

# Modelo de la dispersión polínica actual en la región templada chileno-argentina de Sudamérica y su relación con el clima y la vegetación

A model of present dispersal pollen in the Chilean-Argentine temperate region of South America and its relationship with climate and vegetation

MARTA M. PAEZ <sup>1</sup>, CAROLINA VILLAGRAN <sup>2</sup> y RUBEN CARRILLO <sup>3</sup>

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250 (7600) Mar del Plata, Argentina.

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

<sup>3</sup> Facultad de Ciencias, Instituto de Botánica, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

## RESUMEN

Se presenta un modelo de la dispersión polínica actual, y su relación con la vegetación y el clima, en un transecto entre el Océano Pacífico y Atlántico (42°-44°S y 74°15'-63°20'W) que abarca la región de Chiloé continental e insular en Chile, y el centro-norte de la Provincia de Chubut en Argentina. Se aplicaron técnicas de estadística multivariada (Cluster Analysis y Análisis de Componentes Principales) para analizar 74 muestras de lluvia de polen recolectadas a lo largo del transecto oeste-este. Las unidades polínicas obtenidas se correlacionaron con las formaciones vegetales, los factores ambientales y los regímenes de perturbación. El contraste de los espectros polínicos al oeste y este de los Andes estaría determinado por las diferencias en las precipitaciones medias anuales. Los bosques templado-lluviosos, Subantárticos y las formaciones Altoandinas de ambas cordilleras, asociados a montos de precipitaciones entre 1500 y más de 3000 mm anuales, se caracterizan por taxa polínicos arbóreos. En cambio, la Estepa Patagónica y el Monte, con montos anuales entre 100 y 600 mm, por taxa arbustivos y herbáceos. El grado de ecuabilidad es otra variable significativa en la distribución altitudinal de la lluvia de polen de los bosques y semidesiertos. Los bosques de los niveles altitudinales bajos e intermedios (hasta 400 m) y el Monte, en ambientes relativamente ecuatoriales, se segregan de los bosques de los niveles altos (sobre 400 m), formaciones Altoandinas y sector occidental de la Estepa, en ambientes con condiciones más fluctuantes. En particular, el contraste de los espectros polínicos de los bosques de los niveles bajos e intermedios de ambas cordilleras parece estar determinado por la temperatura y la influencia mediterránea: el Bosque Valdiviano (100-300 m), con *Eucryphia/Caldcluvia*, *Aextoxicon punctatum*, y *Weinmannia trichosperma*, y el Bosque Nordpatagónico (250-600 m), con *Drimys winteri*, *Lepidoceras kingii* y Myrtáceas. La distribución de la lluvia de polen en los ambientes áridos y semiáridos al este de los Andes estaría determinada por la temperatura y la distribución anual de las precipitaciones. El sector occidental de la Estepa, con Poaceae, Cyperaceae y *Mulinum spinosum*, tiene temperaturas medias de 8°C y precipitaciones concentradas en el invierno. El Monte, con *Larrea*, *Chuquiraga*, *Prosopis*, Chenopodiaceae, *Schinus* y *Lycium*, exhibe temperaturas medias entre 11° y 14°C y una distribución anual relativamente más uniforme de las precipitaciones. Se discute este modelo de la lluvia de polen actual y sus implicancias climáticas, en relación con los espectros polínicos fósiles de distintos períodos del último ciclo glacial-interglacial documentados para la región templada de Sudamérica

**Palabras claves:** lluvia de polen, Austrosudamérica, estadística multivariada.

## ABSTRACT

We present a model of contemporary pollen dispersal and its relation with climate and vegetation in a transect from the Pacific to the Atlantic Oceans (42-44°S and 74°15'-63°20'W). This transect comprises continental and insular Chiloé in Chile, and the central north of the Province of Chubut in Argentina. Multivariate statistical methods (Cluster Analysis and Principal Component Analysis) were applied for 74 pollen rain samples collected along the west-east transect. The pollen assemblages obtained were correlated with plant formations, environmental factors and disturbance regimes. The contrast between the pollen spectra from west and east of the Andes would be determined by the strong differences in average annual precipitation levels. Temperate rainforests, and high andean formations in both cordilleras, associated to precipitation levels that range from 600 to more than 3000 mm annuals, are characterized by arboreal pollen. On the other hand, the Patagonian Steppe and the Monte, with precipitation levels that range from 100 to 300 mm are characterized by shrubby and herbaceous pollen taxa. The degree of equability would be a significant variable in the altitudinal distribution of pollen rain in forests and semi-deserts. Forests growing at lower and intermediate altitudes (up to 400 m), and the Central Steppe and the Monte, are developing in relatively equable environment. They may be segregated from higher altitude formations (above 400 m) and the western Steppe, which are developing in more unstable conditions. The contrast between the pollen spectra of forests located at lower and intermediate levels of both cordilleras seems to be determined mostly by temperature and mediterranean influences: The Valdivian forest (100-300 m) with *Eucryphia/Caldcluvia*, *Aextoxicon punctatum* and *Weinmannia trichosperma*, and the North-Patagonian forest (250-600 m) with *Drimys winteri*, *Lepidoceras kingii* and Myrtaceae. The distribution of pollen rain in the arid and semi-arid regions east of the Andes would be determined by temperature and the annual distribution of precipitation: the western Steppe is characterized by Poaceae, Cyperaceae, Caryophyllaceae, *Mulinum spinosum* and Fabaceae, with average temperatures around 8°C and precipitation confine to the winter months. On the other hand, the Monte, with *Larrea*, *Chuquiraga*, *Prosopis*, Chenopodiaceae, *Schinus* and *Lycium*, with temperatures between 11° and 14°C and a more homogeneous annual distribution of rainfall. In this model, we discuss the use of current pollen rain, and its climatic implications, in relation with documented fossil pollen records of the last glacial-interglacial cycle of temperate South America.

**Key words:** pollen rain, Austral South America, multivariate statistics.

## INTRODUCCION

El avance en el conocimiento de la dinámica histórica cuaternaria de la vegetación templada de Sudamérica está fuertemente vinculado al entendimiento de los cambios en los sistemas climáticos durante los ciclos glacial-interglaciales del Pleistoceno, y de la respuesta de la vegetación a dichos cambios.

La región templada de Sudamérica ha recibido destacada atención por sus numerosas y claras evidencias glaciales (Caldenius 1932, Brüggén 1950, Mercer 1976, Porter 1981, Clapperton 1983, Denton 1993), siendo así una de las mejor conocidas de Sudamérica y constituyendo una zona clave para entender los cambios climáticos cuaternarios del Hemisferio Sur y a escala global.

Entre los métodos más utilizados en la reconstrucción del clima cuaternario de las regiones templadas de Sudamérica destaca el análisis de polen de depósitos entre 39° y 55°S, iniciado en la Patagonia chileno-argentina por el investigador finlandés Vaino Auer (1958) y seguido por estudios de Heusser (1966, 1974, 1991), Markgraf (1983, 1984), Villagrán (1985, 1988, 1991), Paez (1991, 1993), Mancini (1989), Mancini & Trivi (1991) y Schäbitz (1989, 1991a, 1991b).

Sin embargo, la interpretación climática de los registros palinológicos ha resultado controversial, en lo que se refiere al valor indicador de los espectros de polen dominantes en el pasado. Esto ha sucedido porque existen muy pocos estudios que consideren previamente la calibración de la lluvia de polen con la distribución y abundancia de la vegetación, y con la gama de factores ambientales determinantes. Por otro lado, no siempre se ha considerado en la interpretación y correlación de los registros de Sudamérica el marcado contraste de los gradientes térmico y pluviométrico, determinado por la presencia de dos cordilleras longitudinales a lo largo de la región. Este contraste probablemente se acentuó aún más durante las edades glaciales, cuando la circulación atmosférica se intensificó (Climap 1981), la Cordillera de los Andes fue repetidamente cubierta por

glaciares y sedimentos volcánicos (Auer 1958, Stern 1990, Besoain 1985), los suelos de la Cordillera de la Costa fueron perturbados por procesos como la solifluxión (Veit & Garleff 1993), y los pisos montañosos bajos y valles intensamente afectados por la actividad glacial y glaciofluvial.

El propósito de este trabajo es elaborar un modelo de la dispersión polínica actual en relación con la vegetación y sus implicancias climáticas, en un transecto desde el Océano Pacífico hasta el Océano Atlántico, entre los 42°-44°S y 63°15'-74°15'W. Considerando la amplia gama de formaciones vegetales, climas, suelos y topografías que atraviesa el transecto, se espera proporcionar una herramienta adecuada para interpretar por analogía los registros polínicos del pasado en la región templada de Sudamérica.

Parte de la información de Argentina y Chile utilizada en este trabajo ha sido extraída de tesis realizadas en la región (Carrillo 1990, Paez 1991, Aravena 1991). Estudios similares se han desarrollado en otros ecosistemas del Cono Sur de Sudamérica, principalmente en Argentina: a lo largo del eje cordillerano, incluyendo desde vegetación árida a templada (D'Antoni & Markgraf 1977, Markgraf *et al.* 1981, Schäbitz 1989); en transecciones oeste-este en las formaciones de la Estepa Pampeana (Prieto 1989, 1992), Espinal (Entrocassi 1993), Monte (Paez 1991, Entrocassi 1993), Estepa Patagónica y Bosques Subantárticos (Mancini 1989, 1993, Paez 1991, Stutz 1992).

## AREA DE ESTUDIO

El área del transecto estudiado abarca la región de Chiloé continental e insular, en Chile, y el sector centro - norte de la provincia de Chubut, en Argentina. En este ámbito se reconocen cuatro grandes unidades topográficas en sentido oeste-este: Isla Grande de Chiloé (gran parte Cordillera de la Costa), islas y archipiélagos que separan los golfos de Ancud y Corcovado, Cordillera de los Andes y Meseta Patagónica extraandina (Fig.1).

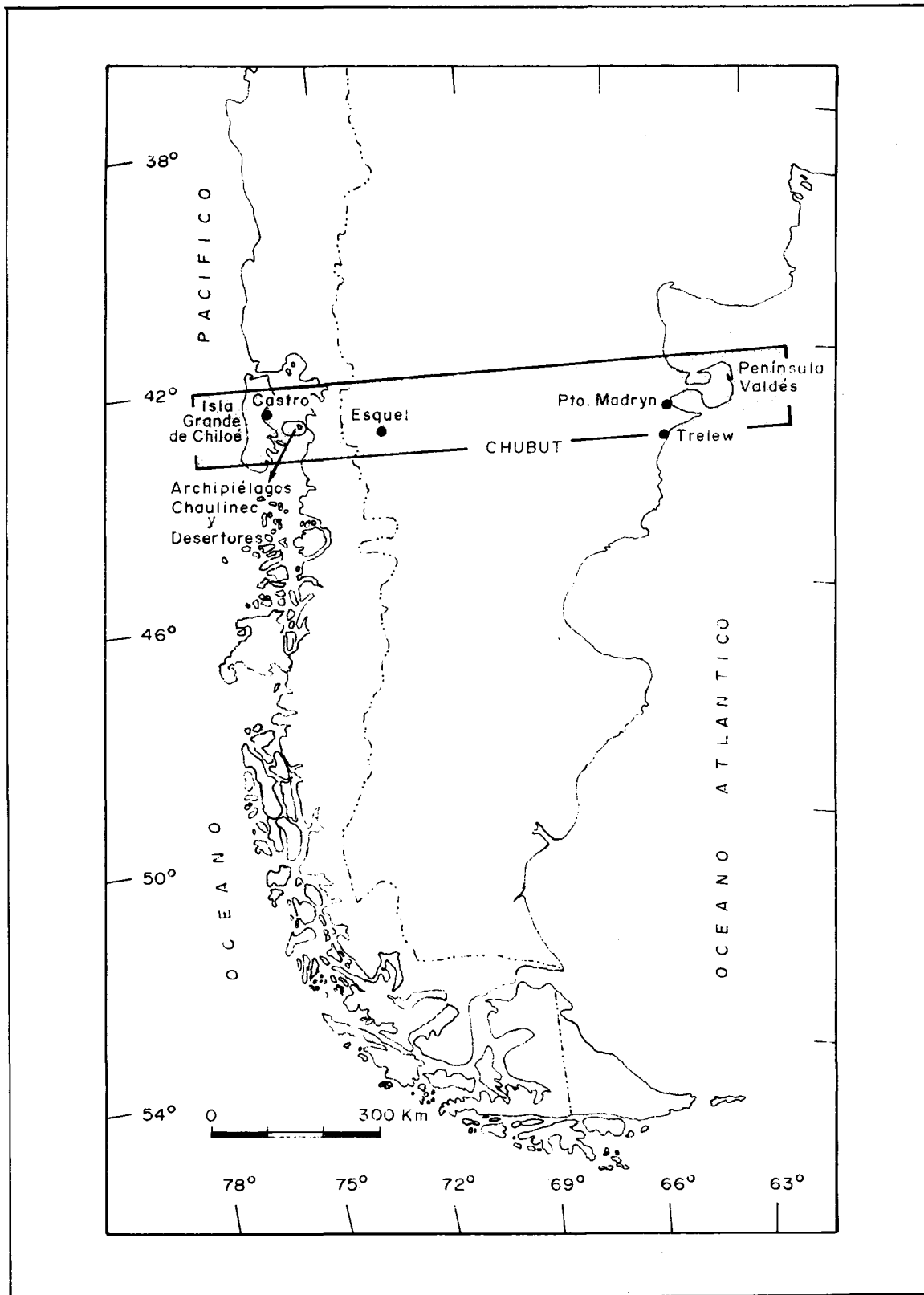


Fig. 1: Situación geográfica del transecto estudiado.  
 Geographic location of the transect studied.

*Isla de Chiloé, Cordillera de Piuchué.*

La Isla Grande de Chiloé representa la continuación meridional de la Cordillera de la Costa de Chile, conocida localmente como Cordillera de Piuchué. Es un cordón montañoso constituido básicamente por rocas metamórficas de edad Paleozoica y/o Precámbrica, que se extiende a lo largo de la costa pacífica ocupando toda el área norcentral de la Isla Grande. Las alturas medias oscilan entre 400 y 500 m, siendo la altura máxima el cerro Metalqui (840 m). En el sector central de la isla de Chiloé, la Cordillera de Piuchué es interrumpida por un sistema de dos lagos interconectados, el Huillinco y el Cucao. Al sur de estos lagos la cordillera forma mesetas suaves que no sobrepasan los 200 m. De acuerdo con Heusser (1990, 1991) y Heusser & Flint (1977), depósitos de al menos tres glaciaciones cubren la costa oriental de la isla, llegando hasta los faldeos de la Cordillera de Piuchué sin sobrepasarla. Las unidades Fuerte San Antonio e Intermedia exhiben fuerte intemperización de clastos y están más allá del límite de fechado del C14. La unidad más joven es considerada equivalente a los cordones morrénicos de la última glaciación Llanquihue, descrita para los depósitos de las riberas occidentales de la serie de lagos glaciales del continente más al norte.

*Archipiélagos Chaulinec y Desertores.*

Estos grupos de islas actualmente interconectan, con profundidades oceánicas bajas, a la Isla Grande con el continente, representando así los remanentes del Valle Central del continente adyacente más al norte. De acuerdo con Heusser (1990), los glaciares andinos de piedemonte cruzaron hasta la Isla Grande de Chiloé cuando la Depresión Central, ahora a más de 200 m de profundidad, estaba emergida por el descenso glacial del nivel del mar.

*Cordillera de los Andes.*

Corresponde estructuralmente a un conjunto de bloques levantados por procesos tectónicos que se intensificaron durante el Terciario Superior, y ha sido repetidamente afectada por las glaciaciones del Pleistoceno. La altura promedio del cordón andino en el sector estudiado es de alrededor de 2000 m. Entre los volcanes del sector

destacan el Hornopirén (1670m), Apagado (1210m), Huequi o Huequén (1050 m), Michinmahuida (2470m) y Corcovado (2300m), los dos últimos con erupciones importantes registradas en las tres últimas centurias (Casertano 1993).

*Meseta Patagónica.*

La Precordillera y las Sierras Centrales Patagónicas constituyen dos unidades orográficas extrandinas paralelas ubicadas aproximadamente al oeste de los 70°W. Hacia el este, se extienden extensas planicies constituidas por mesetas, con alturas entre 100 y 800 m, disectadas por el sistema hidrográfico del río Chubut. Las mesetas están constituidas por una variedad de geofomas: terrazas y piedemonte, depresiones con cuerpos de agua temporarios, mallines y cañadones transversales.

## CLIMA

La región del transecto estudiado corresponde al área de influencia del cinturón de los vientos del oeste del Hemisferio Sur, donde las vicisitudes del tiempo atmosférico están controladas por el paso de sistemas depresionarios con el mal tiempo concentrado en sus frentes (Fuenzalida 1993). La topografía local determina fuertes contrastes en la distribución de las precipitaciones a lo largo de las regiones atravesadas por el transecto. Las cimas de la Cordillera de Piuchué, y los grupos de pequeñas islas al oriente de la Isla Grande, están fuertemente expuestas a la acción de los oeste y reciben precipitaciones de hasta 3000 mm anuales (Holdgate 1961, Hajek & di Castri 1975). En la costa oriental de la Isla Grande, el efecto de sombra de lluvias ejercida por las montañas costeras determinan descensos sustanciales de las precipitaciones, con montos anuales entre 1500 y 2000 mm. En la vertiente occidental de los Andes, nuevamente muy expuesta a la influencia oceánica, las lluvias aumentan a razón de 1300 mm/km (Benítez & Vidal 1982), de manera que las cuencas cordilleranas reciben montos sobre los 4000 mm y abundantes nevazones invernales. En contraste, en la vertiente andina oriental y en la meseta patagónica, a sotavento de los

oeste, las masas de aire que ingresan son muy secas y más cálidas, hecho que se expresa en un abrupto descenso de las lluvias, desde montos anuales de 600 mm en la precordillera, hasta 150 mm o menos en la meseta central y costa Atlántica (Soriano *et al.* 1983).

Durante el verano austral la ruta de las tormentas se sitúa al sur de la región, a los 55°S (Fuenzalida 1993); en consecuencia, el área de estudio se encuentra bajo los efectos del sistema anticiclónico. Este hecho se expresa en una tendencia mediterránea, con al menos un mes seco en la región chilena y con mayores frecuencias y velocidades de viento del oeste y altas tasas de evapotranspiración en la meseta patagónica. Al este de los 66°W las precipitaciones aumentan de oeste-este, por la influencia marginal del sistema climático del este (Barros 1977, Beeskow *et al.* 1987, Coronato & del Valle 1988).

Al oeste de los Andes las temperaturas son templadas, con promedios anuales entre 6,5° y 11,6°C. Los valores promedio más altos se alcanzan en la costa oriental de la Isla Grande de Chiloé (10,6° - 11,6°C), mientras que en la cima de la Cordillera de Piuchué los promedios anuales descienden a 5° - 6°C, con nevazones invernales y heladas poco frecuentes (Ruthsatz & Villagrán 1991). Las amplitudes anuales, entendidas como la diferencia entre el promedio del mes más cálido y el mes más frío, son modestas en la costa Pacífica, con valores característicos entre 9,5° y 12,8°C, en tanto que en los Andes ascienden hasta 23°C (Hajek & di Castri 1975). Al este de los Andes las temperaturas anuales promedio más bajas ocurren en el sector occidental (8°C), ascendiendo en el sector central y costa (13,2°C) (Coronato & del Valle 1988). Las amplitudes anuales son muy marcadas en toda la región, entre 23,8° y 27,9°C, reflejando así la mayor continentalidad de esta área en comparación con la región Pacífica.

#### SUELOS

De acuerdo a Veit (1993) y a Besoain (1985), el material original de los suelos de

la Cordillera de la Costa, Valle Longitudinal y Andes del centro-sur de Chile proviene fundamentalmente de sedimentos glaciales, fluvio-glaciales y volcánico-eólicos del Pleistoceno Superior/Holoceno.

Los suelos típicos desarrollados sobre este material son los Trumaos, que corresponden a los Andosoles (FAO 1971). En los sectores bajos de las planicies fluvio-glaciales predominan los Ñadis, suelos hidromórficos con reducida capacidad de drenaje, que corresponden a los Gleysols (FAO 1971). Ambos suelos son ricos en humus y se caracterizan por su porosidad, densidades aparentes bajas, elevada capacidad de retención de agua, alta capacidad de intercambio catiónico y de fijación de fosfatos (Veit 1993, Besoain 1985). En el borde occidental del Valle Longitudinal de Chile central-sur hasta la costa noroccidental de la Isla Grande de Chiloé, llegan hasta la superficie suelos relictos, los cuales parcialmente se han desarrollado en cenizas antiguas del Pleistoceno y, en parte, sobre rocas metamórficas del basamento. Son los suelos Rojo Arcillosos o Nitisols (FAO 1971), con contenidos de arcilla de hasta 80% y un grado de intemperización más intensa que los Trumaos y Ñadis (Veit 1993).

En la Cordillera de la Costa, a causa del aumento de las precipitaciones con la altura, los Gleyic Podzols o Histosols son los suelos típicos de las cimas. Estos suelos están frecuentemente anegados, son pobres en nutrientes y lavados por las abundantes lluvias (Ruthsatz & Villagrán 1991, Veit 1993). En los Andes, predominan materiales volcánicos más gruesos de deposición directa, como cenizas, piroclásticos y sus equivalentes, retransportados por glaciares, lahares, viento o agua. En las cercanías de los volcanes, la depositación de piroclásticos continúa hasta la actualidad.

En el sector occidental de la meseta patagónica, predominan los suelos Castaños y asociados, derivados de detritos glaciales y material volcánico con texturas variadas de gravas y cantos rodados. Hacia el este, los Sierozem, suelos de poca profundidad con cantos rodados y gravas y textura de arena en las áreas con precipita-

ciones inferiores a 200 mm anuales y los Aluviales en el valle del río Chubut, de amplio rango de tamaño de partículas (Soriano *et al.* 1983). El área presenta evidencias de erosión hídrica y eólica en el sector occidental y centro-este, respectivamente. De acuerdo con Soriano & Movia (1986) la aridez, intensidad y frecuencia de los vientos dominantes, estructura de la vegetación, presencia de lagunas temporarias y depresiones, afloramientos de material friable, areniscas, depósitos glaciares y fluvio-glaciares y el efecto de pastoreo, son los factores que generan los procesos erosivos en el área. En particular, el pastoreo es considerado la principal fuente que desencadena erosión desde los últimos 70 años.

#### VEGETACION

Desde el punto de vista fitogeográfico, el área estudiada abarca una variada gama de formaciones vegetales. De oeste a este se distinguen: 1. Bosques Siempreverdes templado-lluviosos de los Andes occidentales y Cordillera de la Costa; 2. Bosques Deciduos Subantárticos de *Nothofagus pumilio* en los altos Andes; 3. Formaciones Altoandinas de herbáceas; 4. Estepas y Semidesiertos Patagónicos, sectores occidental y central Chubutense y 5. Monte (Fig. 2).

A continuación se describe en forma muy sucinta la composición florística y la distribución de estas formaciones vegetales, de acuerdo a Oberdorfer 1960, Villagrán 1993, Aravena 1991, Paez 1991, Soriano 1956, Soriano *et al.* 1983, y Mares *et al.* 1985.

#### BOSQUES SIEMPREVERDES TEMPLADO-LLUVIOSOS DE LOS ANDES OCCIDENTALES Y CORDILLERA DE LA COSTA

Gran parte de la región templada andino-occidental corresponde a ecosistemas de bosques, predominantemente laurifolios, caracterizados por alta pluviosidad y temperaturas moderadas debido a la influencia oceánica (Alaback 1991). Se reconocen tres

formaciones principales de bosques templado-lluviosos, en correspondencia con el gradiente de disminución de las temperaturas y aumento de las precipitaciones desde el norte hacia el sur: Bosque Valdiviano (38°-43°S), Bosque Nordpatagónico (43°-47°S) y Bosque Subantártico (47°-55°S) (Schmithüsen 1956, Oberdorfer 1960). Esta misma zonación latitudinal se repite en los gradientes altitudinales de ambas cordilleras del transecto de estudio.

*Bosque Valdiviano*: este tipo de bosque se distribuye en los faldeos de la Cordillera de Piuchué y en la vertiente occidental de los Andes, desde el nivel del mar hasta aproximadamente 250 - 300 m. Factores como la precipitación, suelos, pendiente, exposición y régimen de perturbación determinan la distribución de distintas asociaciones florísticas. *Aextoxicon punctatum* y especies de Mirtáceas, como *Myrceugenia planipes*, *M. ovata* y *Luma apiculata*, predominan preferentemente en las laderas de la costa pacífica y en los Archipiélagos de Chaulinec y Desertores. En cambio, en los faldeos orientales de la Cordillera de la Costa y en los Andes predomina la asociación de *Nothofagus dombeyi*, *Eucryphia cordifolia*, *Caldcluvia paniculata* y Proteaceas.

*Bosque Nordpatagónico*: por sobre 250 - 300 m y en ambas cordilleras predomina el bosque Nordpatagónico, formación compleja integrada por distintas asociaciones dependiendo de la distribución anual de las temperaturas, régimen de perturbación y suelos. En la Cordillera de la Costa predominan ampliamente las Mirtáceas asociadas a *Laurelia philippiana*; en los Andes las especies dominantes son *Weinmannia trichosperma* y *Nothofagus dombeyi*. Próximo al límite altitudinal superior de este bosque, sobre 400 m, las Coníferas adquieren creciente importancia, dominando ampliamente en las cimas de la Cordillera de la Costa. Las especies más características en el sotobosque son *Podocarpus nubigena* y *Saxegothea conspicua*. Otras dos Coníferas, *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum*, forman bosques monoespecíficos en turberas o depresiones de las cimas, o se asocian a *Nothofagus dombeyi* en los Andes.

*Bosque Subantártico*: esta formación, caracterizada por la dominancia de

*Nothofagus betuloides*, está poco representada en el área de estudio, siendo su distribución principal al sur de los 49°S. En la cima de la Cordillera de Piuchué, *Nothofagus betuloides* conforma pequeños bosquecillos de hasta 8 m de altura asociado a *Drimys winteri*, *Lomatia ferruginea*, *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum*. Estos bosquecillos son discontinuos e integran, conjuntamente con otras asociaciones no arbóreas, un complejo mosaico vegetal que ha sido denominado formación de Tundras Magallánicas. Destacan en este complejo los matorrales de *Nothofagus antarctica*, *Tepualia stipularis* y *Dacrydium fonckii* y las turberas de cojines duros de *Astelia pumila*, *Gaultheria antarctica*, *Donatia fascicularis*, *Gaimardia australis*, *Oreobolus obtusangulus*, *Tapetia pumila* y otras. En los Andes *Nothofagus betuloides* se registra entre los 1100 y 1200m de altura, asociado a *Nothofagus pumilio*, en el área limítrofe entre el Bosque Nordpatagónico y el Deciduo Subantártico.

#### BOSQUES DECIDUOS SUBANTARTICOS

Por sobre 1000 m de altitud, los bosques deciduos forman una estrecha franja que constituye el límite arbóreo en los Andes (Hueck & Seibert 1981, Oberdorfer 1960). Dos especies subantárticas son las únicas que conforman el dosel, *Nothofagus pumilio* y *N. antarctica*, aunque rara vez crecen juntas. El sotobosque lo constituyen arbustos de *Maytenus disticha*, *Drimys andina*, varias especies de *Berberis* y una serie de herbáceas tales como *Valeriana lapathifolia*, *Lagenophora hirsuta*, *Adenocaulon chilense*, *Viola reichei*, *Machrachaenium gracile* y otras. Estos bosques intergradan gradualmente hacia formaciones Altoandinas y se presentan también en la vertiente andina oriental, llegando hasta el límite con la Estepa Patagónica a los 800 m, en forma de manchones discontinuos sin sotobosque de arbustos ni tapiz herbáceo (Paez 1991).

#### FORMACIONES ALTOANDINAS

Estas formaciones ocupan las altas cumbres andinas, desde los 1200 m en la vertiente occidental y 1500 m en la vertiente oriental. La vegetación está integrada por un mosaico vegetal que incluye arbustos achaparrados de *Nothofagus pumilio*, *N. antarctica*, *Chilotrimum rosmarinifolium* y *Empetrum rubrum*; herbáceas hemiacropitas tales como *Hypochaeris* y *Senecio bolckei*; geófitas tales como *Sisyrinchium junceum* y *Acaena microcephala*; distintas especies de Poáceas y otros pastos tales como *Luzula chilensis*. En pequeños circos glaciales se desarrollan cojines de *Oreobolus* y *Azorella*.

#### ESTEPAS Y SEMIDESIERTOS PATAGONICOS. SECTORES OCCIDENTAL Y CENTRAL CHUBUTENSE

Al oriente de los Andes, por debajo de los 800 m de altitud, se distribuye el sector occidental de la Estepa, caracterizado por formaciones arbustivas, subarbustiva-herbáceas y herbáceas. La composición florística no es homogénea, aunque está dominada por Poáceas, hecho determinado por la disponibilidad de agua. Entre ellas, destacan *Stipa speciosa*, *S. humilis*, *Bromus setifolium* y *Festuca gracillima*. Entre las Compuestas destacan *Perezia recurvata*, *Hypochaeris* y *Senecio filaginoides*. Un arbusto característico es *Mulinum spinosum*. Taxa de distribución más esporádica son *Adesmia obcordata*, *Verbena macrosperma*, *Nassauvia juniperina*, *Corynabutilon bicolor*, *Acaena splendens*, *Polygala darwiniana* y *Berberis heterophylla*. En las depresiones de las cuencas y valles encajonados entre las sierras se forman Mallines y Vegas integrados por *Festuca pallescens*, *Pratia* y *Azorella* en los sectores más secos, mientras que Ciperáceas como *Carex gayana* y acuáticas como *Lilaeopsis andina*, *Samolus spathulatus* y *Juncus lesueuri* predominan en los sectores húmedos o anegados.

El sector central de la Estepa, en el centro-oeste del área de estudio y la Península Valdés, está caracterizado por formaciones arbustivas, subarbustivas y arbustivo-

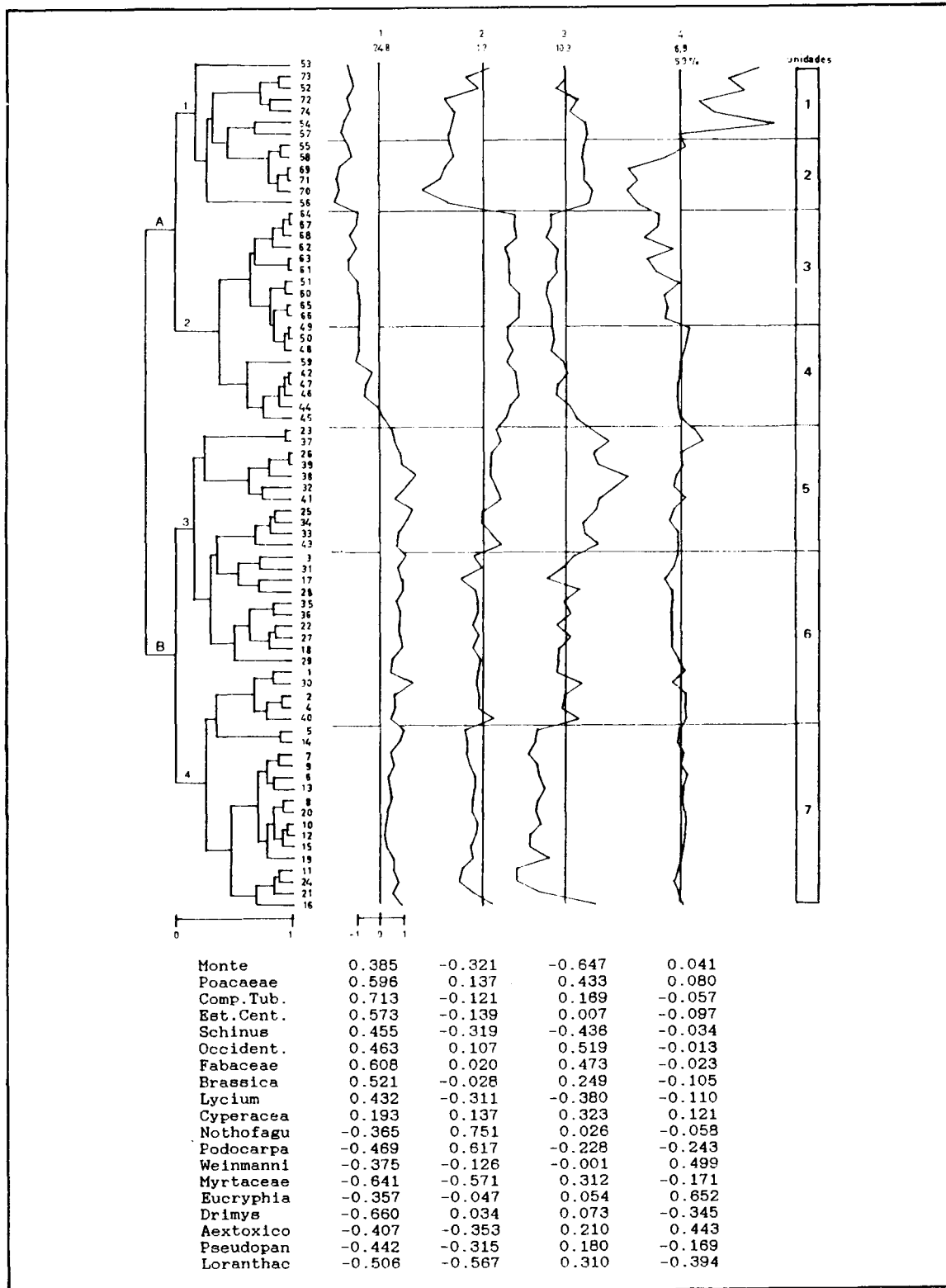


Fig. 3: Cluster Analysis y Análisis de Componentes Principales de las 74 muestras de lluvia de polen a lo largo del transecto estudiado.

Cluster Analysis and Principal Component Analysis of the 74 pollen rain samples along the studied transect.



herbáceas. Los taxa característicos son *Nassauvia glomerulosa*, *N. axilaris*, *Ephedra ochreatea*, *Stillingia patagonica*, *Colliguaya integerrima*, *Verbena alatocarpa*, *V. ligustrina*, *Acantholippia seriphioides* y *Nardophyllum chilliotriconoides*. Entre las Poáceas destacan *Stipa humilis* y *Poa ligularis*. De acuerdo con Soriano *et al.* (1983) y Paez (1991) en el área de estudio se distinguen dos estructuras de vegetación vinculadas a la topografía y fisonomía: piedemonte y terrazas disectadas (500-800 m) y bajos o depresiones (lagunas temporarias y salitrales, 10-300 m). La composición florística es relativamente similar en ambos ambientes, variando sin embargo las abundancias de los taxa y predominando en los últimos ambientes la flora halofítica (Chenopodiáceas, *Distichlis*).

#### MONTE

Ocupa el centro-este del área, hasta la costa atlántica, y se caracteriza por formaciones de matorrales, estepas arbustivas y peladales con arbustos. Predomina el «jarillal» de *Larrea divaricata* y *L. nitida*, asociado a especies de Chenopodiáceas tales como *Atriplex lampa*, *Suaeda divaricata*, *S. argentinensis*, y otros taxa arbustivos como *Lycium chilense*, *L. ameghinoi*, *Chuquiraga avellanadae*, *Ch. erinacea*, *Prosopis alpataco* y *Schinus polygamus*. Entre las herbáceas destacan *Stipa tenuis*, *Poa ligularis*, *Hordeum euclaston*, *Distichlis*, *Erodium* y *Plantago patagonica*.

#### MATERIALES Y METODOS

Paralelamente al muestreo de la lluvia de polen se realizó un relevamiento de la vegetación en todas las formaciones vegetales que se presentan a lo largo del transecto estudiado. Se aplicaron distintos métodos de muestreo, dependiendo del tipo de vegetación dominante. Al oeste de los Andes, en los bosques de ambas cordilleras, se utilizó el método de los cuartos (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), cada 50 o 100 m de altitud. En cada nivel altitudinal se realizaron transecciones de 360 m, pen-

diculares a la pendiente, en cada una de las cuales se muestrearon 100 árboles (Aravena 1991). En total se realizaron 33 transecciones. Al este de los Andes, en el bosque, formaciones Altoandinas, Estepa Patagónica y Monte, se realizaron en total 22 censos de vegetación. En cada censo se consideraron cuadrantes de tamaño área mínima para los distintos estratos (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), con varias réplicas.

El muestreo de la lluvia de polen se realizó en los mismos sitios en que se censó la vegetación. (Fig. 2) En los bosques se utilizaron 10 muestras de musgos, como captadores de la lluvia de polen, coleccionados al azar en cada nivel altitudinal. Las muestras de cada nivel altitudinal se mezclaron y se analizó un total de 29 muestras. En las formaciones vegetales del este de los Andes se recolectaron de 3 a 5 submuestras de sedimento superficial por unidad de vegetación. También se estudiaron muestras del nivel superficial de 5 columnas de sedimentos de lagunas y mallines. Las muestras de cada unidad de vegetación se mezclaron y se analizó un total de 45 muestras.

Las muestras provenientes de los bosques del oeste de los Andes se acetolizaron y los recuentos al microscopio se llevaron a cabo hasta completar una suma básica de 300 granos de polen arbóreo (Carrillo 1990). Las muestras de las formaciones vegetales del este de los Andes fueron procesadas de acuerdo a técnicas estandarizadas (Gray 1965, Faegri-Iversen 1989), incluyendo un marcador exótico (Stockmarr 1972). Los recuentos microscópicos se llevaron a cabo de acuerdo con la misma técnica de área mínima utilizada en el muestreo de la vegetación (Bianchi & D'Antoni 1986). Se identificaron 87 taxa polínicos (Anexo 1), sin considerar las criptógamas. Para realizar el análisis estadístico se seleccionaron 31 taxa representados en la lluvia de polen con porcentajes iguales o mayores al 5% en más de una muestra (ver taxa marcados con asterisco en el Anexo 1). Estos 31 taxa se agruparon por formación vegetal y/o familia, siguiendo el criterio de integrar solamente aquellos taxa con el mismo rango de frecuencia polínica y de vegetación. Los

agrupamientos de los taxa en las formaciones del Monte, Estepa Central y Occidental corresponden al análisis estadístico de la relación polen-vegetación para el área árida y semiárida del transecto (Paez 1991). Se construyó así una matriz de datos de 19 variables x 74 muestras. A continuación se detallan las 19 variables polínicas utilizadas:

1. Monte: Chenopodiineae, *Larrea*, *Prosopis*, *Chuquiraga* y *Erodium*
2. Estepa Central: *Nassauvia*, *Ephedra* (*E. ochreatea* y *E. frustillata*) y Euphorbiaceae (*Colliguaya integerrima* y *Stillingia patagonica*)
3. Estepa Occidental: *Mulinum spinosum* y Caryophyllaceae
4. *Nothofagus*: *Nothofagus* tipos *dombeyi* y *obliqua*
5. Podocarpaceae: *Podocarpus nubigenus*, *P. saligna* y *Saxegothaea conspicua*
6. Myrtaceae: Tipo *Myrceugenia*/*Amomyrtus* y *Tepualia stipularis*
7. Loranthaceae: *Tristerix tetrandus* y *Lepidoceras kingii*
8. *Eucryphia*: Tipo *Eucryphia*/*Caldcluvia*
9. Poaceae
10. Compositae Tubuliflorae
11. *Schinus*: *Schinus polygamus* y *S. patagonicus*
12. *Lycium*
13. Cyperaceae
14. Brassicaceae
15. Fabaceae
16. *Aetoxicon punctatum*
17. *Pseudopanax laetevirens*
18. *Weinmannia trichosperma*
19. *Drimys winteri*

Se aplicaron técnicas estadísticas multivariadas de Cluster Analysis (CA), distancia coseno (SPSS /PC, Norusis 1986) y

Análisis de Componentes Principales (PCA) (BMDP, Frane *et al.* 1985) para analizar el agrupamiento de las muestras y explicar estos grupos en términos de variables polínicas.

En el Anexo 1 se indican. taxa polínicos y esporas identificadas

## RESULTADOS

### Cluster Análisis (dendrograma Fig. 3, Tabla 1)

Se establecieron dos grupos: A y B (Fig. 3). Las muestras del grupo A corresponden a los Bosques Templado-lluviosos, Deciduos Subantárticos y formaciones Altoandinas; las del grupo B, a las Estepas y Semidesiertos Patagónicos y Monte.

En el grupo A se establecieron los subgrupos 1 y 2 (Fig. 3) que comprenden los bosques de los niveles altitudinales bajos e intermedios (100-400 m) y los altos (400-1600 m), respectivamente. El subgrupo 1 reúne las muestras del Bosque Valdiviano (100-300 m) de ambas cordilleras y el Bosque Nordpatagónico sin Coníferas (250-400 m) de las vertientes este y oeste de la Cordillera de Piuchué. El subgrupo 2 reúne las muestras del Bosque Nordpatagónico con Coníferas (400-700 m), las formaciones Altoandinas (1600 m) de ambas cordilleras y el Bosque Deciduo Subantártico del límite arbóreo andino (1100-1450 m).

En el grupo B se establecieron los subgrupos 3 y 4 (Fig. 3) que comprenden las muestras de la Estepa y Semidesierto Patagónico y el Monte, respectivamente. El subgrupo 3 reúne las muestras del sector occidental (600-850 m) y del sector central de piedemonte y bajos (10-800 m) de la Estepa. El subgrupo 4 reúne las muestras del Monte y de la transición Monte-Estepa.

### Análisis de Componentes Principales (Fig. 3, Tabla 1)

En el PCA se analizaron los cuatro primeros componentes principales (CP) que reúnen el 59 % de la varianza total. El orden y el agrupamiento de las muestras son los establecidos por el CA (Fig. 3).

En el primer componente (24.8%) se discriminan las muestras del grupo A (subgrupos 1 y 2), con scores negativo, y las del grupo B (subgrupos 3 y 4), con scores positivo. Se explica por *Drimys winteri*, Myrtaceae, Loranthaceae, Podocarpaceae, *Pseudopanax lactevirens*, *Aextoxicon punctatum*, *Weinmannia trichosperma*, *Nothofagus* y *Eucryphia* (carga negativa) y Compositae Tubuliflorae, Fabaceae, Poaceae, Estepa Central, Brassicaceae, Estepa Occidental, *Schinus*, *Lycium* y Monte (carga positiva).

En el segundo componente (11.7%) se discriminan los subgrupos 1 (grupo A), parte del 3 y el 4 (grupo B), con scores negativo, y los subgrupos 2 (grupo A) y parte del 3 (grupo B), con scores positivo. Se explican por Myrtaceae, Loranthaceae, *Aextoxicon punctatum*, *Pseudopanax lactevirens*, Monte, *Schinus* y *Lycium* (carga negativa) y *Nothofagus* y Podocarpaceae, que son los que tienen las cargas positivas.

En el tercer componente (10.3%) se discriminan los subgrupos 1 (grupo A) y parte del 3 (grupo B), con scores positivo y los subgrupos 2 (grupo A) y parte del 4 (grupo B), con scores negativo. Se explican por los taxa de la Estepa Occidental, Fabaceae, Poaceae, Cyperaceae, Myrtaceae y Loranthaceae (carga positiva) y Monte, *Schinus* y *Lycium* (carga negativa).

En el cuarto componente (6.9%) se discrimina una parte del subgrupo 1 (grupo A), con scores positivos y otra parte del subgrupo 1 y el subgrupo 2 (grupo A), con scores negativos. El resto de las muestras se encuentran próximas al eje. Se explican por *Eucryphia*, *Weinmannia trichosperma* y *Aextoxicon punctatum* (carga positiva) y Loranthaceae y *Drimys winteri* (carga negativa).

*Comparación de los resultados*

A partir de los resultados conjuntos obtenidos del Cluster Analysis y del Análisis de Componentes Principales se establecieron siete unidades polínicas (Fig. 3, derecha). Las formaciones vegetales que correspon-

den a estas unidades polínicas se muestran en la Tabla 1.

TABLA 1

Unidades polínicas obtenidas del Cluster Analysis y del Análisis de Componentes Principales y su correspondencia con las Formaciones Vegetales del transecto  
Palynological units obtained with the Cluster and Principal Components Analysis and their correspondance with the plant formations along the transect

CA	PCA	Formaciones Vegetales
A	1	Bosque Valdiviano (100-300m)
	2	Bosque Nordpatagónico sin Coníferas (250-400 m)
	3	Bosque Nordpatagónico con Coníferas (400-700 m)
	4	Bosque Deciduo Subantártico y Formaciones Altoandinas
B	5	Sector occidental de la Estepa Patagónica
	6	Sector Central de la Estepa Patagónica
	7	Monte

DISCUSION

*Factores ambientales y climáticos determinantes de la dispersión polínica actual*

Para comprender la dinámica de la relación polen-vegetación-clima a lo largo del transecto se analizó el modelo polínico actual en relación con los factores ambientales y climáticos que estarían involucrados en el gradiente oeste-este.

Desde el punto de vista climático, la sequedad es la variable más significativa en la distribución oeste - este de la lluvia de polen (Fig. 3, 1° CP). El efecto de la sequedad se expresa en el contraste entre los espectros polínicos de los bosques y for-

maciones Altoandinas de ambas cordilleras (unidades 1, 2, 3 y 4), asociados a montos de precipitaciones que sobrepasan los 1500 mm anuales, llegando hasta 3000-4000 mm, y los de las formaciones áridas y semiáridas del este de los Andes (unidades 5, 6 y 7), con montos anuales máximos de 600 mm, descendiendo hasta 100 mm hacia la costa atlántica.

El grado de ecuabilidad ambiental, es otra variable significativa en la distribución de la lluvia de polen de los bosques de ambas vertientes de los Andes y Cordillera de la Costa y formaciones vegetales abiertas del este de los Andes. La influencia de esta variable se refleja en la segregación de los Bosques Valdiviano y Nordpatagónico sin Coníferas (hasta 400 m) (unidades 1 y 2) y el Monte (unidad 7), de los Bosques Nordpatagónico con Coníferas (sobre 400 m) y Deciduo Subantártico, Formaciones Altoandinas y el sector occidental de la Estepa Patagónica (unidades 3, 4 y 5) (Fig. 3, 2° CP). Los espectros de polen de las estepas arbustivas xéricas del Monte y de los bosques de los sectores bajos e intermedios (hasta 400 m), dominado por distintas especies arbóreas de Mirtáceas pertenecientes al elemento neotropical de los bosques lluviosos de Chile, refleja una condición climática con fuerte influencia oceánica y, por ende, menos contrastante en lo que se refiere al ciclo anual de las temperaturas. En contraste, los espectros de polen del semidesierto y de los bosques de los sectores altos (sobre 400 m), dominados por especies subantárticas de *Nothofagus* y de Coníferas, corresponden a ambientes altamente fluctuantes caracterizados por fuertes descensos de las temperaturas invernales, y afectados por un régimen de frecuentes perturbaciones masivas. Veblen (1985, 1989) ha caracterizado a las especies de *Nothofagus* como colonizadoras, capaces de establecerse en suelos volcánicos y áreas perturbadas por derrumbes. Una capacidad similar presentan las especies de *Weinmannia trichosperma* y *Eucryphia* aunque, ambas son más calidófilas y abundan en los sitios de menor altitud (unidad 1). Por otro lado, las especies de Coníferas son resistentes al frío imperante en los ambientes de alta

montaña (Weinberger *et al.* 1973) y algunas de ellas, como *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum*, son intolerantes a la sombra y capaces de colonizar suelos anegados. Este último atributo también lo presenta *Drimys winteri*.

Al este de los Andes, la distribución anual de las precipitaciones parece ser la variable más significativa en la diferenciación de los espectros polínicos de los ambientes áridos y semiáridos, principalmente (Fig. 3, 3° CP). El sector occidental de la Estepa Patagónica (unidad 5) se caracteriza por una marcada concentración invernal de las precipitaciones. Esta variable está correlacionada con altos índices de erosión hídrica, bajas temperaturas y presencia de heladas durante todo el año, con un mes relativamente seco (Paez 1991). En los espectros polínicos dominan *Mulinum spinosum*, Caryophyllaceae, Cyperaceae, Poaceae y Fabaceae. En el Monte (unidad 7) la distribución de las precipitaciones es relativamente más uniforme durante todo el año, con gran variabilidad interanual. Esta variable se correlaciona con temperaturas mayores, altas tasas de evapotranspiración, fuerte erosión eólica y altos índices de salinidad y sodicación del suelo (Paez 1991). Los taxa asociados a estas condiciones son Chenopodiineae, *Chuquiraga*, *Larrea*, *Prosopis*, *Erodium*, *Schinus* y *Lycium*, constituyendo la vegetación dominante de los matorrales y estepas arbustivas xéricas del «jarillal». En menor grado, la distribución anual de las lluvias también se expresa en el sector andino chileno: la formación de Bosque Nordpatagónico sin Coníferas (unidad 2) reflejaría también una mayor concentración de lluvias invernales, en comparación con los bosques con Coníferas y deciduas, y las formaciones altoandinas de los niveles altitudinales superiores (unidades 3 y 4) en los cuales las lluvias se distribuyen más uniformemente a lo largo del año.

Los espectros de polen del sector central de la Estepa Patagónica (unidad 6) se comportan como transicionales entre el sector occidental de la Estepa (unidad 5) y el Monte (unidad 7). De acuerdo con Paez (1991), en el sector central se diferencian los espectros de polen de los microambientes de piedemonte y bajos, con

taxa similares pero con diferentes valores porcentuales y predominancia de halófitas.

Con respecto a las Poáceas, habría que destacar que se presentan de manera continua en todos los espectros polínicos del transecto estudiado (Anexo 1), pero con proporciones menores al 20%. Los porcentajes máximos (> 45%) se presentan en el sector occidental y central (Península Valdés) de la Estepa, asociados a distintos taxa arbustivos en cada una de estas unidades (Fig. 3). Para interpretar el valor indicador de las Poáceas habría que considerar entonces su representatividad porcentual y la sociabilidad del taxon.

La influencia mediterránea, expresada en tendencia hacia sequía de verano, podría ser una variable significativa en la diferenciación entre los espectros de polen del Bosque Valdiviano de los niveles altitudinales bajos (unidad 1) y de los Bosques Nordpatagónicos de los sectores intermedios y altos de ambas cordilleras (unidades 2 y 3) (Fig. 3, 4° CP). Los espectros de polen del Bosque Valdiviano (100-300 m), representados por *Eucryphia/Caldcluvia*, *Aextoxicon punctatum* y *Weinmannia trichosperma*, reflejarían un régimen climático con tendencia hacia la mediterraneidad, expresada en, al menos, un mes seco durante el verano. El Bosque Nordpatagónico de los niveles altitudinales intermedio y alto (unidades 2 y 3) representaría, en cambio, el clima templado lluvioso todo el año, y caracterizado por *Drimys winteri*, Loranthaceae y Mirtáceas.

#### *Implicancias históricas*

La comparación del modelo polínico actual con los espectros de polen fósil registrados durante distintos períodos de tiempo en la región del transecto exhiben algunas analogías que se comentan a continuación.

Para la última edad glacial, los registros de los sitios de baja altitud de la Región de los Lagos y de Chiloé en Chile (Taiquemó: Heusser & Flint 1977, Heusser 1990; Río Negro y Loncomilla: Villagrán 1988, 1990; Pid-Pid: Villagrán 1985; Puerto Octay: Moreno 1993) registran dominancia de polen arbóreo perteneciente al elemento

subantártico, representado por *Nothofagus* tipo *dombeyi* y Coníferas, asociadas a herbáceas. Este espectro es análogo al de las actuales formaciones vegetales de los niveles altitudinales superiores de ambas cordilleras (unidades 3 y 4).

Durante el Tardiglacial, a partir de alrededor de 13,000 años A.P., la dominancia de las Mirtáceas en los registros de los sitios bajos de la región templada de Chile (Pastahué: Villagrán 1985; Alerce y Calbuco: Heusser 1966; Puerto Octay: Moreno 1993) son análogos a los espectros polínicos actuales correspondientes al Bosque Nordpatagónico de altitudes intermedias de la Cordillera de la Costa (unidad 2). En la vertiente oriental andina (Mallín Book y Lago Morenito: Markgraf 1983, 1984) los espectros tardiglaciales, dominados por elementos de la estepa arbustiva y herbácea (Compositae, *Empetrum*, Poaceae y Cyperaceae) y trazas de polen arbóreo, no presentan análogos actuales en el área estudiada, pero sí con los espectros polínicos de la Estepa Central de Santa Cruz (Paez *et al.* 1993, Mancini *et al.* 1993).

Desde inicios del Holoceno, los mismos registros citados provenientes de Chile documentan la expansión de *Eucryphia/Caldcluvia* y *Weinmannia*, espectro análogo al actual Bosque Valdiviano de altitudes bajas (unidad 1) de ambas cordilleras. En el sector argentino, los registros de Campo Moncada 2 y Campo Cerda (Paez 1991, 1993) documentan para el Holoceno temprano y medio la dominancia de taxa de estepas arbustivas análogas al sector central de la Estepa Patagónica (unidad 6) representados por *Nassauvia*, Compuestas y Poáceas. Antes de los 5000 años AP, se registra *Mulinum* y Poaceae, taxa dominantes del sector occidental de la Estepa (unidad 5). Desde los 5000 años AP hasta la actualidad, se evidencia un cambio significativo, con la aparición de elementos de las estepas arbustivas xéricas, Chenopodiineae, *Larrea*, *Prosopis*, *Schinus* y *Lycium*, análogos a la transición Monte-Estepa (unidades 6 y 7).

Se puede concluir que, las unidades polínicas establecidas se corresponden con las formaciones vegetales registradas en el gradiente oeste-este del transecto estudiado. La asignación climática de los espectros polínicos actuales que se propone

constituye una primera aproximación que ha posibilitado la evaluación de los eventuales los factores climáticos y ambientales más significativos de la relación polen-clima. Se continuará trabajando en la calibración del modelo polínico-climático para esta latitud. La comparación de las unidades polínicas establecidas con los espectros fósiles de la región templada de Sudamérica, en distintos lapsos de tiempo durante el último ciclo glacial-postglacial, muestran analogías que destacan la aplicabilidad del modelo en la interpretación vegetacional y climática de las reconstrucciones palinológicas.

#### AGRADECIMIENTOS

La información básica del este de los Andes utilizada en este trabajo ha sido recopilada con el financiamiento de CONICET (Argentina). El análisis de la información chilena y la elaboración final del trabajo fue realizada en el marco de los Proyectos Fondecyt 91/0844 (Chile) y de la Universidad Nacional de Mar del Plata 086/92 (Argentina). Se agradecen los valiosos comentarios y sugerencias de los Dres. Frank Schäbitz de la Universidad de Bamberg, Alemania, y Aldo Prieto de la Universidad de Mar del Plata, Argentina.

#### LITERATURA CITADA

- ALABAK PB (1991) Comparative ecology of temperate rainforests of the Americas along analogous climatic gradients. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 399-412.
- ARAVENA JC (1991) Análisis de la estructura y la flora de los bosques de Chiloé Continental e Insular. Tesis de Grado de la Universidad de Chile. 103 pp.
- AUER V (1958) The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part II: The history of the flora and vegetation. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Serie A III/50*: 1-239.
- BARROS V (1977) Informe climatológico sobre el sudeste de la provincia del Chubut. *IDIA* 35:17-33.
- BESKOW AM, HF del VALLE & CM ROSTAGNO (1987) Los sistemas fisiográficos de la región árida y semiárida de la provincia del Chubut. *SECYT-Bariloche (Río Negro)*.
- BENITEZ A & F VIDAL (1982) Estudio de las zonas nevadas de Chile entre los paralelos 28° y 42° Lat. Sur. Programa Hidrológico Internacional. Jornada de Hidrología de nieves y hielos en América del Sur.
- BESOAIN E (1985) Los suelos. En: «Suelos volcánicos de Chile» (J Tosso, Ed). Instituto de Investigaciones Agropecuarias INIA, Santiago, Chile, 25-95.
- BIANCHI MM & H D'ANTONI (1986) Depositación del polen en los alrededores de Sierra de Los Padres (Pcia. de Buenos Aires). Contribución IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Apéndice de las Actas:16-27. Mendoza.
- BRÜGGEN J (1950) Fundamentos de la geología de Chile. Instituto Geográfico Militar, Santiago, Chile.
- CALDENIUS C (1932) Las glaciaciones cuaternarias de la Patagonia y Tierra del Fuego. *Dir. Min. Geol.*
- CARRILLO RF (1990) Relación lluvia de polen/vegetación en la Cordillera de Piuchué. Isla Grande de Chiloé. Tesis de Grado de la Universidad Austral de Chile. 83 pp.
- CASERTANO L (1963) General characteristics of active andean volcanoes and a summary of their activities during recent centuries. *Bulletin of Seismological Society of America* 53: 1415-1433.
- CLAPPERTON CM (1983) The Glaciation of the Andes. *Quaternary Science Reviews* 2: 33-155.
- CLIMAP PROYECT MEMBERS (1981) Seasonal reconstructions of the Earth's Surface at the Last Glacial Maximum. *Geological Society of America Map and Chart Series, MC-36*: 1-18.
- CORONATO FR & HF DEL VALLE (1988) Caracterización hídrica de las cuencas hidrológicas de la provincia del Chubut. CENPAT-CONICET.
- D'ANTONI H & V MARKGRAF (1977) Dispersión del polen actual en relación con la vegetación. III Col. *Paleobot. Palinol.* 86:53-74. México.
- DENTON G (1993) Cronología de la glaciación del Pleistoceno Superior cerca del Lago Llanquihue, entre Puerto Varas y Puerto Octay. En: «El Cuaternario de la región de los Lagos del Sur de Chile», Guía de Excursión. B&B, Santiago.
- ENTROCASSI G (1993) Modelo de la dispersión-depositación polínica en relación con la vegetación y el clima para el Monte y el Espinal. Tesis de Grado de la Universidad Nacional de Mar del Plata.
- FAEGRI K & J IVERSEN (1989) *Textbook of Pollen Analysis*. John Wiley & Sons, London.
- FAO-UNESCO (1971) *Soil Map of the World 1:5.000.000, South America. IV, Paris*.
- FRANE J, R JENNRICH & P SAMSON (1985) *BMDP Statistical Software. P4M Factor Analysis*. Univ. California Press, Berkeley.
- FUENZALIDA H (1993) Clima. En: «El Cuaternario de la Región de los Lagos del sur de Chile», Guía de Excursión. B&B, Santiago.
- GARLEFF K (1977) Höhenstufen der argentinischen Anden in Cuyo, Patagonien und Feuerland. *Göttinger Geographische Anhandlungen* 68: 1-150.
- GRAY J (1965) Palynological techniques. En: KUMMEL B & D RAUP (eds) *Handbook of Paleontological Techniques*. Freeman, New York.
- HAJEK ER & F DI CASTRI (1975) *Bioclimatografía de Chile*. Editorial de la Universidad Católica de Chile, Santiago.
- HEUSSER CJ (1966) Late-Pleistocene pollen diagrams from the Province of Llanquihue, southern Chile. *American Philosophical Proceedings* 110: 269-305.
- HEUSSER CJ (1974) Vegetation and Climate of the Southern Chilean lake district during and since the last interglaciation. *Quaternary Research* 4: 290-315.

- HEUSSER CJ (1990) Chilotan piedmont glacier in the southern Andes during the last glacial Maximum. *Revista Geológica de Chile* 17: 3-18.
- HEUSSER CJ (1991) Biogeographic evidence for Late Pleistocene paleoclimate of Chile. *Bamberger Geographische Schriften* 11:257-270.
- HEUSSER CJ & RFFLINT (1977) Quaternary Glaciations and environments of northern Isla Chiloé, Chile. *Geology* 5: 305-308.
- HOLDGATE MW (1961) Vegetation and soils in the South Chilean Island. *Journal of Ecology* 49: 559-580.
- HUECK K & P SEIBERT (1981) Mapa de la Vegetación de América del Sur. Gustav Fisher, Stuttgart.
- MANCINI MV (1989) Deposición del polen actual en el sur de Santa Cruz. Tesis Doctoral de la Universidad Nacional de Mar del Plata.
- MANCINI MV (1993) Recent pollen spectra from forest and steppe of South Argentina: a comparison with vegetation and climate data. *Rev. Paleobot. and Palynol.* 77:129-142.
- MANCINI MV & M TRIVI (1992) Búsqueda de análogos modernos en el sistema polen del Alero Cárdenas (Provincia de Santa Cruz). *Asoc. Paleontol. Argent., Publicaciones Especiales* 2:81-84.
- MANCINI MV, MM PAEZ & AR PRIETO (1993) Historia de la vegetación durante los últimos 13000 años en la Estepa Patagónica. Taller Internacional «El Cuaternario de Chile», 1-9 Noviembre 1993, Santiago, Chile :38.
- MARES MA, J MORELLO & G GOLDSTEIN (1985) The Monte desert and other Subtropical semi-arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid areas. En: Everani N *et al.* (eds). *Hot Desert and Arid Shrublands*:203-237. Elsevier, Amsterdam.
- MARKGRAF V (1983) Late and postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subantarctic, temperate and arid environments in Argentina. *Palinology* 7:43-70.
- MARKGRAF V (1984) Late Pleistocene and Holocene vegetation history of temperate Argentina: Lago Morenito, Bariloche. *Dissertationes Botanicae* 72:235-245.
- MARKGRAF V, H D'ANTONI & TA AGER (1981) Modern Pollen Dispersal in Argentina. *Palynology* 5: 43-63.
- MERCER JH (1976) Glacial history of southernmost South America. *Quaternary Research* 6: 125-166.
- MUELLER-DOMBOIS D & HELLENBERG (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, New York.
- MORENO P (1993) Vegetation and climate near Lago Llanquihue in the Chilean Lake District between 20,200 and 9500 yr B.P. Ms Thesis, Maine University, USA.
- NORUSIS MJ (1986) *SPSS/PC + Advanced Statistics*. SPSS Inc., Chicago.
- OBERDORFER E (1960) *Pflanzensoziologische Studien in Chile*. Verlag von J. Cramer, Weinheim.
- PAEZ MM (1991) *Palinología de Campo Moncada 2 (Chubut): Interpretación paleoecológica para el Holoceno*. Tesis Doctoral de la Universidad Nacional de La Plata. 275 pp.
- PAEZ MM (1993) Historia paleoambiental y ocupación humana en el valle de Piedra Parada, Chubut (Argentina). *Segundas Jornadas de Arqueología de la Patagonia*: 12-13. Puerto Madryn.
- PAEZ MM, MV MANCINI & AR PRIETO (1993) Modelo de la correspondencia polen-vegetación entre los 34° y 52°S, Argentina. XVI Reunión Argent. Ecológica:296. Puerto Madryn.
- PORTER SC (1981) Pleistocene Glaciation in the Southern Lake District of Chile. *Quaternary Research* 16: 263-292.
- PRIETO AR (1989) *Palinología de Empalme Querandfes, Provincia de Buenos Aires: Un modelo paleoambiental para el Pleistoceno Tardío-Holoceno*. Tesis Doctoral de la Universidad Nacional de Mar del Plata. 207 pp.
- PRIETO AR (1992) *Dispersión polínica actual en relación con la vegetación en la Estepa Pampeana: Primeros Resultados*. *Asoc. Paleontol. Argent. Public. Espec.* 2:91-95.
- RUTHSATZ B & C VILLAGRAN (1991) Vegetation pattern and soil nutrient of a Magellanic moorland on the Cordillera de Piuchué, Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 461-478.
- SCHÄBITZ F (1989) *Untersuchungen zum aktuellen Pollenniederschlag und zur holozänen Klima- und Vegetationsgeschichte in Nord-Neuquén, Argentinien*. *Bamberger Geographische Schriften* 8.
- SCHÄBITZ F (1991a) Paleoeological studies of the «bajos sin salida» of northern Patagonia (Laguna Indio Muerto), Argentina (preliminary results). *Bamberger Geographische Schriften* 11:295-308.
- SCHÄBITZ F (1991b) Holocene vegetation and climate in southern Santa Cruz, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 11:235-244.
- SCHMITHÜSEN J (1956) *Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation*. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17:1-86.
- SORIANO A (1956) Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Rev. Invest. Agric.* 10(4):323-347.
- SORIANO A & CP MOVIA (1986) Erosión y desertización en la Patagonia. *Inter ciencia* 11(2):77-83.
- SORIANO A, CP MOVIA & RJC LEON (1983) Deserts and semideserts of Patagonia (Vegetation). En: West NE (ed). *Temperate Deserts and Semi-deserts*: 440-454. Elsevier, Amsterdam.
- STERN CHR (1990) Tephrochronology of Southernmost Patagonia. *National Geographic Research* 6:110-126.
- STOCKMARR J (1972) Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores* 13:615-621.
- STUTZ S (1992) *Transección palinológica Bariloche-La Pampa, Argentina*. Tesis de Grado de la Universidad Nacional de Mar del Plata.
- VEBLEN TT (1985) Stand dynamics in chilen *Nothofagus* forests. En: Pickett LS & White PS (eds). *The ecology of natural disturbance patch dynamics*. Academic Press, New York.
- VEBLEN TT (1989). *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forestry Research* 19:365-371.
- VEIT H (1994) *Estratigrafía de capas sedimentarias y suelos correspondientes en el centro-sur de Chile*. En este volumen.

- VEIT H & K GARLEFF (1993) Evolución del paisaje cuaternario y desarrollo de suelos en Chile central-sur. (Manuscrito).
- VILLAGRAN C (1985) Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 57-69.
- VILLAGRAN C (1988) Expansion of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene : Palynological Evidence from Northern Isla de Chiloé. *Quaternary Research* 30: 304-314.
- VILLAGRAN C (1990) Glacial, Late Glacial and Post-Glacial climate and vegetation of the Isla Grande de Chiloé, Southern Chile (41-44°S). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8: 1-15.
- VILLAGRAN C (1991) Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y Postglacial. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 447-460.
- VILLAGRAN C (1993) Vegetación: los bosques templado-lluviosos. En: «El Cuaternario de Chile», Guía de Excursión. B&B, Santiago.
- VILLAGRAN C, JJ ARMESTO & R LEIVA (1986) Recolonización postglacial de Chiloé insular: Evidencias basadas en la distribución geográfica y los modos de dispersión de la flora. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 19-39
- WEINBERGER P, M ROMERO & M OLIVA (1973) Untersuchungen über die Dürresistenz patagonischer immergrüner Gehölze. *Vegetatio* 28 (1-2):75-98.



ANEXO 1

Taxa polínicos y esporas identificadas.

Pollen taxa and spores identified

\* Taxa utilizados en el análisis estadístico (=31)

FAMILIA	ESPECIE	FAMILIA	ESPECIE
*Chenopodiaceae		Frankeniaceae	<i>Frankenia</i> spp.
*Poaceae		Gentianaceae	<i>Gentiana</i> spp.
*Compositae tubuliflorae		Rhamniaceae	<i>Trevoa</i> spp.
*Cariophyllaceae	<i>Arenaria</i> tipo	Scrophulariaceae	<i>Calceolaria</i> spp.
	<i>Spergularia</i> tipo	Compositae lliguliflorae	
*Anacardiaceae	<i>Schinus polygamus</i>	Monocotyledoneae	
	<i>Schinus patagonicus</i>	Rosaceae	<i>Acaena</i> spp.
*Ggeraniaceae	<i>Erodium</i> spp.	Polygonaceae	<i>Rumex</i> tipo
Compositae	* <i>Chuquiraga</i> spp.	Valerianaceae	<i>Valeriana</i> spp.
	* <i>Nassauvia</i> spp.	Cupressaceae	<i>Fitzroya/Pilgerodendron</i> spp.
*Ephedraceae	<i>Ephedra ochreatea</i>	Mysodendraceae	<i>Misodendrum</i> spp.
	<i>Ephedra frustillata</i>	Bignoniaceae	<i>Campsidium valdivianum</i>
*Fabaceae	<i>Adesmia</i> spp.	Bromeliaceae	<i>Fascicularia bicolor</i>
*Zygfophyllaceae	<i>Larrea</i> spp.	Cornaceae	<i>Griselinia</i> spp.
*Brassicaceae		Desfontainiaceae	<i>Desfontainia spinosa</i>
Solanaceae	* <i>Lycium</i> spp.	Eaeocarpaceae	<i>Crinodendron hookerianum</i>
Mimosaceae	* <i>Prosopis</i> spp.	Saxifragaceae	<i>Escallonia</i> spp.
	<i>Prosopidastrum globosum</i>	Flacourtiaceae	<i>Azara lanceolata</i>
Apiaceae	* <i>Mulinum spinosum</i>	Hydrangeaceae	<i>Hydrangea serratifolia</i>
	<i>Azorella</i> spp.	Monimiaceae	<i>Laurelia philippiana</i>
*Cyperaeae		Philesiaceae	<i>Luzuriaga</i> spp.
*Euphorbiaceae	<i>Colliguaja integerrima</i>		<i>Philesia magellanica</i>
	<i>Stillingia patagonica</i>	Proteaceae	<i>Embothrium coccineum</i>
Agaceae	* <i>Nothofagus</i> tipo <i>dombeyi</i>		<i>Lomatia/Gevuina</i> spp.
	* <i>Nothofagus</i> tipo <i>obliqua</i>	Thymelaeceae	<i>Ovidia</i> spp.
Aextoxicaceae	* <i>Aextoxicon punctatum</i>	Gunneraceae	<i>Gunnera</i> spp.
Araliaceae	* <i>Pseudopanax laetevirens</i>	Celastraceae	<i>Maytenus magellanica</i>
Noniaceae	* <i>Weinmannia trichosperma</i>	Gesneriaceae	<i>Mitraria/Sarmienta</i> spp.
Eucryphiaceae	* <i>Eucryphia/Caldcluvia</i>	Onagraceae	<i>Fuchsia magellanica</i> tipo
Loranthaceae	* <i>Lepidoceras kingii</i>		<i>Oenothera</i> spp.
	* <i>Tristerix tetrandrus</i>	Rubiaceae	<i>Nertera granadensis</i>
Myrtaceae	* <i>Myrceugenia/Amomyrtus</i>	Hydrocotylaceae	<i>Hydrocotyle</i> tipo
	* <i>Tepualia stipularis</i>	Juncaceae	
Podocarpaceae	* <i>Podocarpus nubigena</i>	Saxifragaceae	<i>Tribeles australis</i> tipo
	* <i>Podocarpus saligna</i>		
	* <i>Saxegothaea conspicua</i>	<b>Esporas identificadas:</b>	
	* <i>Drimys winteri</i>	Grammitidaceae	<i>Grammitis magellanica</i>
Winteraceae	<i>Pernettya/Gaultheria</i> spp.	Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum</i> spp.
Ericaceae	<i>Gilia</i> spp.	Lophosoriaceae	<i>Lophosoria quadripinnata</i>
Polemoniaceae	<i>Plantago</i> spp.	Lycopodiaceae	<i>Lycopodium paniculatum</i> tipo
Plantagineaceae	<i>Littorella</i> spp.		<i>Lycopodium magellanicum</i> tipo
	<i>Polygala</i> spp.	Polypodiaceae	<i>Polypodium feuillei</i>
Polygalaceae	<i>Verbena</i> spp.	Adiantaceae	<i>Pteris</i> spp.
Verbenaceae	<i>Acantholippia seriphioides</i>	Aspleniaceae	<i>Asplenium</i> spp.
		Dennstaedtiaceae	<i>Hypolepis rugosula</i>
Malvaceae			<i>Histiopteris incisa</i>
Haloragaceae		Blechnaceae	<i>Blechnum chilense</i>
Calyceraceae			<i>Blechnum magellanicum</i>
Empatraceae	<i>Empetrum rubrum</i>		<i>Ctenitis spectabilis</i> tipo
Ranunculaceae		Aspidiaceae	<i>Trilete</i>
Labiatae		Pteridophyta	<i>Monolete</i>
Berberidaceae	<i>Berberis</i> spp.		
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea spinosa</i>		