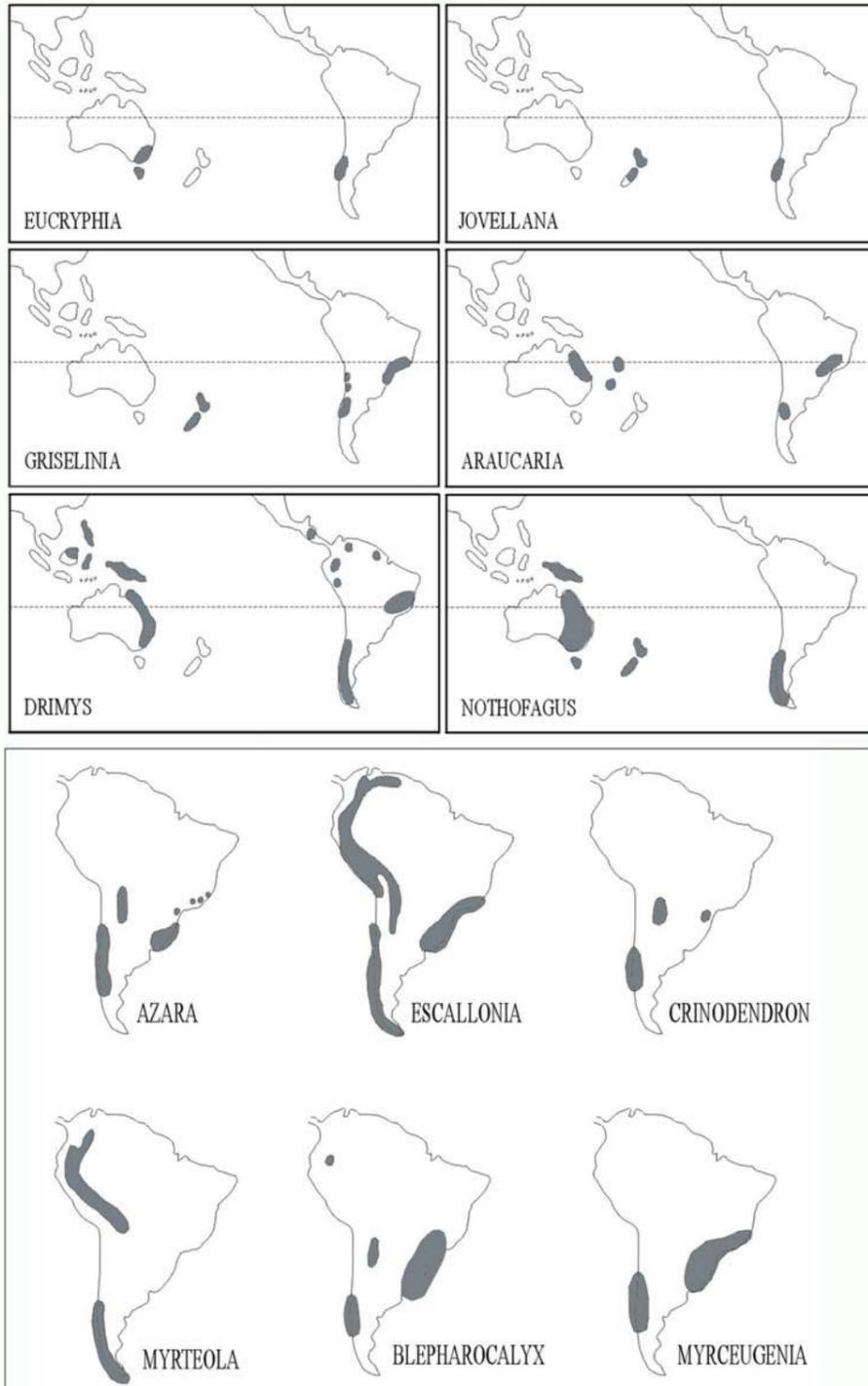
- A) *Persea sp.* Caleta Cocholgüe (Eoceno inferior)
- B) *Drimys sp.* Caleta Cocholgüe (Eoceno inferior)
- C) *Cupania sp.* Caleta Cocholgüe (Eoceno inferior)
- D) *Nothofagus sp.1.* Las Aguilas (Oligoceno superior)
- E) *Nothofagus sp.2.* Las Aguilas (Oligoceno superior)
- F) Anacardiaceae. Las Aguilas (Oligoceno superior)
- G) *Athyana sp.* Los Litres (Mioceno inferior)
- H) *Peumus sp.* Los Litres (Mioceno inferior)
- I) *Prosopis sp.* Los Litres (Mioceno inferior)

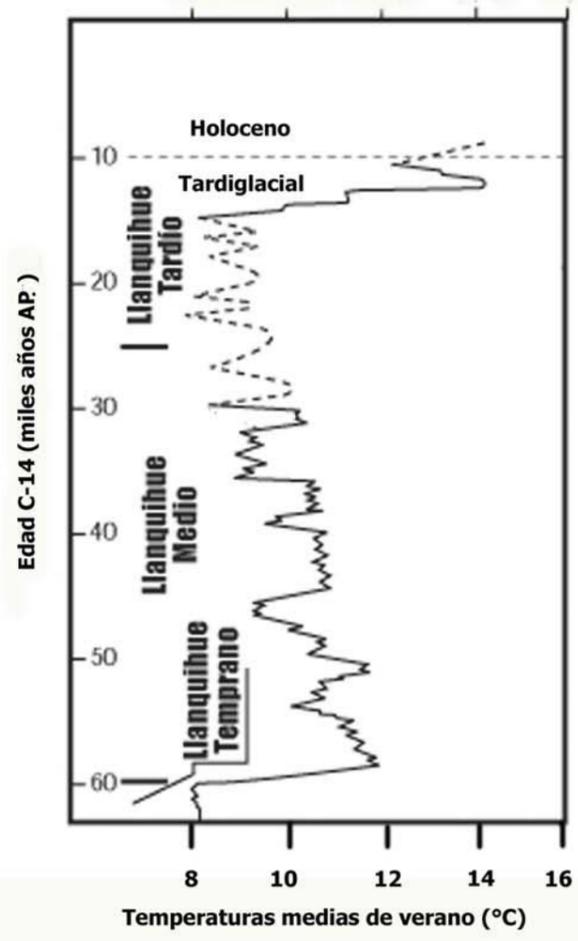
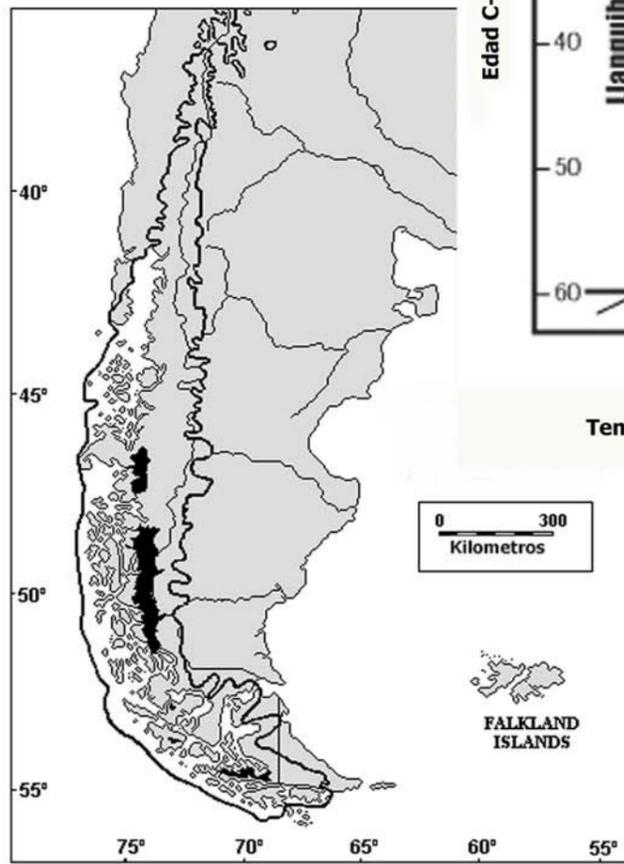


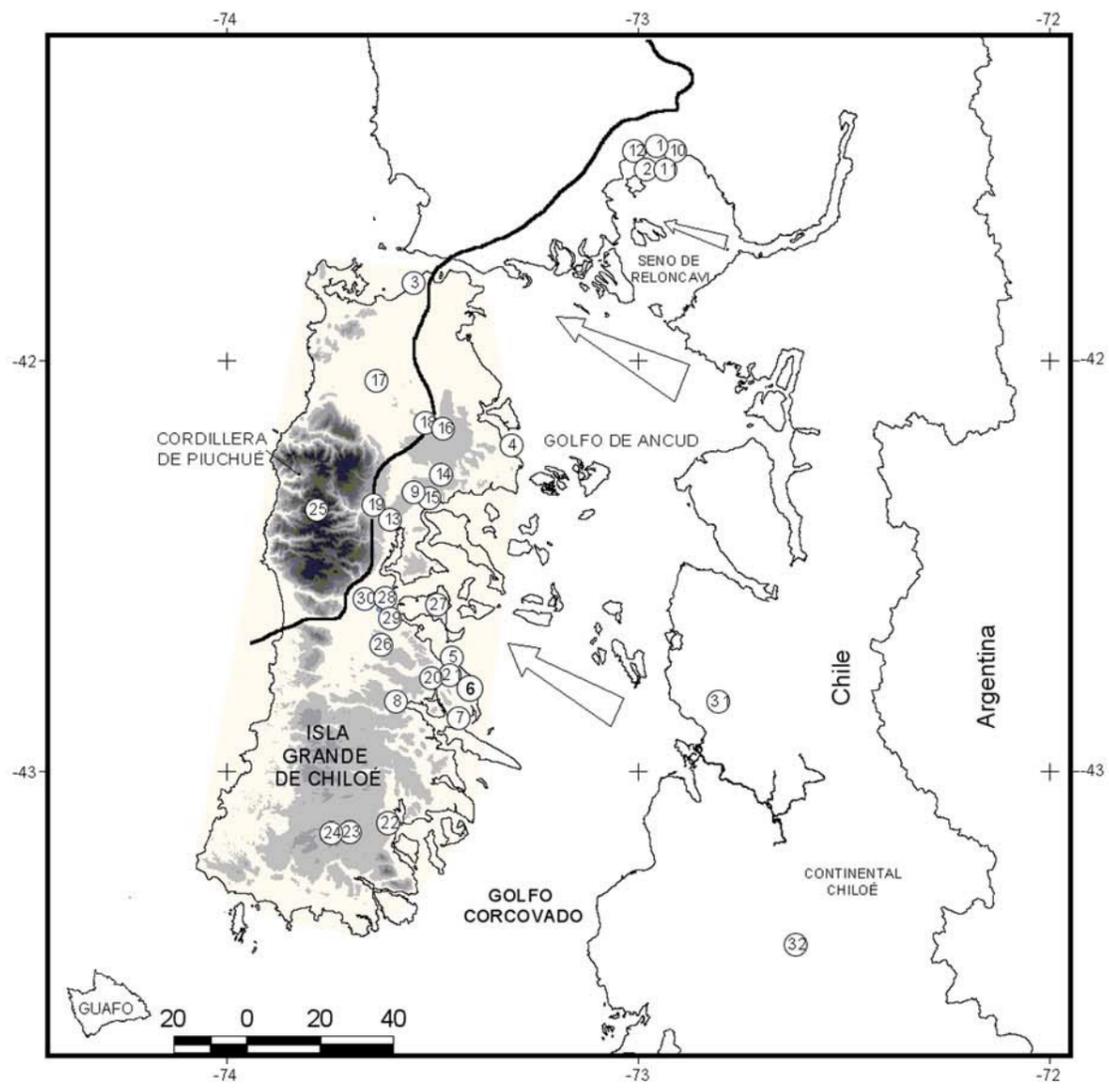


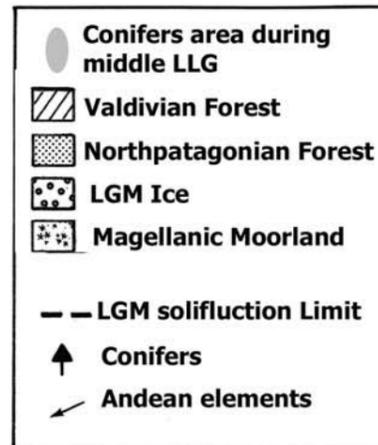
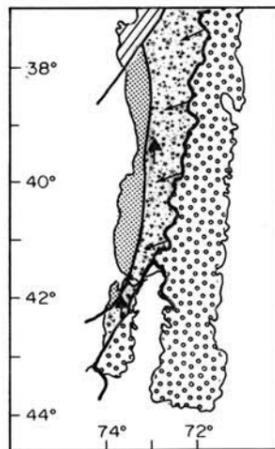
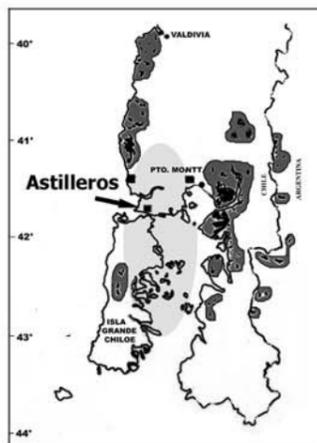
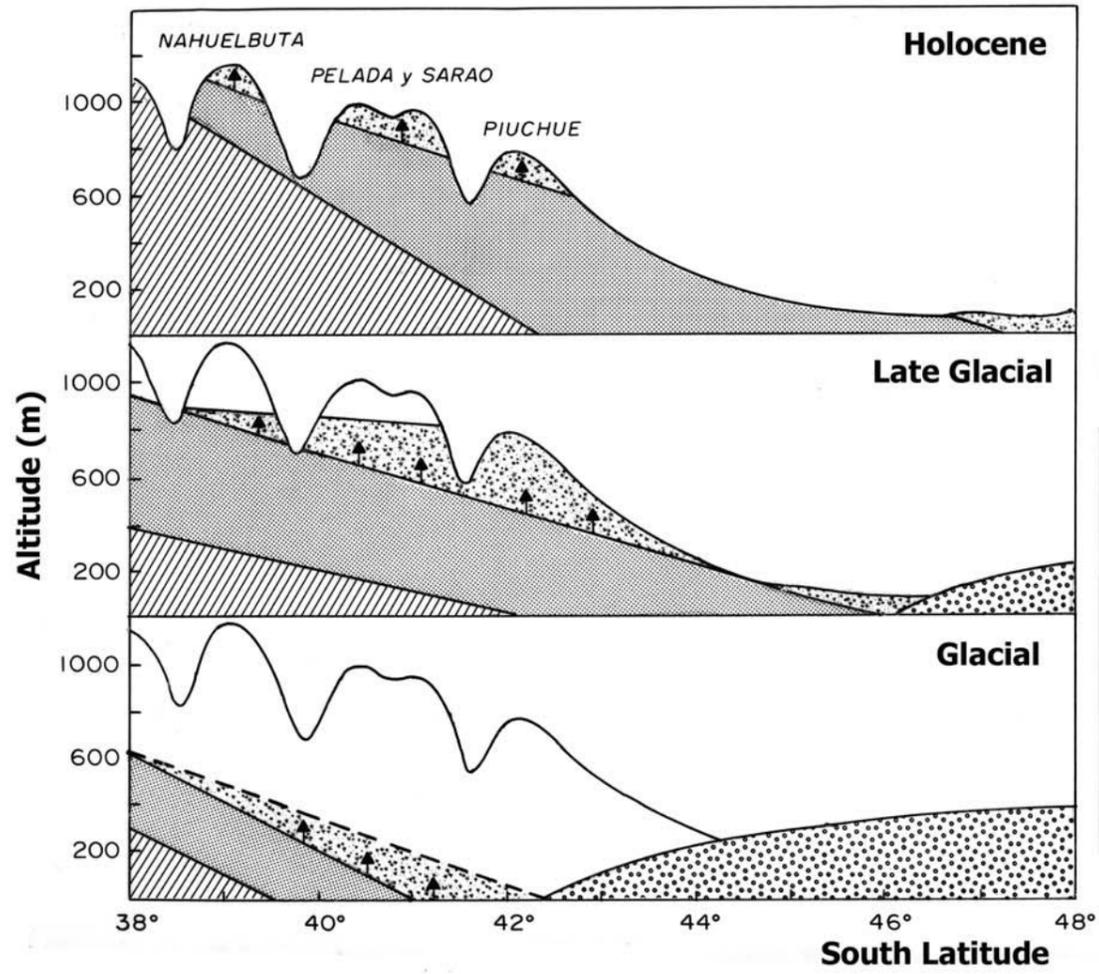




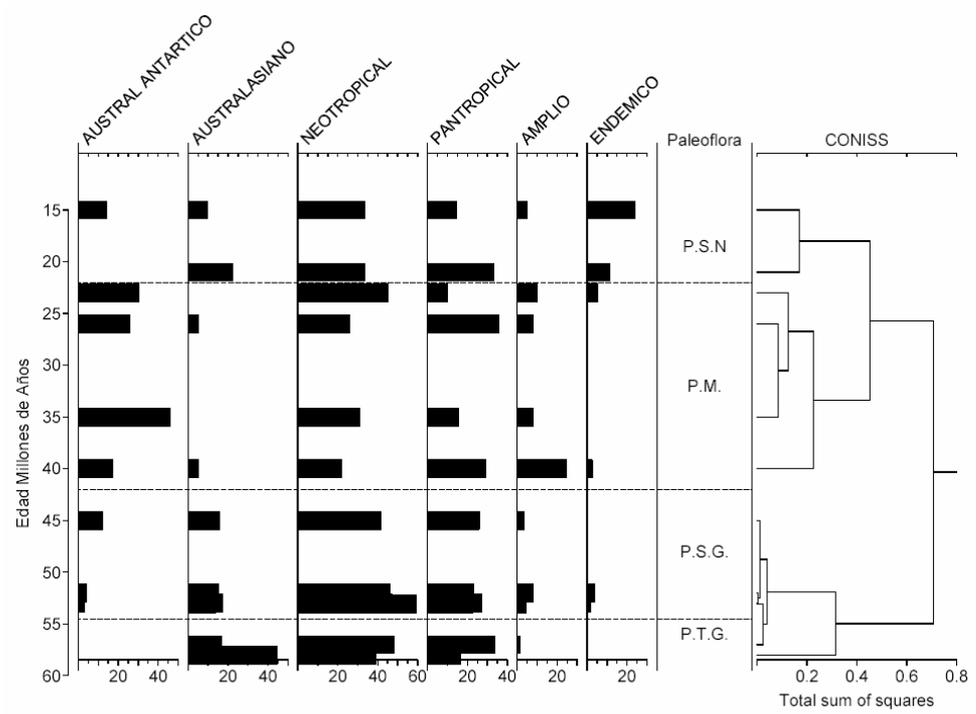
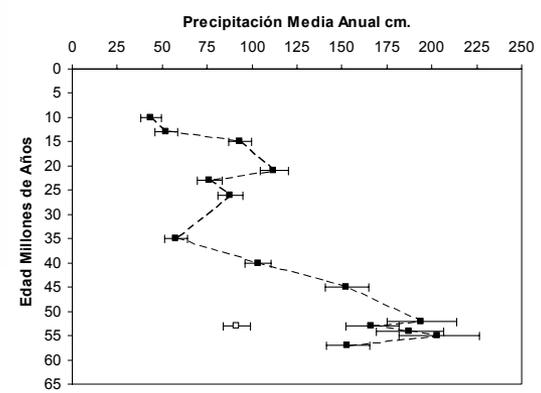
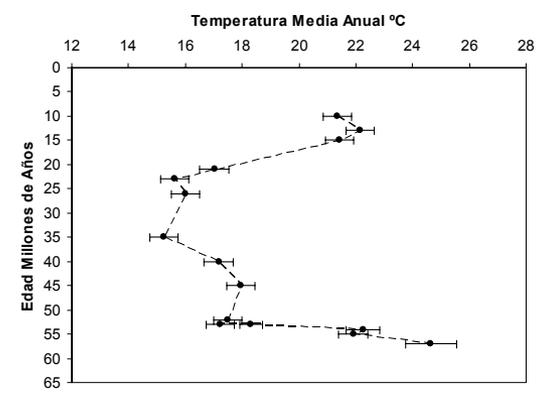




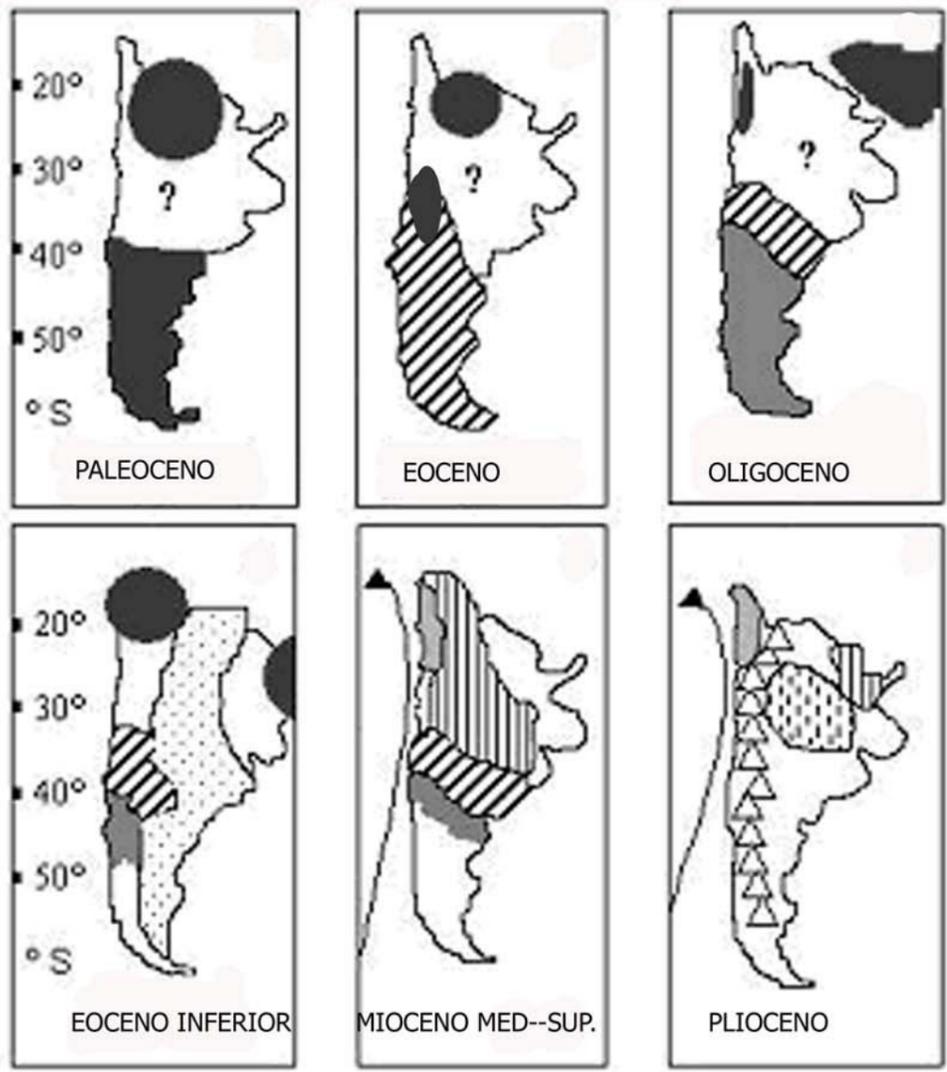




A



B



- PALEOFLORA TROPICAL GONDWANICA
- ▨ PALEOFLORA SUBTROPICAL GONDWANICA
- PALEOFLORA MIXTA
- ▨ PALEOFLORA SUBTROPICAL NEOGENA
- ▨ PALEOFLORA SUBTROPICAL XERICA
- ▲ C. DE HUMBOLDT
- ▲ ANDES