

Distribución de abundancias de especies en bosques relictos de la zona mediterránea de Chile

Distribution of species abundances in relict forests
of the mediterranean zone of Chile

CECILIA PEREZ y CAROLINA VILLAGRAN

Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, Departamento
de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
Casilla 653, Santiago, Chile

RESUMEN

Se estudiaron los efectos de la presencia de especies esclerófilas en la vegetación de los bosques relictos de Chile central, comparando las distribuciones de abundancias de especies en ocho localidades del litoral de la zona mediterránea de Chile (30-35°S). De acuerdo a la composición de especies y relieve, los sitios de estudio fueron agrupados en: (1) Quebradas de dirección este-oeste con especies relictas y esclerófilas en la base de las laderas (Quebradas de Córdoba y El Roble); (2) laderas de cerros con bosques relictos puros o asociados a especies esclerófilas sobre 200 m s.n.m. (Quebradas Agua Potable, El Tigre y Los Tiques); (3) cimas de cerros con especies relictas solamente (Cerros Santa Inés, Talinay y Fray Jorge). El muestreo de la vegetación se realizó mediante transectos que atravesaban totalmente el bosque en el sentido altitudinal, y en parcelas distribuidas a varios niveles altitudinales. Para cada localidad se obtuvieron curvas dominancia-diversidad en base a las medidas de área basal de troncos y cobertura de las especies. Como descriptor de la concentración de la dominancia se utilizó el índice de Simpson.

En las tres localidades con especies relictas solamente, las curvas dominancia-diversidad se aproximan a una distribución geométrica. Estas curvas son características de una comunidad pobre en especies, con alta concentración de dominancia por parte de *Aextoxicon punctatum*. En las localidades restantes las curvas se aproximan a la sigmoidea (log-normal). El cambio en la forma de la curva se debe al aumento en importancia y en número de las especies esclerófilas, lo cual resulta en una distribución de abundancias más equilibrada. La jerarquía de especies también cambia entre las localidades. Entre las especies relictas, solamente *Aextoxicon punctatum* se mantiene como dominante en todos los sitios de estudio. *Myrceugenia correaefolia* y *Rhaphithamnus spinosus*, en cambio, descienden en la escala jerárquica de abundancias hacia el sur. Las especies esclerófilas mostraron la tendencia opuesta.

La baja diversidad y alta dominancia en los bosques aislados del Norte Chico son interpretadas como resultado de los efectos combinados de: (1) Mayor tiempo de aislamiento de este sector de las fuentes boscosas de Chile central, y (2) reducción del área ocupada por el bosque relictos debido a las condiciones de aridez imperantes a partir del Holoceno. En contraste, la mayor diversidad de las localidades relictas situadas dentro del área distribucional del bosque esclerófilo resultaría de la colonización paulatina por especies esclerófilas. Ambos factores podrían haber tenido efectos negativos en la mantención de algunas especies epífitas con distribución discontinua en Chile central.

Palabras claves: Relictos de neblina, dominancia-diversidad, vegetación esclerófila, Norte Chico, Chile.

ABSTRACT

The colonization of relict forests of Central Chile by sclerophyllous species was investigated by comparing the distribution of species abundances in eight sites along the coast of the mediterranean zone (30-35°S). According to species composition and topography, the study sites are classified in three groups: (1) East-west ravines with communities of relict and sclerophyllous species at the foothills; (2) hillsides with relict forests only or mixed forest with sclerophyllous and relict species above 200 m, and (3) hilltops with relict species only.

Sampling of vegetation was carried out in altitudinal transects through each forest, and in quadrats distributed at several elevations. For each locality, dominance-diversity curves based on measurements of basal area of trunks and cover of each species were obtained. Simpson's index was used to estimate the concentration of dominance.

For the three northernmost sites with relict species only, dominance-diversity curves approached a geometric distribution. Geometric distributions of species abundances are often found in species-poor communities, where dominance is concentrated in a single species (in this case *Aextoxicon punctatum*). The remaining sites show dominance-diversity curves that resemble a sigmoid (log-normal) distribution. This change in the shape is due to an increase in importance and number of sclerophyllous species, with a more even distribution of species abundances. The hierarchy of species according to abundance values also varies among the study sites. *Aextoxicon punctatum* is the only relict species that exhibits high dominance in all sites. *Myrceugenia correaefolia* and *Rhaphithamnus spinosus*, in turn, show a southward trend towards lower positions in the hierarchy of species abundance. Sclerophyllous species show the opposite trend.

Low diversity and high dominance in the isolated relict forests of the Norte Chico are explained by the combined effects of: (1) Greater isolation of the sites from the forests of central Chile, (2) a restriction in the area of the forests due to the aridity prevailing in central Chile since the Holocene. In contrast, diversity is higher in those sites within the range of the sclerophyllous forest because of the invasion by sclerophyllous shrubs. Both factors would have an effect on the permanence of some relict forest taxa, which have a discontinuous distribution in central Chile.

Key words: relict cloud-forests, dominance, diversity, sclerophyllous vegetation, Norte Chico, Chile.

INTRODUCCION

Desde que Philippi (1884) postulara el carácter relicto del bosque de Fray Jorge, las relaciones florísticas de este tipo de bosque con dominancia de *Aextoxicon punctatum* (olivillo) y la flora valdiviana (38-42°S) se han explicado a base de dos hipótesis: (i) Fray Jorge y Talinay constituirían las vanguardias más boreales de migraciones cuaternarias de la flora valdiviana (Looser 1935, Muñoz & Pisano 1947, Skottsberg 1948, Wolffhügel 1949) y (ii) los relictos más boreales constituirían remanentes del bosque terciario y sus relaciones con el bosque valdiviano reflejarían el origen común de ambas comunidades a partir de la flora terciaria neotropical (Schmithüsen 1956, Kummerow *et al.* 1961, Hoffmann 1961, Zúñiga 1979, Troncoso *et al.* 1980, Villagrán & Armesto 1980). Ambas hipótesis implican presencia de la comunidad tipo relicto en la zona mediterránea de Chile central en alguna época reciente.

A base de antecedentes paleobotánicos y biogeográficos, Troncoso *et al.* (1980) postularon que los actuales relictos de neblina tipo Fray Jorge se distribuyeron en forma continua en la costa de Chile central durante el Pleistoceno, a través del área que ocupan actualmente los bosques esclerófilos y caducifolios. Antecedentes palinológicos más recientes (Heusser 1983) muestran que hubo desarrollo de bosques más méxicos que los actuales en la zona mediterránea de Chile durante el Pleistoceno. La reconstrucción palinológica de la vegetación de Laguna Tagua-Tagua (34° 30'S) (Heusser 1983) muestra dominancia de bosques húmedos con *Nothofagus* y *Podocarpus* en el Llano Longitudinal de Chile central durante la última glaciación (45.000 - 11.000 años A.P.). La extensión de los glaciares hacia latitudes medias habría provocado el desplazamiento del sistema subtropical de altas presiones hacia el ecuador, de manera que la actual zona mediterránea habría quedado bajo la influencia de los vientos predominantes

del oeste que determinaron fases "pluviales" durante los largos ciclos glaciales del Pleistoceno (Hays *et al.* 1976, Morley & Hays 1979). La expansión del bosque esclerófilo en Chile central se habría producido sólo a partir del Holoceno (Heusser 1983). Esta reciente expansión de la vegetación actualmente dominante en Chile central explicaría la ausencia de especies esclerófilas de los relictos más boreales, hecho destacado por Schmithüsen (1956).

Los antecedentes expuestos nos llevan a formular la siguiente hipótesis: La actual discontinuidad del bosque de olivillo en Chile central sería más reciente que el aislamiento de los relictos del Norte Chico y se habría producido bajo condiciones de aridez creciente durante el Holoceno y sin barreras que impidieran la colonización por parte de las especies esclerófilas en expansión. Este proceso habría sido acelerado por las perturbaciones humanas que han afectado a Chile central durante tiempos históricos.

El objetivo de este trabajo es estudiar el papel de la vegetación esclerófila en la historia de transformaciones de la vegetación de los bosques relictuales a través de un análisis comparativo de la distribución de abundancias de especies en los bosques relictos en Chile central y los del Norte Chico.

Áreas de estudio

El estudio se realizó en ocho localidades situadas en el sector litoral de Chile central, entre las latitudes 30 y 34°S (Tabla 1). En el Norte Chico, las localidades consideradas fueron los parques nacionales de Fray Jorge y Talinay, inmediatamente al norte y al sur de la desembocadura del río Limarí; Cerro Santa Inés, junto al balneario de Pichidangui, y Cerro Imán, 20 km al este del balneario de Los Molles. En la zona central se estudiaron las quebradas Agua Potable y El Tigre, en Zapallar; Quebrada de Córdoba, junto al balneario El Tabo, y Quebrada El Roble, 5 km al norte del balneario de Pichilemu.

TABLA 1

Ubicación y características de los transectos en las localidades de estudio
Geographical location and characteristics of transects studied

Localidad	Número de estación	Latitud	Rango de exposición	Rango de altitud (m)
Fray Jorge	I	30°40'S	W-SW	420-480
Fray Jorge	II	30°40'S	SW	400-410
Fray Jorge	III	30°40'S	W	540-550
Fray Jorge	IVa*	30°40'S	—	550
Fray Jorge	IVb	30°40'S	W-NW	500-550
Fray Jorge	V	30°40'S	E-SE	500-540
Cerro Talinay	Ia*	30°50'S	S-SW	720
Cerro Talinay	Ib	30°50'S	W-NW	620-720
Cerro Santa Inés		32°10'S	SE	400-690
Cerro Imán		32°13'S	SW	400-600
Quebrada Agua Potable, Zapallar		32°33'S	W-SW	100-420
Quebrada El Tigre, Zapallar		32°33'S	S-SW	280-420
Quebrada de Córdoba	I	33°26'S	S	50-100
Quebrada de Córdoba	II	33°26'S	S	75-100
Quebrada de Córdoba	III	33°26'S	S	75-100
Quebrada El Roble	I	34°19'S	S	100-200
Quebrada El Roble	II	34°20'S	S	200-250
Quebrada El Roble	III	34°20'S	S	250-300

* Estaciones en las cuales se realizó un transecto a un mismo nivel de altitud

Clima. Aun cuando todas estas localidades se encuentran bajo la influencia de un clima mediterráneo con tendencia oceánica (Di Castri & Hajek 1976), los promedios anuales de precipitaciones aumentan paulatinamente de norte a sur, abarcando regiones climáticas desde mediterráneas semiáridas hasta subhúmedas (Di Castri & Hajek 1976).

La presencia de vegetación relictual en la mayoría de las localidades es posibilitada por el microclima generado por condensación de neblinas provenientes del mar en las cimas y laderas de los cerros más altos. Schmithüsen (1956) estudió la zona de influencia de neblinas y estableció que las Alturas de Talinay (ca. 550 m) constituyen el límite superior de una capa estable de neblinas que desde este sitio descienden en sentido SSW. Cien km al sur de Fray Jorge las neblinas aún ejercen influencia sobre la vegetación situada entre 300 y 400 m de altitud. Por lo tanto, las localidades estudiadas de Fray Jorge, Talinay, Cerro Santa Inés y Zapallar quedan bajo su influencia total o parcial. Kummerow (1966) documenta para Fray Jorge montos anuales de precipitaciones de neblinas hasta diez veces superiores a las precipitaciones

de lluvia en este mismo sitio. Redón (1982) registró en esta misma localidad un promedio de 24,5 días con neblinas cada mes, en un total de 305 días de mediciones. Según este autor, el número de días con neblinas aumenta durante los meses de verano.

De las localidades estudiadas, el Cerro Imán, por su mayor continentalidad, y las quebradas de Córdoba y El Roble, por su menor altitud, quedan fuera de la zona de influencia de las neblinas regionales producidas por inversión térmica. Sin embargo, en las laderas de exposición polar de las quebradas se genera un microclima muy húmedo, especialmente en los sectores de fondo de quebradas cercanos al mar. En estos sectores la mayor disponibilidad hídrica resultaría del efecto combinado de la baja radiación potencial recibida por las laderas de exposición sur en invierno (Armesto *et al.* 1979), el encajonamiento de la humedad proveniente del mar y el aporte hídrico adicional de los esteros de fondo de quebradas (Villagrán *et al.* 1980).

Relieve y vegetación. En lo que respecta al relieve y vegetación, los sitios de estudio pueden ser agrupados como sigue:

(i) Quebradas de dirección este-oeste que desembocan en el mar (quebradas El Roble y de Córdoba). En Córdoba el bosque relicto de olivillo está restringido a la base de la ladera de exposición polar, asociándose con distintas especies esclerófilas. Por sobre 80 m de altitud la cobertura de olivillo disminuye, aumentando proporcionalmente la cobertura de especies esclerófilas y de arbustos deciduos (Villagrán *et al.* 1980). En la Quebrada El Roble la vegetación relictual presenta una distribución parecida a Córdoba, con la particularidad de que al fondo de la quebrada existe una franja angosta de bosque caducifolio de *Nothofagus obliqua* (roble). El relieve es muy abrupto en ambas quebradas, con pendientes entre 31 y 40°.

(ii) Laderas de cerros con bosque puro de olivillo o asociado a especies esclerófilas (quebradas El Tigre y Agua Potable, en Zapallar, y Quebrada Los Tiques, en el Cerro Imán). En Zapallar el olivillo se encuentra preferentemente a los 250 m de altitud formando asociaciones puras, mientras que la otra especie arbórea relicta, *Myrceugenia correaefolia* (petrilla) se encuentra asociada a especies esclerófilas, preferentemente a *Cryptocarya alba* (peumo), por sobre 300 m de altitud (Troncoso *et al.* 1980). Las pendientes varían entre 21 y 30° en Quebrada Agua Potable y de 11 a 20° en quebradas El Tigre y Cerro Imán.

(iii) Cimas de cerros con bosques relictos restringidos a hábitat en los cuales la influencia de neblinas es más acentuada (Fray Jorge, Talinay y Cerro Santa Inés). La vegetación de las dos primeras localidades ha sido descrita por Muñoz & Pisano (1947), quienes reconocen la presencia de dos asociaciones: *Aextoxicon punctatum-Drimys winteri*, en los lugares húmedos; *Aextoxicon punctatum-Myrceugenia correaefolia*, en lugares relativamente más secos. No se presentan especies esclerófilas al interior del bosque y la vegetación intergrada a través de un ecotono muy estrecho con comunidades xéricas de arbustos espinosos y suculentas. La vegetación del Cerro Santa Inés corresponde a la asociación boscosa más xérica descrita para Fray Jorge, *Aextoxicon-Myrceugenia* (Kummerow *et al.* 1961). En esta localidad el bosque relicto se desarrolla desde 400 a 800 m mezclándose con especies esclerófilas en el sector bajo.

MÉTODOS

La vegetación arbórea y arbustiva se muestreó en los meses de primavera-verano (1981-1982) mediante transectos que atravesaban totalmente los bosques de olivillo de cada localidad en el sentido del gradiente altitudinal. Las coberturas de follaje del estrato leñoso y de las enredaderas se midieron en 57 parcelas de 10x10 m situadas a distintos niveles altitudinales. En las localidades de Zapallar y Córdoba se consideraron adicionalmente tres parcelas de 5x5 m. En las localidades en que se detectó variación de la vegetación por algún factor ambiental distinto de la altitud, como por ejemplo, exposición o la cercanía al mar, se seleccionaron estaciones representativas que consideraban tales casos (Tabla 1). En las quebradas El Roble y Córdoba se muestrearon tres estaciones: I. cercana al mar (3,5 km Córdoba; 3 km El Roble); II. intermedia (4 km Córdoba; 4,7 km El Roble); III. alejada del mar (4,5 km Córdoba; 5,5 km El Roble). En Zapallar se consideraron como estaciones dos laderas con diferente exposición: Agua Potable (exposición WSW) más xérica; El Tigre (exposición SSW) más mélica. En Fray Jorge el bosque se encuentra fragmentado de manera que se seleccionaron 5 estaciones con distintas exposiciones y alturas (Tabla 1).

Los valores de importancia considerados fueron: (i) Área basal relativa de los troncos, calculada a base de mediciones del perímetro basal de los troncos de las especies leñosas presentes en los transectos mencionados. (ii) Coberturas relativas de follaje de leñosas, enredaderas y epífitas, calculadas a base del método de intercepto de puntos (cfr. Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) modificado por Armesto & Martínez (1978).

Las especies se ordenaron sobre la base de estos dos valores de importancia, obteniéndose así las curvas dominancia-diversidad (Whittaker 1965). La concentración de dominancia se calculó mediante el índice de Simpson (1949).

Una revisión de la literatura pertinente (Pérez 1983) permitió definir cinco Elementos Biogeográficos para la flora leñosa estudiada. Para cada localidad se calculó la proporción de individuos pertenecientes a cada uno de estos elementos, a base de su presencia en los mismos transectos trazados para la medición de abundancias.

RESULTADOS

Curvas dominancia-diversidad

Según la situación geográfica de las localidades estudiadas el ordenamiento de las especies leñosas de acuerdo a sus valores de cobertura (Fig. 1) muestra distintas formas de las curvas dominancia-diversidad: (i) Para las localidades de cimas de cerros del Norte Chico (Fray Jorge, Talinay y Cerro Santa Inés) las pendientes de las curvas dominancia-diversidad son abruptas y están asociadas a valores altos del índice de concentración de la dominancia (Tabla 2). La forma de la curva resulta así ser próxima a la geométrica (Whittaker 1965). (ii) En las localidades restantes la forma de la curva es más próxima a la sigmoidea, que resulta de una distribución log-normal de abundancias (Whittaker 1965). Las pendientes son menores que en el caso anterior debido al mayor número de especies que comparten rangos intermedios de importancia. En concordancia, los valores del índice de concentración de la dominancia son menores (Tabla 2).

Para áreas basales de troncos (Fig. 2) se obtuvieron curvas dominancia-diversidad

TABLA 2

Valores del índice de concentración de la dominancia para el estrato arbóreo-arbustivo en las distintas localidades estudiadas

Values of the dominance index for trees and shrubs for each study site

Valores de importancia	Cobertura follaje	Area basal
<i>Localidades</i>		
Quebrada El Roble I	0,15	0,25
Quebrada El Roble II	0,21	0,26
Quebrada El Roble III	—	0,27
Quebrada Córdoba I	0,34	0,25
Quebrada Córdoba II	0,23	0,22
Quebrada Córdoba III	0,11	0,23
Quebrada Agua Potable	0,38	0,27
Quebrada El Tigre	0,30	0,32
Cerro Imán	0,28	0,50
Cerro Santa Inés	0,61	0,77
Talinay Ia	0,39	0,43
Talinay Ib	—	0,86
Fray Jorge I	0,35	0,44
Fray Jorge II	0,89	0,91
Fray Jorge III	—	0,93
Fray Jorge IVa	0,20	0,50
Fray Jorge IVb	0,34	0,50
Fray Jorge V	—	0,66

equivalentes a las de coberturas de follaje, en lo que respecta a la agrupación regional de localidades. Sin embargo, las pendientes de las curvas son mayores que en el caso anterior, como también lo son los valores del índice de concentración de la dominancia (Tabla 2).

Jerarquía de especies

Las secuencias de especies de mayor a menor valor de importancia, basadas en cobertura o área de troncos, son distintas si se considera uno u otro parámetro o si se comparan las localidades.

Considerando las coberturas (Fig. 1), el olivillo es la especie dominante en todas las localidades, a excepción de la estación I de Quebrada El Roble, en la cual *Nothofagus obliqua* es codominante. En las tres localidades más boreales *Griselinia scandens* y *Myrceugenia correaefolia* siguen en importancia al olivillo. En contraste, en las restantes localidades de Chile central ambas especies descienden paulatinamente hacia posiciones jerárquicamente más bajas en sentido norte-sur, al tiempo que varias especies esclerófilas adquieren creciente importancia en el mismo sentido (Apéndice 1). En las quebradas de Zapallar dos especies esclerófilas *Beilschmiedia miersii* y *Myrceugenia obtusa* siguen en importancia al olivillo. En las restantes localidades otra especie esclerófila *Cryptocarya alba*, ocupa el segundo lugar en la jerarquía.

Considerando áreas basales de troncos (Fig. 2) el olivillo es también la especie dominante en todas las localidades. En algunas de las estaciones de Fray Jorge hay codominancia del olivillo con *Myrceugenia correaefolia*. En las tres localidades más boreales de cimas de cerros *Myrceugenia correaefolia* sigue en importancia al olivillo, mientras que en las localidades de Chile central *Cryptocarya alba* es, generalmente, la especie que ocupa el segundo lugar de importancia después del olivillo.

Heterogeneidad ambiental

En la Fig. 3 se muestra la proporción de especies y de individuos pertenecientes a los distintos elementos biogeográficos definidos para la vegetación del área del estudio (Apéndice 1). Dentro de cada localidad o región se presentan separadamente los resultados para estaciones que representarían

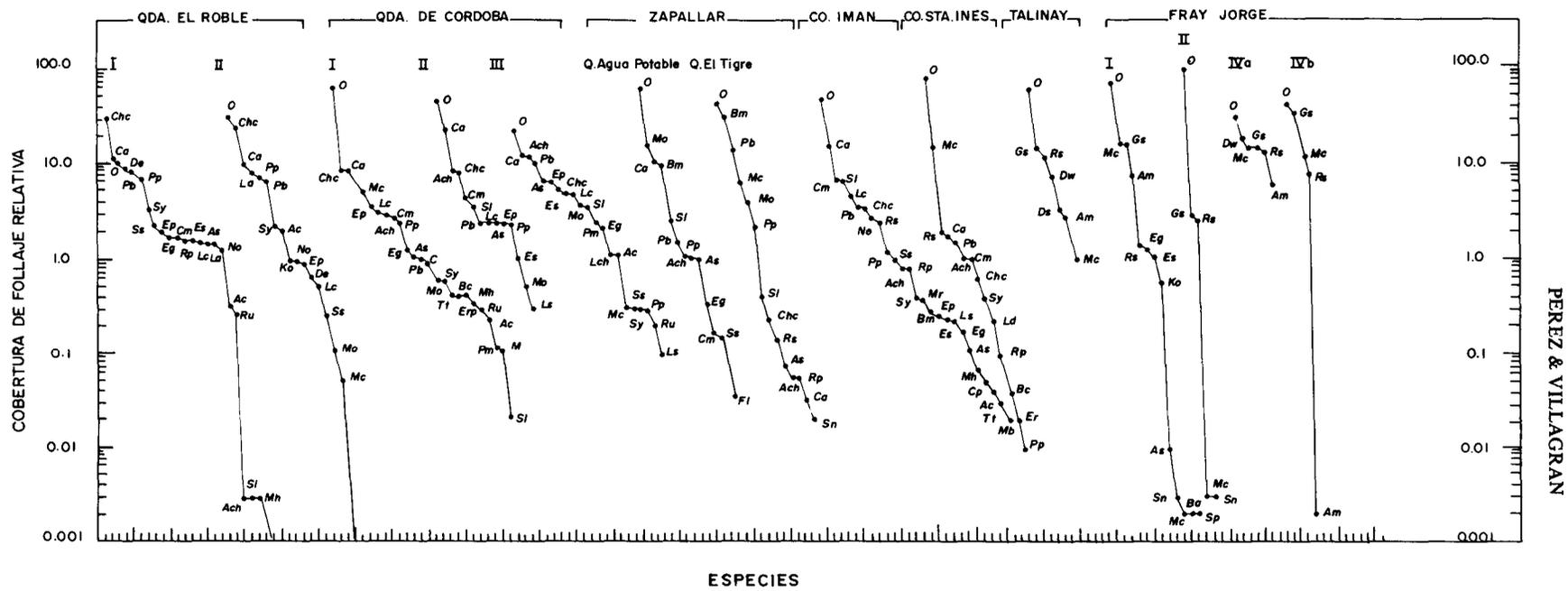


Fig. 1: Curvas dominancia-diversidad para el estrato arbóreo-arbustivo, epífitas y enredaderas a base de coberturas relativas de follaje. Consultar nombres de las especies en el Apéndice 1.

Dominance-diversity curves for shrubs, trees, epiphytes and vines based on relative cover values. See Appendix 1 for species names.

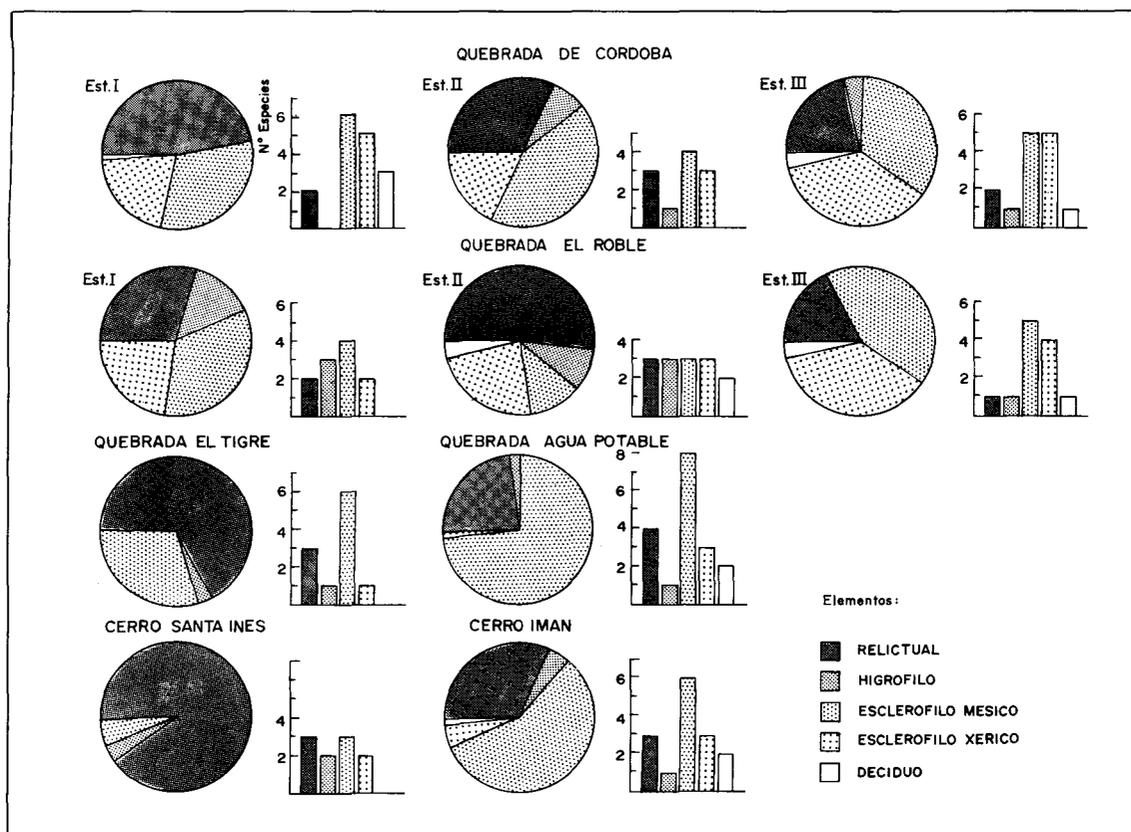


Fig. 3: Número de especies y proporciones de individuos de cada uno de los Elementos Biogeográficos definidos para la vegetación leñosa del área de estudio. Consultar nombres de las especies en el Apéndice 1.

Number of species and frequency of individuals of each Biogeographic Element defined for the woody vegetation of the study sites. See Appendix 1 for species names.

distintas condiciones méxicas y xéricas. De las comparaciones entre estaciones dentro de una localidad o región se puede inferir que:

(i) En las quebradas de Córdoba y El Roble, las proporciones de los distintos elementos considerados (Apéndice 1) cambian de acuerdo con la distancia al mar. En las estaciones más alejadas de la costa (III) hay una mayor proporción de especies esclerófilas y de arbustos del matorral deciduo xérico (e.g. *Kageneckia oblonga*, *Lithraea caustica*, *Podanthus mitique*, *Lobelia salicifolia*, etc.).

(ii) En la localidad de Zapallar las proporciones de elementos biogeográficos (Fig. 3) son diferentes si se compara una ladera méxica (SSW, Q. El Tigre) con una ladera xérica (WSW, Quebrada Agua Potable). En la primera hay dominancia del elemento relictual, mientras que en la segunda domina el elemento esclerófilo méxico.

Ambas estaciones quedan bajo la influencia de neblinas regionales y esto explicaría la ausencia del elemento esclerófilo xérico y del deciduo, en comparación con las quebradas El Roble y de Córdoba.

(iii) Si se compara el Cerro Santa Inés con el Cerro Imán, dos localidades situadas en torno a la latitud 32°S, pero a distintas distancias del mar, se observa que en el Cerro Santa Inés, situado en la costa, domina el elemento relictual (Fig. 3). En contraste, en el Cerro Imán, situado 20 km hacia el interior, se observa una distribución de elementos parecida a la Quebrada Agua Potable en Zapallar, pero la mayor continentalidad de este sitio posibilitaría la incorporación de una gama más amplia de especies esclerófilas, incluyendo aquellas de requerimientos xéricos.

En resumen existe una tendencia al incremento de la contribución esclerófila, tanto en número de especies como en

número de individuos, en los sectores más xéricos de cada localidad. En las quebradas no sujetas a la influencia de neblinas (Córdoba, El Roble) el número de especies esclerófilas es mayor, en tanto que en localidades de laderas de cerros costeros se encuentra un subconjunto de especies esclerófilas de requerimientos méxicos.

DISCUSION

Las curvas dominancia-diversidad (basadas en áreas basales y coberturas de follaje) muestran una tendencia hacia menor pendiente en sentido norte-centro. Esta tendencia se debe a la distribución cada vez más equilibrada de las abundancias de las especies, expresada en valores menores del índice de concentración de la dominancia. El cambio desde una curva tipo geométrico hacia otra tipo sigmoideo se produce en torno a la latitud 32°S (Figs. 1 y 2). Este resultado permite agrupar las localidades estudiadas en dos situaciones regionales: (1) En las tres localidades más boreales la gran pendiente de las curvas representa una comunidad pobre en especies con fuerte dominancia de unas pocas especies (Whittaker 1965). (ii) En las restantes localidades situadas al sur del Cerro Santa Inés, la menor pendiente de las curvas dominancia-diversidad resulta de la incorporación de varias especies esclerófilas con abundancias intermedias.

La jerarquía de especies es también diferente en las dos situaciones regionales. Las especies relictuales *Myrceugenia correaefolia* y *Rhaphithamus spinosus* disminuyen su importancia del norte al centro. Se observa una tendencia opuesta en especies esclerófilas tales como el peumo, boldo y litre.

Estos resultados concuerdan con lo que se esperaría si los relictos del sector del Norte Chico hubiesen estado aislados geográficamente por un tiempo mayor que la vegetación relictual de Chile central, tal como lo sugieren los antecedentes históricos y biogeográficos citados en la introducción de este trabajo. Esto pudo haber sido posible, si las tres localidades del Norte Chico fueron colonizadas por vegetación relictual en algún período húmedo Pleistoceno (Glacial) previo a la expansión del bosque esclerófilo en Chile central y del matorral semidesértico en el Norte Chico (Interglacial u Holoceno). Los efectos del aislamiento de las fuentes bos-

cosas en las localidades más boreales habrían sido similares a los observados en otras "Islas relictas" descritas en la literatura. Este es el caso de la vegetación de páramos estudiada por Simpson (1974) en los Andes de Venezuela y de comunidades de pequeños mamíferos de cimas de cerros en los Estados Unidos de América estudiados por Brown (1971). En estos casos se ha mostrado que la inmigración de especies ha ocurrido durante los períodos glaciales más húmedos, mientras que el aislamiento generado por las barreras de hábitat del Holoceno ha reducido o anulado totalmente la colonización. Las tasas de extinción quedarían así solamente condicionadas por el área de los relictos (McArthur & Wilson 1967) y por la heterogeneidad de las condiciones microambientales. Aunque en el caso de los relictos del Norte Chico se carece de antecedentes que permitan precisar el efecto área y del microclima en la estructura de la vegetación, puede suponerse que durante todo el Holoceno las áreas de bosque se habrían reducido en extensión, debido al aumento de aridez y a la influencia humana. Este efecto se infiere de las pendientes abruptas de las curvas dominancia-diversidad, con predominio de un par de especies leñosas. En lo que se refiere a la riqueza de especies del sotobosque de los relictos del Norte Chico, ésta parece estar estrechamente vinculada con la mantención de las condiciones microclimáticas de mayor humedad. Así, por ejemplo, en aquellos sectores que reciben mayor influencia de neblinas (Talinay, Fray Jorge estación IVa), es evidente el carácter conservativo de la flora, característico de situaciones insulares (Carlquist 1974, Brown 1971). Así es como en estos lugares se ha mantenido una serie de epífitas (por ejemplo: *Hymenophyllum peltatum*, *Mitraria coccinea*, *Sarmienta repens*, *Nertera depressa*, *Peperomia fernandeziana*). Estas especies han permitido vincular a estos relictos con el bosque valdiviano (Villagrán & Armesto 1980).

En contraste con las tres localidades del Norte Chico, las localidades situadas desde el Cerro Imán al sur quedan dentro del área de distribución del bosque esclerófilo, lo que haría posible su continua colonización por especies esclerófilas. Este proceso se habría iniciado probablemente a partir del Holoceno, época en que empezaría la expansión de la vegetación escleró-

fila en Chile central (Heusser 1983). El paulatino descenso de las abundancias de las especies relictas, opuesto al incremento en importancia de las poblaciones esclerófilas de norte a sur, apoyarían esta hipótesis.

Situaciones similares a la descrita han sido documentadas por Stebbins & Major (1965) para la zona mediterránea de California, en donde la presencia de especies relictas terciarias, más la activa incorporación de especies en tiempos más recientes, contribuyen a aumentar la riqueza florística de esa región. En California, las especies relictas también están asociadas a refugios méxicos con neblinas costeras, mientras que las neoadémicas están asociadas a áreas ecotonales con mayor heterogeneidad en cuanto a topografía, suelos, etc. En el caso de la vegetación relictual de Chile central, la heterogeneidad ambiental también parece influir en la incorporación de especies esclerófilas en la comunidad. Estas especies exhiben valores de importancia mayores en los extremos más xéricos del gradiente ambiental dentro de las localidades estudiadas. La secuencia de incorporación de especies esclerófilas queda así determinada por los diferentes requerimientos hídricos de las especies, como ha sido sugerido por Armesto & Martínez (1978) en un análisis de la distribución de sus abundancias en un gradiente ambiental de la zona mediterránea de Chile.

Sin embargo, esta dinámica de continuo cambio de especies que habría experimentado el bosque de Chile central afectaría la mantención de las especies relictas en la vegetación. En efecto, en una comunidad sometida a constante reducción areal por el deterioro climático y la intervención

humana, se esperaría un aumento en la probabilidad de extinción de los elementos más méxicos. Este proceso tendría su mayor impacto sobre las especies epífitas, debido a que esta forma de vida está supeeditada a condiciones ambientales muy húmedas. Este hecho explicaría la discontinuidad distribucional a nivel de Chile central, del grupo de epífitas comunes entre el bosque valdiviano y los relictos más boreales (cfr. Villagrán & Armesto 1980).

De la comparación de las curvas dominancia-diversidad para los dos valores de importancia considerados (áreas basales y coberturas) se pueden obtener algunos indicios sobre el estado actual de los bosques relictos. Así, por ejemplo, la fuerte dominancia por parte del olivillo de acuerdo a las áreas basales de troncos podría reflejar el predominio de una clase de individuos de mayor edad para esta población (Leak 1975). Puesto que el olivillo es también dominante en cobertura, esta especie se destaca como el único taxa relicto efectivamente exitoso en Chile central. La otra especie arbórea relictual dominante de los relictos del Norte Chico, *Myrceugenia correaefolia*, tiene requerimientos más xéricos que el olivillo, según Muñoz y Pisano (1947). Es posible postular que esta especie ha sido desplazada de la vegetación de Chile central, probablemente por competencia con especies esclerófilas de requerimientos similares. En conclusión, los resultados sugieren una tendencia gradual hacia el reemplazo de las especies relictas por especies esclerófilas en los bosques de Chile central. Estas últimas especies estarían mejor adaptadas a las condiciones de clima mediterráneo.

APENDICE 1

Valores promedio y rango de coberturas relativas de follaje del estrato arbóreo-arbustivo-enredaderas en relictos de neblina de Chile Central y Norte Chico (30-34°S)

Mean % cover and range for trees, shrubs and vines in relict, cloud forest of Central Chile and Norte Chico (30-34°S)

LOCALIDADES	Fray Jorge		Talinay		Santa Inés		Cerro Imán		Zapallar		Córdoba		El Roble		
RANGO LONGITUDINAL (m s.n.m.)	400-600		680-760		400-800		580-650		200-420		50-100		100-210		
RANGO EXPOSICIONES	S-SW-W		S-SW-W		SE-S-SW		S-SW-W		E-SE-SSW-W		SE-S-SW-W		S-SW-W		
MICROPENDIENTES; CLASE MAS FRECUENTE (°)	-		21-30		21-30		11-20		11-20		31-40		31-40		
NUMERO DE PARCELAS	8		4		10		8		8		11		8		
XY RANGO COB. RELAT. ESTRATO ARBOREO	66 (53,5-79)		75 (65-83)		87,5 (65-100)		69,5 (61-82)		78 (58-94)		63 (23-81)		56 (43-73)		
XY RANGO COB. RELAT. ESTRATO ARBUSTIVO	34 (21-46,5)		25 (17-35)		12,5 (0-35)		30,5 (18-39)		22 (6-42)		37 (23-77)		44 (27-57)		
NUMERO DE ESPECIES	20		9		16		29		25		41		35		
ABR. ELEMENTO RELICTUAL (2)															
(1)															
O	Aextoxicon punctatum R. et P.	46,7	22,1-93,4	58,4	31,4-80,7	75,9	51,3-90,0	39,5	4,9-73,2	41,6	19,8-59,8	38,0	7,7-64,5	20,5	0-51,4
Mc	Myrceugenia correaefolia (H. et A.) Berg	13,5	0,2-26,9	0,9	0- 2,4	14,8	0,13-30,3	-	-	3,5	0-17,5	1,9	0-10,7	0,1	0- 0,2
Rs	Rhaphithamnus spinosus (A. Juss.) Mold.	6,6	0,3-23,0	12,6	5,4-22,7	2,1	0-13,0	2,2	0- 8,1	0,1	0- 0,5	-	-	-	-
Dw	Drimys winteri Forst.	6,8	0-32,4	5,8	0-13,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Am	Azara microphylla Hook.	4,4	0-13,4	2,6	0,4- 7,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gs	Griselinia scandens (R. et P.) Taub.	15,7	2,9-37,8	14,5	3,8-35,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
As	Adenopeltis serrata (Ait.) Johnst.	0,2	0- 1,0	-	-	-	-	0,1	0- 0,9	-	0- 4,4	2,4	0-16,1	0,9	0- 4,2
Rp	Ribes punctatum R. et P.	0,1	0- 0,6	-	-	0,1	0- 0,7	0,8	0- 3,4	+	0- 0,2	-	-	1,0	0- 3,7
Ds	Ctenitis spectabilis (Kaulf.) Kunkel	-	-	2,9	0-10,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pf	Polypodium feullei Bert.	1,7	0- 5,6	2,3	0,8- 6,0	0,3	0- 1,7	0,4	0- 2,5	+	+	+	-	0,1	0- 0,4
Pf	Peperomia fernandeziana Miq.	0,3	0- 1,6	0,2	0- 0,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pc	Peperomia coquimbensis Skottsbo.	1,9	0- 5,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ad	Asplenium dareoides Desv.	0,4	0- 2,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
H	Hymenophyllum peltatum (Poir.) Desv.	0,1	0- 0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S	Serpilopsis caespitosa (Gaud.) C. Chr.	+	0- 0,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Σ	98,4		100,2		93,2		43,0		45,9		42,3		22,6	
ELEMENTO ESCLEROFILO-MESICO															
Ca	Cryptocarya alba (Mol.) Looser	-	-	-	-	2,0	0-12,4	15,5	0-53,0	7,6	0-24,0	10,2	0-25,9	10,9	0,7-26,7
Pb	Peumus boldus Mol.	-	-	-	-	1,5	0- 9,5	3,1	0- 6,6	4,3	0-23,7	4,3	0-15,2	5,0	0-12,0
Cm	Citronella mucronata (R. et P.) D. Don	-	-	-	-	1,0	0- 5,0	5,0	0-38,3	0,1	0- 0,7	1,6	0- 9,7	0,8	0- 4,6
Sy	Senecio yegua (Colla) Cabr.	-	-	-	-	0,4	0- 2,6	0,3	0- 2,5	-	-	0,3	0- 2,7	2,5	0-10,4
Er	Escallonia revoluta (R. et P.) Pers.	-	-	-	-	+	0- 0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Bm	Beilschmiedia miersii (Gay) Kosterm.	-	-	-	-	-	-	0,3	0- 2,3	17,7	0-54,6	-	-	-	-
Sl	Schinus latifolius (Gill.) Engler	-	-	-	-	-	-	5,4	0-25,9	1,4	0- 6,8	1,5	0- 6,8	0,1	0- 0,5
Mo	Myrceugenia obtusa (DC.) Berg	-	-	-	-	-	-	2,7	0- 7,2	9,3	0-29,3	1,0	0- 3,7	0,1	0- 0,6
Ss	Senna stipulacea (Ait.) Irwin y Barneby	-	-	-	-	-	-	0,8	0- 4,1	0,1	0- 0,8	0,1	0- 1,1	1,7	0- 6,4
Sn	Solanum nigrum L.	0,1	0- 0,9	-	-	-	-	-	-	+	0- 0,1	-	-	-	-
Lch	Luma chequen (Mol.) A. Gray	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0- 4,3	-	-
	Σ	0,1		0,0		4,9		33,1		40,5		19,4		21,1	

LOCALIDADES	Fray Jorge	Talinay	Santa Inés	Cerro Imán	Zapallar	Córdoba	El Roble
RANGO LONGITUDINAL (m s.n.m.)	400-600	680-760	400-800	580-650	200-420	50-100	100-210
RANGO EXPOSICIONES	S-SW-W	S-SW-W	SE-S-SW	S-SW-W	E-SE-SSW-W	SE-S-SW-W	S-SW-W
MICROPENDIENTES; CLASE MAS FRECUENTE (°)	-	21-30	21-30	11-20	11-20	31-40	31-40
NUMERO DE PARCELAS	8	4	10	8	8	11	8
X Y RANGO COB. RELAT. ESTRATO ARBOREO	66 (53,5-79)	75 (65-83)	87,5 (65-100)	69,5 (61-82)	78 (58-94)	63 (23-81)	56 (43-73)
X Y RANGO COB. RELAT. ESTRATO ARBUSTIVO	34 (21-46,5)	25 (17-35)	12,5 (0-35)	30,5 (18-39)	22 (6-42)	37 (23-77)	44 (27-57)
NUMERO DE ESPECIES	20	9	16	29	25	41	35

ELEMENTO ESCLEROFILO-XERICO

Lc	Lithraea caustica (Mol.) H. et A.	-	-	-	4,1	0-17,0	-	2,9	0-12,9	1,0	0- 3,5
Ep	Escallonia pulverulenta (R. et P.) Pers.	-	-	-	0,2	0- 1,0	-	4,0	0-12,6	1,6	0,2- 6,0
Ac	Azara celastrina D. Don	-	-	-	0,2	0- 1,5	-	0,5	0- 2,2	1,2	0- 7,5
Mr	Myrceugenia rufa (Colla) Skottsrb.	-	-	-	0,3	0- 2,6	-	0,3	0- 1,5	-	-
Mb	Maytenus boaria Mol.	-	-	-	+	0- 0,2	-	-	-	-	-
Ko	Kageneckia oblonga R. et P.	0,2	0- 1,6	-	-	-	-	-	-	0,6	0- 4,4
Qs	Quillaja saponaria Mol.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	0- 0,1
	Σ	0,2	0,0	0,0	4,8		0,8	7,7		4,4	

ELEMENTO HIGROFILO

Ach	Aristotelia chilensis (Mol.) Stuntz.	-	-	1,0	0- 6,3	0,7	0- 5,3	0,6	0- 2,8	6,2	0-24,5	0,2	0- 1,0
Ld	Lomatia dentata (R. et P.) R. Br.	-	-	0,2	0- 1,1	-	-	-	-	-	-	-	-
La	Luma apiculata (DC.) Burret	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,4	0-27,4
De	Dasyphyllum excelsum (DC.) Greene	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,0	0-13,1
No	Nothofagus obliqua (Mirb.) Oerst.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	0- 4,5
	Σ	0,0	0,0	1,2	0,7		0,6	6,2		9,7			

ELEMENTO MATORRAL DECIDUO

Ba	Berberis actinacantha (Mart.) Martius	0,1	0- 0,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sp	Senecio planiflorus Kunze	0,1	0- 0,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eg	Eupatorium glechonophyllum Less.	0,5	0- 4,3	-	-	0,2	0- 1,3	0,2	0- 1,9	1,6	0- 7,2	1,0	0- 2,8
Es	Eupatorium salvia Colla	0,4	0- 3,3	-	-	0,2	0- 1,7	-	-	1,7	0-14,1	1,1	0- 3,1
Bc	Baccharis concava Pers.	-	-	-	+	0- 0,4	-	-	-	0,2	0- 1,9	-	-
Chc	Chusquea cumingii Nees	-	-	-	0,6	0- 5,7	3,8	0-21,3	0,1	0- 0,7	6,9	0-21,3	26,7
Ls	Lobelia salicifolia Sweet	-	-	-	-	-	0,2	0- 1,6	-	0,7	0- 3,9	-	10,2-38,2
Tt	Trevoa trinervis Miers	-	-	-	-	-	+	0- 0,2	-	0,2	0- 1,9	-	-
Cp	Cestrum parqui L'Herit	-	-	-	-	-	+	0- 0,4	-	-	-	-	-
Fl	Fuchsia lycioides Andr.	-	-	-	-	-	-	-	+	0- 0,1	-	-	-
Po/Pm	Podanthus ovatifolius Lag. (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0	0- 6,2	0,1	0- 0,4
Sm	Stachys macraei Benth.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	0- 0,2	-	-
Ep	Eryngium paniculatum Cav. et Dom.	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	0- 2,9	-	-
C	Calceolaria sp	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0- 4,1	-	-
B	Baccharis marginalis DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	0,6	0- 5,8	-	-
	Σ	1,1	0,0	0,6	4,4		0,3	13,6		28,9			

ENREDADERAS Y EPIFITAS

Lf	Lardizabala funaria (Mol.) Looser	-	-	0,1	0- 0,8	11,8	0,4-25,8	9,1	0-32,0	-	-	0,6	0- 3,8
Fp	Proustia pyrifolia Lag.	-	-	+	0- 0,1	1,4	0,2- 3,5	2,0	0- 5,1	1,6	0- 3,8	6,0	0,4-15,9
Cs	Cissus striata R. et P.	-	-	-	-	0,6	0- 3,6	0,1	0- 1,0	0,7	0- 2,3	0,6	0- 1,5
Mh	Muelenbeckia cfr. tamnifolia Meissn.	-	-	-	-	0,1	0- 0,2	-	-	0,2	0- 0,9	0,1	0- 0,5
D	Dioscorea spp. (4)	-	-	-	-	-	-	2,3	0-14,1	3,7	0-14,9	-	-
Ga	Galium trichocarpum DC.	-	-	-	-	-	-	+	0- 0,2	0,8	0- 7,7	-	-
Vn	Vicia nigricans H. et A.	-	-	-	-	-	-	0,1	0- 0,7	-	-	-	-
Tt	Tristerix tetrandus (R. et P.) Martins	-	-	-	-	-	-	0,2	0- 1,6	0,3	0- 1,7	+	0- 0,1
Rh	Relbunium hypocarpium (L.) Hemsl.	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1	0- 1,2	-	-
Ru	Rubus ulmifolius Schott f.	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	0- 1,8	0,2	0- 1,2
Bs	Bomarea salsilla (L.) Herb.	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0	0- 6,9	3,1	0- 9,1
T	Tropaeolum spp (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	0- 3,6	0,1	0- 0,5
Dm	Diplolepis menziesii R. et S.	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	0- 2,8	0,8	0- 5,7
Ml	Mutisia latifolia D. Don	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0- 2,3	-	-
Lh	Lathyrus hookerii G. Don	-	-	-	-	-	-	-	-	+	0- 0,5	-	-
At	Argythamnia tricuspidata (Lam.) Muell-Arg.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,5	0- 4,9
	Σ	0,0	0,0	0,1		13,9		13,8		10,0		13,9	
	Σ	99,8	100,2	100,0		100,0		101,1		99,2		99,9	

(1) Abreviaturas utilizadas en las Figs. 1-4; (2) Para la clasificación de los elementos se consideraron los autores: RELICTUAL (Muñoz & Pisano, 1947); ESCLEROFILO-MESICO (Alianza *Cryptocaryon*, Oberdorfer, 1960; Armesto & Martínez, 1978); ESCLEROFILO-XERICO (Alianza *Lithraion*, Oberdorfer, 1960; Armesto & Martínez, 1978); HIGROFILO (Oberdorfer, 1960; Schmithüsen, 1956); DECIDUO (Alianza *Acacio-Cestrion*, Oberdorfer, 1960; Armesto & Martínez, 1978); (3) Además de *Podanthus mitiqui* (DC.) Lindl.; (4) *Dioscorea parviflora* Phil.; *bryoniaefolia* Poepp.; *humifusa* Poepp.; *pedicellata* Phil.; (5) *Tropaeolum*: *tricolor* Sweet.; *ciliatum* R. et P.; *brachyceras* H. et A.; *polyphyllum* Cav.
 += valores menores que 0,1.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras desean expresar su agradecimiento a Juan Armesto e Italo Serey, por la lectura crítica de este manuscrito; a Eduardo Fuentes, por sus valiosos comentarios acerca de una versión muy preliminar de este trabajo que permitieron su reformulación presente; a Mélica Muñoz, por la determinación de gran parte del material botánico; a Inés Meza, Francisco Squeo y Oriana Zamora, por su generosa colaboración en el muestreo y en el análisis de los datos. Este trabajo fue financiado a través de los Proyectos N 953/833 y N 2010/8525 de la Universidad de Chile.

LITERATURA CITADA

- ARMESTO JJ, JR GUTIERREZ & JA MARTINEZ (1979) Las comunidades vegetales de la región mediterránea de Chile: distribución de especies y formas de vida en un gradiente de aridez. *Medio Ambiente* 4(1): 62-70.
- ARMESTO JJ & JA MARTINEZ (1978) Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66: 881-889.
- BROWN JH (1971) Mammals on mountaintops: Nonequilibrium insular biogeography. *The American Naturalist* 105: 467-479.
- CARLQUIST S (1974) *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- DI CASTRI F & ER HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Imprenta Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago.
- HAYS JD, JA LOZANO & GI SHACKLETON (1976) Reconstruction of the Atlantic and western Indian Ocean sectors of the 18,000 B.P. Antarctic Ocean. *Geological Society of America Memoir*, 145: 337-372.
- HEUSSER CJ (1983) Quaternary pollen record from Laguna de Tagua Tagua, Chile. *Science* 219: 1429-1431.
- HOFFMANN A (1961) Nuevas interrogantes sobre el bosque de Fray Jorge. *Boletín de la Universidad de Chile* 21: 38-40.
- KUMMEROW J (1966) Aporte al conocimiento de las condiciones climáticas del bosque de Fray Jorge. *Boletín Técnico de la Facultad de Agronomía, Universidad de Chile* 24: 21-28.
- KUMMEROW J, V MATTE & F SCHLEGEL (1961) Zum Problem der Nebelwälder and der zentralchilenischen Küste. *Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 74(4): 135-145.
- LEAK WB (1975) Age distribution in virgin red spruce and northern hardwoods. *Ecology* 56: 1451-1454.
- LOOSER G (1935) Argumentos botánicos a favor de un cambio de clima en Chile central en tiempos geológicos recientes. *Revista Universitaria* 20(6-7): 843-857.
- McARTHUR RH & EO WILSON (1967) *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MORLEY JJ & HAYS JD (1979) Comparison of glacial and interglacial oceanographic conditions in the South Atlantic from variations in calcium carbonate and radiolarian distributions. *Quaternary Research* 12: 396-408.
- MUELLER-DOMBOIS D & H ELLENBERG (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- MUÑOZ C & E PISANO (1947) Estudio de la vegetación y flora de los Parques Nacionales de Fray Jorge y Talinay. *Agricultura Técnica* 7(2): 71-190.
- OBERDORFER E (1960) *Pflanzensoziologische Studien in Chile*. J. Cramer Verlag, Weinheim.
- PEREZ C (1984) Distribución de abundancias, segregación espacial y diversidad de especies en los bosques relictos de la zona mediterránea de Chile. Tesis Universidad de Valparaíso, Facultad de Medicina, Valparaíso.
- PHILIPPI F (1884) A visit to the northernmost forest of Chile. *Journal of Botany* 22: 202-211.
- REDON J (1982) Epiphytische Flechten im Bereich chilenischer "Nebeloasen": Floristischvegetationskundliche Gliederung, Standortbedingungen und ökophysiologisches Verhalten. Tesis doctoral. Julius-Maximilians-Universität, Würzburg.
- SCHMITHÜSEN S (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-89.
- SIMPSON B (1974) Glacial migrations of plants: Island biogeographical evidence. *Science* 135: 698-700.
- SIMPSON EH (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- SKOTTSBERG C (1948) Apuntes sobre la Flora y Vegetación de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). *Acta Horti Gotoburgensis* 18: 91-184.
- STEBBINS GL & J MAJOR (1965) Endemism and speciation in the California flora. *Ecological Monographs* 35(1): 1-35.
- TRONCOSO A, C VILLAGRAN & M MUÑOZ (1980) Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 37: 117-152.
- VILLAGRAN C & JJ ARMESTO (1980) Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte Chico y la zona central con el bosque del sur de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 37: 87-101.
- VILLAGRAN C, M RIVEROS, R VILLASEÑOR & M MUÑOZ (1980) Estructura florística y fisionómica de la vegetación boscosa de la Quebrada de Córdoba (El Tabo) Chile central. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 13: 71-89.
- WHITTAKER RH (1965) Dominance and diversity in the land plant communities. *Science* 147: 250-261.
- WOLFFHÜGEL K (1959) Rätsel der Nothoylaea. *Revista Sudamericana de Botánica* 8 (1-2): 45-58.
- ZUÑIGA J (1979) Fray Jorge: Un relicto boscoso natural de probable origen terciario en el Norte Chico de Chile. *Atenea* 440: 11-37.