

Historia de los bosques relictos de “olivillo” (*Aextoxicon punctatum*) y Mirtáceas de la Isla Mocha, Chile, durante el Holoceno tardío

History of “olivillo” (*Aextoxicon punctatum*) and Myrtaceae relict forests of Isla Mocha, Chile, during the late Holocene

CARLOS LEQUESNE¹, CAROLINA VILLAGRAN^{2,3} y RODRIGO VILLA²

¹Corporación Nacional Forestal, Serrano 529, Concepción, Chile. Dirección actual: Departamento BOS, Universidad de Oviedo, C. Rodrigo Uría, E- 33071, España

²Laboratorio de Palinología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

E-mail: ³cvillagr@abello.dic.uchile.cl

RESUMEN

Se presentan los resultados del análisis de polen fósil y concentración de carbón de dos columnas estratigráficas provenientes de la Isla Mocha (38°19'-38°25'S; 73°57'-73°52'W), Laguna Hermosa (350 m.s.m.) y Laguna Huairavos (125 m.s.m.). Los resultados sugieren el mantenimiento del bosque de la Isla Mocha, al menos durante el Holoceno tardío, a juzgar por el registro continuo de cobertura forestal durante los últimos 2000 años. El registro Laguna Hermosa muestra que el desarrollo del bosque de “olivillo” (*Aextoxicon punctatum*) y Mirtáceas se ha visto interrumpido por varias fases húmedas, con dominancia de bosques de “canelo” (*Drimys winteri*), probablemente asociadas a terrenos anegados o saturados, a juzgar por la asociación con herbáceas palustres (Cyperaceae/Juncaceae), *Gunnera tinctoria* y matorrales de helechos. Se discuten los probables efectos de los cambios tectónicos de la isla sobre la topografía y drenaje, y por ende en la vegetación, principalmente su fuerte emergencia a partir de los 6000 años A.P., acentuada durante los últimos 2 000 años A.P. Los resultados palinológicos se discuten también en conexión con evidencias actuales sobre la estructura actual de tamaños de los bosques monoespecíficos de olivillo en Chile, la cual exhibe brechas en los estratos inferior e intermedio, vinculadas a reducidas tasas de autoreemplazo. Se propone que la mantención de la comunidad de olivillo, a largo plazo, obedece a la coexistencia de procesos auto- y alogénicos, cuya frecuencia y preponderancia serían variables durante el Holoceno tardío. Los procesos autogénicos, referidos a escalas espaciales pequeñas, estarían ligados a la estabilidad de la comunidad, y se expresan a través de dinámica por fase de claros. Los procesos alogénicos estarían ligados a la modificación local del drenaje del suelo y derrumbes, ambos gatillados por la inestabilidad tectónica. El registro Laguna Huairavos muestra un abrupto cambio, desde un bosque de olivillo en la zona basal, hacia bosque de canelo asociado a herbáceas, palustres y helechos, después de 1760 años A.P. La presencia de abundante carbón macro- y microscópico, asociado a este cambio, sugiere fuertemente que el fuego de origen antrópico pudo haber sido el factor determinante en la sucesión observada. Refuerza esta hipótesis el registro arqueológico de dos poblamientos cercanos al sitio palinológico y coetáneos a la deposición de los sedimentos de Laguna Huairavos. El yacimiento arqueológico más reciente (850-450 A.P.) exhibe abundante material lítico, usado para el corte y desgaste de la madera, hecho que mostraría la importancia que tuvo para la población el uso del bosque, y su desmonte para actividades agrícolas y ganaderas.

Palabras clave: Palinología, Holoceno tardío, dinámica forestal, levantamiento tectónico, fuego antrópico.

ABSTRACT

Here we present fossil pollen and charcoal concentrations results from two stratigraphic columns from Isla Mocha (38°19'-38°25'S; 73°57'-73°52'W), Laguna Hermosa (350 m.a.s.l.) and Laguna Huairavos (125 m.a.s.l.). These results suggest that the forest of Isla Mocha was maintained at least during the late Holocene, judging from the continuous forest cover during the last 2000 years B.P. The Laguna Hermosa record indicates that the development of the “olivillo” and mirtaceous forest was interrupted by several wet phases, indicated by the dominance of “canelo” (*Drimys winteri*) forests most likely associated with flooded or saturated terraines, with the presence of paludal herbs (Cyperaceae-Juncaceae), *Gunnera tinctoria* and ferns. We discuss the probable effects of tectonic events on the topography and drainage evolution of the island and thus on the vegetation, mainly the emergence of the island beginning 6000 years B.P. and the pronounced uplift during the last 2 000 years B.P. The palynological results are discussed in connection with size structure of monoespecific forests of olivillo in Chile, as these exhibit breaks in the lower to intermediate strata, linked to reduced rates of self-placement. We propose that the maintenance of olivillo forests over long period of time is due to the coexistence of auto- and allogenic processes during the late Holocene. Autogenic processes would be linked

to the stability of the community and would be expressed through the gap-phase dynamics. Allogenic processes would be linked to the local changes in soil drainage and landslides, manifestations of tectonic stability. The Laguna Huairavos records shows an abrupt change, from olivillo forests at the base to a canelo forest associated with herbs, paludal taxa and ferns after 1760 years B.P. The presence of abundant microscopic and macroscopic carbon associated with these changes strongly suggest that man-made fires could have been the principal factor that caused the observed succession. This hypothesis is reinforced by two archeological records, both very close to the pollen sites and coevals with the deposition of sediment at Laguna Huairavos. The archeological sites have abundant lithological materials used to cut and wear wood, indicating the importance that the forests had for these cultures, and their clearing for agricultural and animal use.

Key words: Palynology, late Holocene, forestal dynamic, tectonic uplift, man-made fires.

INTRODUCCION

Sobre la plataforma continental de la costa chilena, desde 43° S hasta el extremo sur del territorio, se localizan numerosas islas cubiertas por bosques, las cuales poseen una estrecha afinidad florística con el continente, dada su proximidad al litoral. En contraste, hacia el norte de 43° S, la isla Mocha es una de las escasas islas continentales de la costa de Chile Central (Fig. 1A). A pesar de su pequeño tamaño (13 km. largo x 6 km. de ancho), la isla Mocha tiene un gran valor científico, tanto por su sorprendente inestabilidad tectónica como por sus notables atributos biogeográficos y milenaria historia de poblamiento (Sánchez 1997, Vásquez 1997).

La singular historia de inestabilidad tectónica de la isla Mocha durante el Holoceno y su nivel de sismicidad, significativamente mayor que en las regiones adyacentes (Machado 1903, Kaizuka et al. 1973, Radtke 1991)¹, se deben a su posición sobre un bloque independiente de corteza continental ("Bloque Mocha", Nelson & Manley 1992). En la Fig. 1 B se muestra la posición de la Isla Mocha, 90 km al este del eje de la zona de subducción chilena y en el área de alta concentración de tensión entre los dos segmentos principales de dicha zona. Nelson & Manley (1992), en base al análisis y fechado radiocarbónico de más de 18 paleo-líneas de costa del Holoceno, establecieron que la isla Mocha ha experimentado un descenso de 38 m del nivel relativo del mar durante los últimos 6000 años, proceso causado por el levantamiento

to tectónico de la isla. Los datos históricos de levantamiento cosísmico de la isla durante los grandes terremotos de 1835 y 1960 (0,6 m y de 1-2 m, respectivamente), sugieren que las más conspicuas paleo-líneas de playa habrían emergido durante grandes terremotos del pasado, ocurridos en la interfase entre las placas tectónicas de Nazca y Sudamericana. Sin embargo, Nelson & Manley (1992) sostienen que las altas tasas de levantamiento asísmico (ca. 70 mm/año), que se han registrado para la isla después del terremoto de 1960, se deberían al desplazamiento asísmico en una falla inversa (thrust fault) de la Placa Sudamericana. Estos autores concluyen que las secuencias de paleo-líneas de playas que rodean la isla constituyen un legado del Holoceno medio y tardío, y que las tasas de levantamiento en la isla Mocha han cambiado dramáticamente en el Holoceno tardío, desde 2 mm/año hasta alrededor de 10 mm/año después de 2200 años A.P.

La isla también ha sido el foco de interés de eminentes botánicos, como es el caso de Carlos Reiche (1903) quien describió 257 especies de plantas vasculares. Los cerros de la isla exhiben una exuberante vegetación de bosques dominados por olivillo y especies de Mirtáceas, comunidad que se distribuye en Chile entre 30°40'-43°37' S y exhibe un patrón de distribución disyunto en los extremos norte y sur de su área. Los bosques de la isla Mocha tienen un extraordinario valor histórico por sus estrechas relaciones biogeográficas y edáficas (Villagrán & Armesto 1980, Pérez & Villagrán 1994), tanto con los relictos de

¹ Barrientos SE, SN Ward & E Lorca (1988) El terremoto de 1960 en el sur de Chile y sus deformaciones cuasi-permanentes. Acta del 5. Congreso Geológico Chileno

² F133-F151.

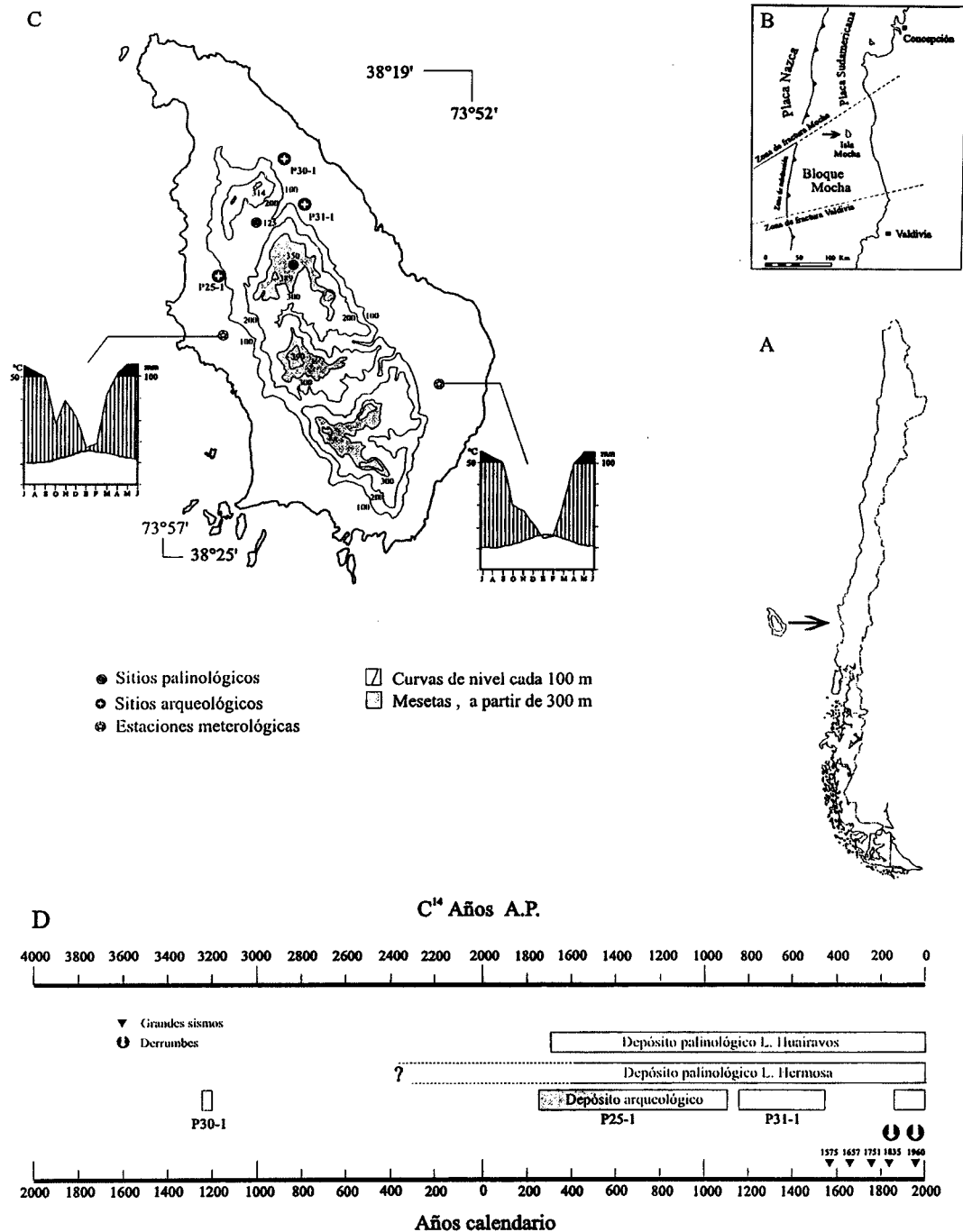


Fig. 1: A) Area de estudio en Chile central-sur y ampliación de la Isla Mocha; B) Detalle del área de estudio mostrando el "Bloque Mocha" entre las zonas de fractura Mocha y Valdivia de la Placa Sudamericana (modificada de Nelson & Manley 1992); C) Isla Mocha mostrando orografía, diagramas de clima y sitios palinológicos y arqueológicos (diagramas ombrotérmicos extraídos de Hajek & di Castri 1975); D) Cronología de los depósitos palinológicos y arqueológicos y eventos tectónicos con registro histórico (eventos tectónicos según Nelson & Manley 1992).

A) Study area in south-central Chile and enlargement of isla Mocha; B) Detail of the study area showing "Mocha block" between Valdivia and Mocha faults (modify after Nelson & Manley 1992); C) Isla Mocha showing orography, clima diagrams (after Hajek & di Castri 1975) and palynological and archaeological sites; D) Chronology of the palynological and achaeological deposits and the deposits and the tectonic events with historical record (after Nelson & Manley 1992).

neblina de cimas de cerro del Norte Chico como con el bosque templado-lluvioso tipo Valdiviano, específicamente con la asociación *Aextoxiconetum* descrita por Schmithüsen (1956). La edad de los relictos de olivillo del Norte Chico ha sido asignada tanto al Pleistoceno tardío (Looser 1935, Skottsberg 1948) como al Pleistoceno temprano (Muñoz & Pisano 1947, Troncoso, Villagrán & Muñoz 1980) y su flora exhibe afinidades con una paleoflora del Mioceno superior de la Formación Navidad de la costa de Chile central (Boca Pupuya, Troncoso 1991). La vegetación, ecología, suelos y fauna de los bosques de olivillo de la isla Mocha han sido estudiados por diversos autores (Pérez 1994, Villagrán 1992, Pefaur & Yáñez 1980).

Desde el punto de vista antropológico, la isla Mocha también constituye un universo humano y medioambiental único en la llamada Araucanía, siendo aún incierto el origen de su poblamiento temprano (²). Los estudios arqueológicos y etnohistóricos documentan, al menos, cuatro poblamientos secuenciales discontinuos (Fig. 1C y 1D). El primer poblamiento, documentado para un sector del borde nor-oriental de la isla y fechado con radiocarbono entre 3270-3310 años A.P., corresponde a asentamientos transitorios de grupos de cazadores y recolectores de productos marinos (Sitio P30-1,³). El segundo poblamiento, documentado para la costa nor-occidental de la isla, ha sido fechado con radiocarbono entre 1760-420 años A.P. (Sitio P25-1, Quiroz, com. pers.). El tercer poblamiento, también documentado para la costa nor-oriental y fechado entre 840-450 años A.P., corresponde a asentamientos permanentes de horticultores y ganaderos de probable filiación mapuche (Sitio P31-1,⁴). Al momento del descubrimiento de la isla por los españoles, en 1544, el territorio se encontraba todavía poblado por más de 800 mapuches dedicados a la horticultura de papas,

porotos, maíz, quinoa y a ganadería de Camélidos. Los mapuches fueron expulsados de la isla por los españoles en 1687 y ésta permaneció deshabitada por casi doscientos años. Alrededor de 1850 ocurre el cuarto poblamiento permanente, por parte de campesinos chilenos de la zona central, cuyos descendientes constituyen la población actual de la isla (⁵).

Considerando las singularidades geológicas, biogeográficas y antropológicas de la isla, los estudios de la historia de la vegetación y del clima son claves para lograr una visión integrada de los procesos que han conformado las singularidades de este ecosistema insular. La isla no ha sido objeto de estudios palinológicos, los que, sin embargo, son abundantes en la Región de los Lagos, Tierra del Fuego (cf. Villagrán, Moreno & Villa 1995) y en el borde norte de la región mediterránea (Heusser 1983, 1991, Villagrán & Varela 1990, Villa & Villagrán 1997). En contraste, los registros palinológicos para un amplio sector de Chile central-sur (35° - 39° S) son escasos, y se sitúan en los Andes chileno-argentinos (Rondanelli 1992, Heusser et al. 1988, Markgraf 1987).

El propósito de este trabajo es examinar la historia de los bosques de la isla Mocha, en base al análisis de polen fósil de dos columnas estratigráficas, considerando la estructura actual del bosque de olivillo y los antecedentes acerca de cambios tectónicos y poblamiento humano pre-hispánico.

AREA DE ESTUDIO

En el Océano Pacífico, frente a la provincia de Arauco y a una distancia de 35 km. de la costa continental más cercana, se ubica la isla Mocha (38°19' - 38°25' S; 73°57' - 73°52' W, Fig. 1A y 1B), con una superficie aproximada de 5300 ha. Su orografía es

² Zumaeta H & M Sánchez (1991) La Isla Mocha: Un estudio multidisciplinario. Boletín Museo Mapuche de Cañete 6: 15-16.

³ Quiroz D & M Sánchez (1993) Poblaciones tempranas en la Isla Mocha (Siglo XIV A.C.). Museos 15:9-11

⁴ Sánchez M & P Sanzana (1991) Descripción preliminar del Sitio Arqueológico P31-1, Isla Mocha (1990-1991). Boletín Museo Mapuche de Cañete 6: 25-26.

⁵ Zumaeta H & M Sánchez (1991), op.cit.; Quiroz D (1991) Los mapuches de la Isla Mocha a fines del siglo. VII: datos sobre la estructura familiar. Boletín Museo Mapuche de Cañete 6:17-20.

montañosa, constituida por dos cordones, uno oriental y otro occidental, ambos paralelos a la costa y con cotas máximas de hasta 390 m.s.n.m. Tres mesetas se encuentran distribuidas en torno a 300 m.s.n.m., separadas por profundas quebradas (Fig. 1C).

De acuerdo a Tavera & Veyl (1958), el cuerpo insular está constituido por un complejo de edad miocénica, referido a la Formación Ranquil. Con una menor extensión, y discordante a la formación anterior, se registra un depósito sedimentario atribuido a la Formación Navidad, también del Mioceno. Areniscas marinas pliocénicas aparecen en el sector suroriental de la isla. En el sector elevado de los cordones montañosos se encuentran depósitos de gravas las cuales corresponden a terrazas erosionadas del Pleistoceno. El perímetro insular consta de terrazas de abrasión del Holoceno, estructuradas por depósitos de arena y conchas, y con fisonomía ondulada a plana. Dos sectores con serranías bajas transversales interrumpen el transcurso de estas terrazas (Fig. 1C).

La isla posee suelos profundos (> 1 m) desarrollados in situ, caracterizados por texturas franco arcillosas y escasa densidad aparente. Las terrazas bajas evidencian compactación del sustrato atribuible al efecto antrópico. En cuanto a la fertilidad, no habría elementos deficitarios, por lo cual ésta no constituiría un factor limitante para la vegetación (Villagrán 1992). La descomposición más lenta de la hojarasca del bosque monoespecífico de olivillo ha sido atribuida por Pérez (1994, 1996) a un elevado índice de esclerofilia foliar.

Climáticamente, la isla Mocha se sitúa en el límite entre las zonas mediterránea y templada de Chile (Van Husen 1967) y se caracteriza por una fuerte influencia oceánica, la cual se manifiesta en una menor amplitud térmica, con respecto al continente adyacente, con temperaturas mínimas y máximas medias anuales en torno a 9,4° y 15,4° C, respectivamente. Dos diagramas ombrotérmicos (Fig. 1C, Di Castri & Hajek 1976), permiten apreciar la

concentración de las precipitaciones en los meses de invierno y una leve tendencia a la sequía estival, entre enero y febrero. A pesar de la escasa superficie de la isla Mocha, se observa un efecto de sombra de lluvia, siendo la cara expuesta al este más seca (Fig. 1C). Este fenómeno guarda relación con los vientos dominantes provenientes del oeste y el efecto orográfico del cordón central de la isla. Si bien la humedad relativa se mantiene alta durante gran parte del año, cercana al 85 % en promedio, la isla una fuerte y directa exposición al viento.

La flora del bosque de olivillo en la Isla Mocha se caracteriza por la dominancia de especies arbóreas ornitócoras (e.g., *Aextoxicon punctatum*, *Drimys winteri*, *Luma apiculata*, *Myrceugenia planipes*, *Rhaphithamnus spinosus*, *Azara lanceolata*, *A. microphylla*, *Fuchsia magellanica*) y pobreza de especies con otros tipos de dispersión, a excepción de dos especies anemócoras *Dasyphyllum diacanthoides*, *Laureliopsis philippiana*). Es muy notable la ausencia de una serie de taxa arbóreos que son muy importantes en los bosques templado-lluviosos de Chile, como por ejemplo las especies de Fagáceas y Proteáceas. En fondos de quebradas y bordes de esteros es común la presencia de *Fuchsia magellanica* ("chilcón"). Sobre las laderas, que comunican el cordón montañoso con las praderas y cultivos de las terrazas costeras, se desarrolla una franja de matorral secundario compuesto por *Aristotelia chilensis* ("maqui") y *Fuchsia magellanica*. En esta zona ecotonal, sobre suelos arenosos, se presenta también *Peumus boldus* ("boldo"). Ejemplares aislados de esta especie y parches remanentes, intercalados entre praderas antrópicas, dan cuenta de una mayor expansión de este taxon en un pasado reciente. En hondonadas bajas, en que el microrelieve permite la acumulación de agua, se desarrollan pequeños bosquetes azonales compuestos por las Mirtáceas *Blepharocalyx cruckshanksii* ("temu") y *Luma apiculata* (6).

⁶LeQuesne & Meyer 1990, informe CONAF

MATERIAL Y METODOS

En el sector nor-oriental de la isla se obtuvieron dos columnas de sedimentos, usando Sonda de Dachnowsky. Ambos sitios se situaban al interior del bosque de olivillo, en hondonadas que dan origen a pequeñas lagunas estacionales. En la Fig. 1C se muestra la situación geográfica de los dos sitios muestreados, Laguna Huairavos (125 m.s.m.) y Laguna Hermosa (350 m.s.m.).

En ambas columnas se extrajeron muestras de sedimentos, a intervalos de 10 cm (a excepción de algunos tramos con poco contenido polínico en que los intervalos fueron mayores). Las muestras fueron procesadas con HF, KOH y Acetólisis (Faegri & Iversen 1989), limpiadas con ultrasonido utilizando tamices de 0,8 μm , y montadas en gelatina glicerizada. La identificación microscópica de los tipos polínicos se realizó con el apoyo de claves y fotografías de polen y esporas de Chile (Heusser 1971, Villagrán 1980). En Laguna Huairavos se determinaron 43 tipos polínicos. En el diagrama polínico de este sitio (Fig. 3) solamente se representaron los 29 tipos más abundantes. En Laguna Hermosa se determinaron 31 tipos polínicos de los cuales se representan los 25 más comunes (Fig. 5).

Los recuentos microscópicos del contenido polínico, en cada nivel de profundidad analizado, se llevaron a cabo hasta completar sumas totales de granos que oscilaron entre 200 y 1086 granos en Laguna Huairavos (a excepción del nivel 235 cm en que se contaron 78 granos), y 419 y 2232 en Laguna Hermosa. Las proporciones relativas de los taxa arbóreos y las hierbas se calcularon como porcentajes de una sub-suma básica, que incluía el total de polen arbóreo y no-arbóreo, y excluía las especies alóctonas (*Nothofagus* y *Podocarpus*), palustres locales (Cyperaceae/Juncaceae) y las esporas de helechos. Los montos de estas sub-sumas básicas, para cada nivel de profundidad, oscilaron entre 305 y 470 en Laguna Hermosa (a excepción del nivel 300 cm, con 183 granos) y mayores a 150

granos para Laguna Huairavos (salvo 6 niveles con poco polen, con sumas básicas variando entre 50 y 150 granos). Los porcentajes de los grupos de taxa excluidos de la sub-suma básica (alóctonas, palustres, helechos), se calcularon sobre la suma total de granos contados.

Los datos conjuntos fueron graficados en forma de diagramas de porcentajes de polen para ambos sitios. Los diagramas de polen fueron zonificados de acuerdo a análisis de conglomerados (CONISS, Grimm 1987).

En la columna Laguna Huairavos, donde se registró carbón macroscópico, se realizaron recuentos de partículas de carbón, considerando dos tamaños de partículas: < 50 μm y > 50 μm . Para cada nivel, se contaron las partículas a lo largo de 5 transectos microscópicos por preparación. La concentración de partículas de carbón (número de partículas/cm³ x 1000 o 100) se obtuvo de acuerdo a la metodología de Stockmarr (1971). Los datos se presentan como diagrama de concentración.

Para la interpretación de los cambios vegetacionales registrados en los perfiles polínicos se utilizaron, como análogos actuales, antecedentes inéditos de los autores sobre estructura de tamaños de los bosques de olivillo en la isla Mocha y estructura de edades de dos bosques de olivillo de la costa de Chile central. Para la isla Mocha se usaron los datos ⁽⁷⁾ provenientes de cuatro parcelas rectangulares de 1000 m² (50 x 20 m) establecidas en el bosque menos perturbado de las planicies de altura, cercano al registro palinológico de Laguna Hermosa. Para dos sectores de Chile central se usaron los datos ⁽⁸⁾ provenientes de parcelas de 3000 m² realizadas en dos relictos de bosques monoespecíficos de olivillo, uno en la cima del cerro Santa Inés (32°10'S) y el otro en la Quebrada El Roble (34°19'S). En ambas localidades se validó el uso de las medidas de diámetros de troncos como estimadores de la edad de los individuos, mediante regresiones de doble logaritmo sobre datos de diámetro a la

⁷ LeQuesne & Meyer, datos no publicados

⁸ Moreno 1982-1984, Informes Proyectos DTI N-953/833F, N-2010/8525 Universidad de Chile (Coordinador: C. Villagrán)

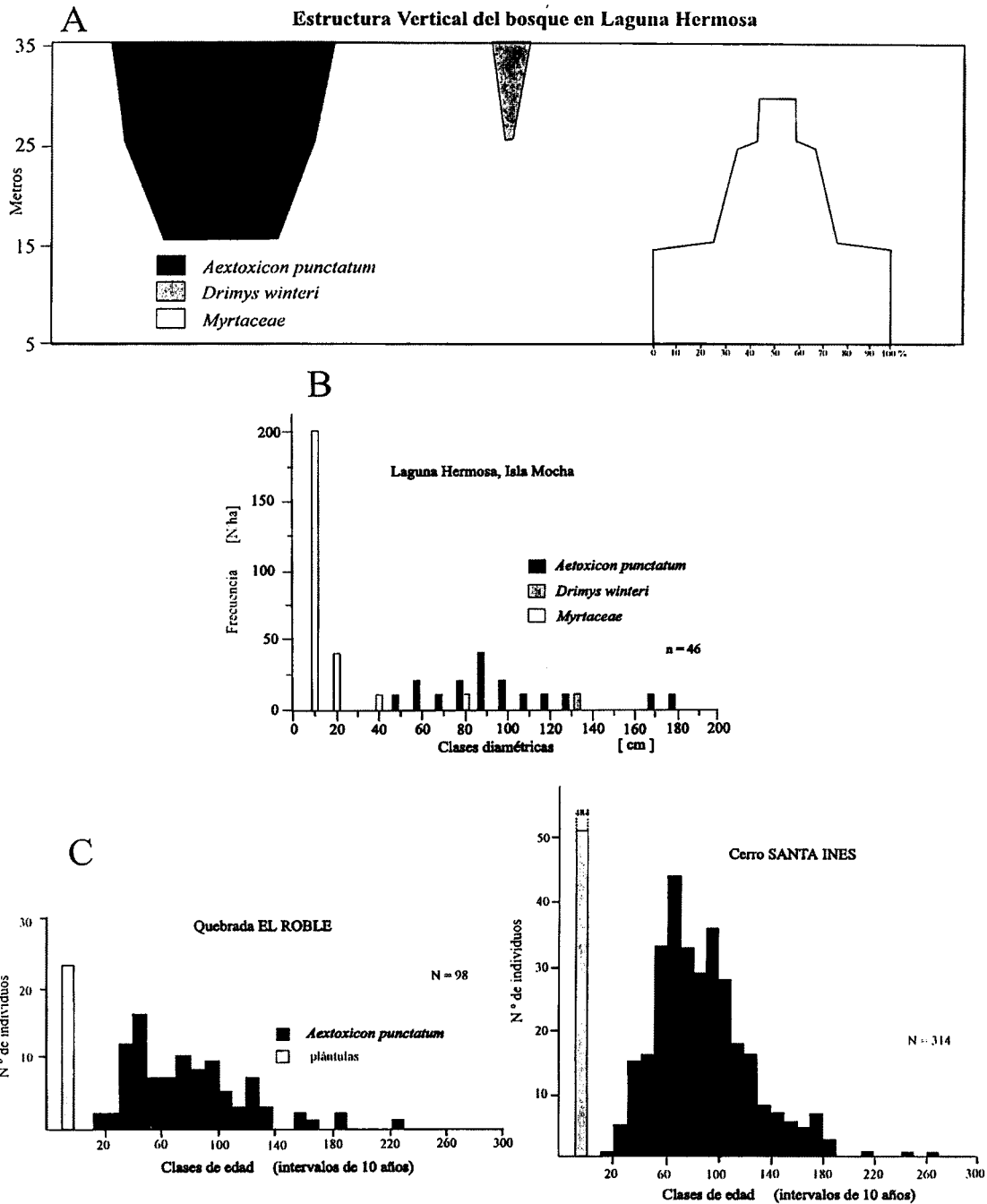


Fig. 2: A: Estructura vertical del bosque de olivillo en el sector Laguna Hermosa (350 m.s.m.) de la Isla Mocha; B : Diagramas de clases de tamaño en bosques de olivillo de la Isla Mocha; C: Histogramas de la estructura de edades en bosques de olivillo de Chile central-norte, en Quebrada El Roble y Cerro Santa Inés.

Vertical structure of olivillo forest in Laguna Hermosa area (350m.s.m.) of Isla Mocha; B: Size classe diagrams of olivillo forests at Isla Mocha; C: Age structure of olivillo of north-central Chile at Quebrada El Roble and Cerro Santa Inés.

altura del pecho y la edad de los ejemplares, obtenida esta última del conteo de anillos de crecimiento.

RESULTADOS

Análogos actuales

El bosque de la isla Mocha se encuentra conformado por un dosel superior compacto, estructurado por olivillo, incorporándose el canelo en substratos húmedos. En los estratos intermedio e inferior predominan Mirtáceas como *Luma apiculata* ("arrayán") y *Myrceugenia planipes* ("peta"). Ocasionalmente, el olivillo se asocia con *Laureliopsis philippiana* ("tepa"), *Persea lingue* ("lingue"), *Eucryphia cordifolia* ("ulmo") o *Dasyphyllum diacanthoides*, "tayu o trevo".

En la Fig. 2A se muestra la estructura vertical del bosque de olivillo, obtenida a partir de cuatro parcelas aledañas al registro de Laguna Hermosa de la Isla Mocha. Se observa un dosel superior compacto, compuesto en buena parte por el olivillo y un estrato inferior con predominio de Mirtáceas y sin representación del olivillo. En la Fig. 2B se muestra la estructura de tamaños obtenida de una parcela situada en Laguna Hermosa. Se observa la ausencia de olivillo en las clases diamétricas inferiores a 50 cm. La especie exhibe una tendencia normal con moda en torno a 90 cm. A pesar de que no existe regeneración ni brinzales, se observan abundantes plántulas en el estrato herbáceo. Las Mirtáceas, sin embargo, muestran una tendencia de "J-invertida", siendo escasos los ejemplares que alcanzan la clase de 80 cm. Estos rasgos parecen ser recurrentes a lo largo de la distribución central-norte del olivillo en la costa de Chile, como lo sugieren las estructuras de la edad de los bosques relictos del cerro Santa Inés y la Quebrada El Roble (Fig. 2C). Ambos sitios muestran una brecha en las clases inferiores de edad, unida a una profusa representación de plántulas. De estos resultados se puede inferir que en bosque con dosel monoespecífico de olivillo existiría un reclutamiento discontinuo de la especie. Probablemente, la lu-

minosidad sería insuficiente para el desarrollo de brinzales y clases intermedias de tamaño, a pesar de la existencia de un abundante banco de plántulas y semillas. Luego, el autoreemplazo de la especie estaría controlado por perturbaciones de gran escala.

Estratigrafía del registro Laguna Huairavos

a) Sedimentos

El perfil polínico Laguna Huairavos (LHU, Fig. 3) tiene una profundidad de 247 cm. La base del perfil (240-247 cm) ha sido fechada radiocarbónicamente en $1\ 760 \pm 80$ años A.P. (Beta 62523). La estratigrafía muestra un estrato basal de turbas arcillosas, entre 185-240 cm. A la profundidad de 185 cm. cambian abruptamente hacia arcillas que se extienden hasta el tope del perfil. En la interfase entre ambos tipos de sedimentos se localiza una capa delgada de carbón macroscópico. Entre 130 y 150 cm se intercalan también fragmentos de carbón macroscópico.

b) Zonas Polínicas (Fig. 3)

Zona LHU-1: Se caracteriza por la dominancia de polen arbóreo, con valores que exceden al 82%. Dentro de los taxa leñosos destacan *Aextoxicon punctatum* (hasta 58%), Mirtáceas (hasta 47%), la enredadera leñosa *Hydrangea serratifolia* (hasta 21%) y el tipo *Azara*, este último con participación variable. Solamente en esta zona se detectan trazas de ulmo (*Eucryphia cordifolia*). El polen herbáceo es prácticamente inexistente, a excepción de porcentajes bajos de Ciperáceas y helechos. El conjunto de taxa arbóreos sugiere un ambiente de bosque higrófilo denso, similar al existente en los sectores menos perturbados de la isla en la actualidad.

Zona LHU-2: En concordancia con la modificación notoria de los sedimentos, que cambian desde turbas a turbas-arcillosas, y con la presencia de una capa de carbón macroscópico en su base, la zona se caracteriza por un abrupto cambio en la composición y abundancias polínicas. Disminuyen dramáticamente las Mirtáceas y *Aextoxicon*, y domina *Drimys winteri* con

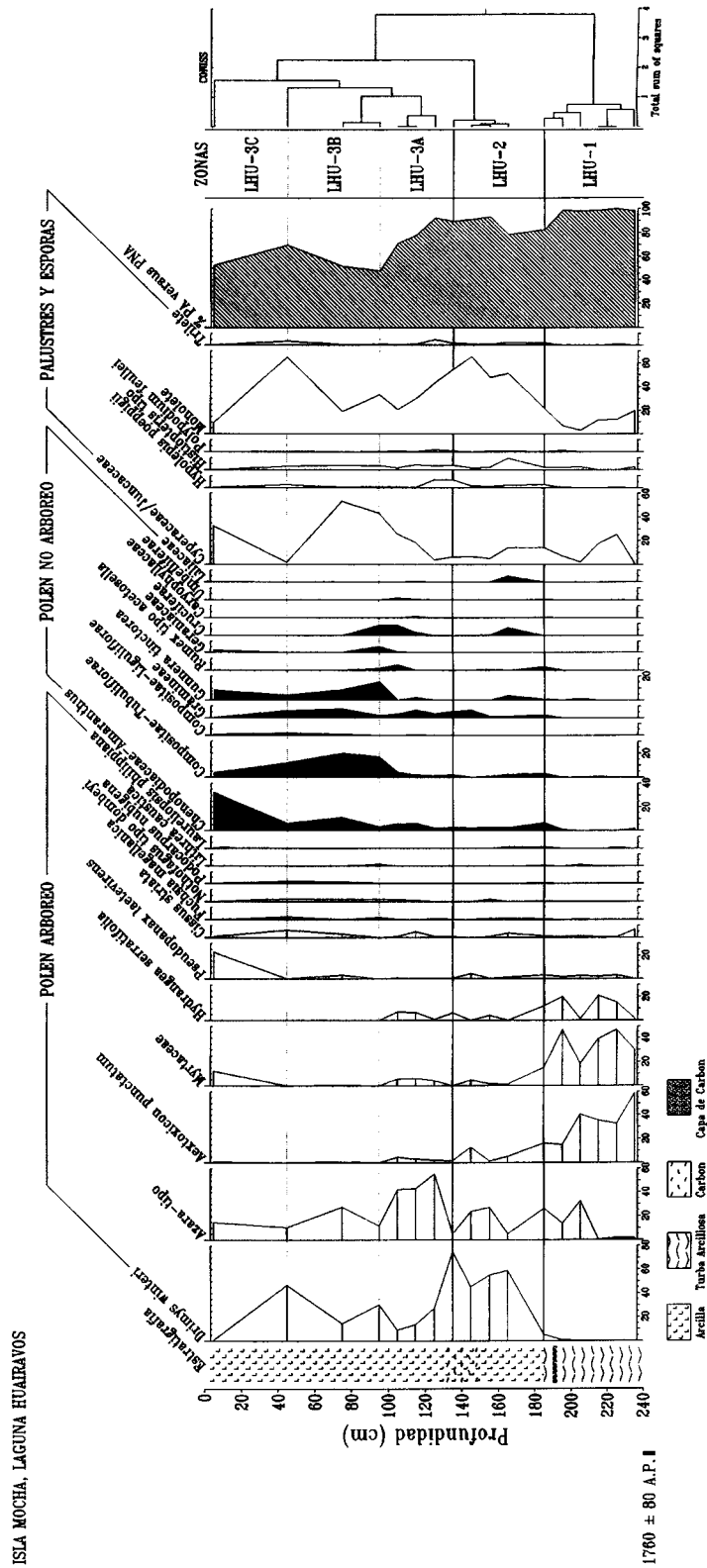


Fig. 3: Diagrama de porcentajes de polen del perfil estratigráfico Laguna Huairavos, Isla Mocha. Percentage pollen diagram of Laguna Huairavos stratigraphical profile, Isla Mocha.

ISLA MOCHA, LAGUNA HUAIRAVOS

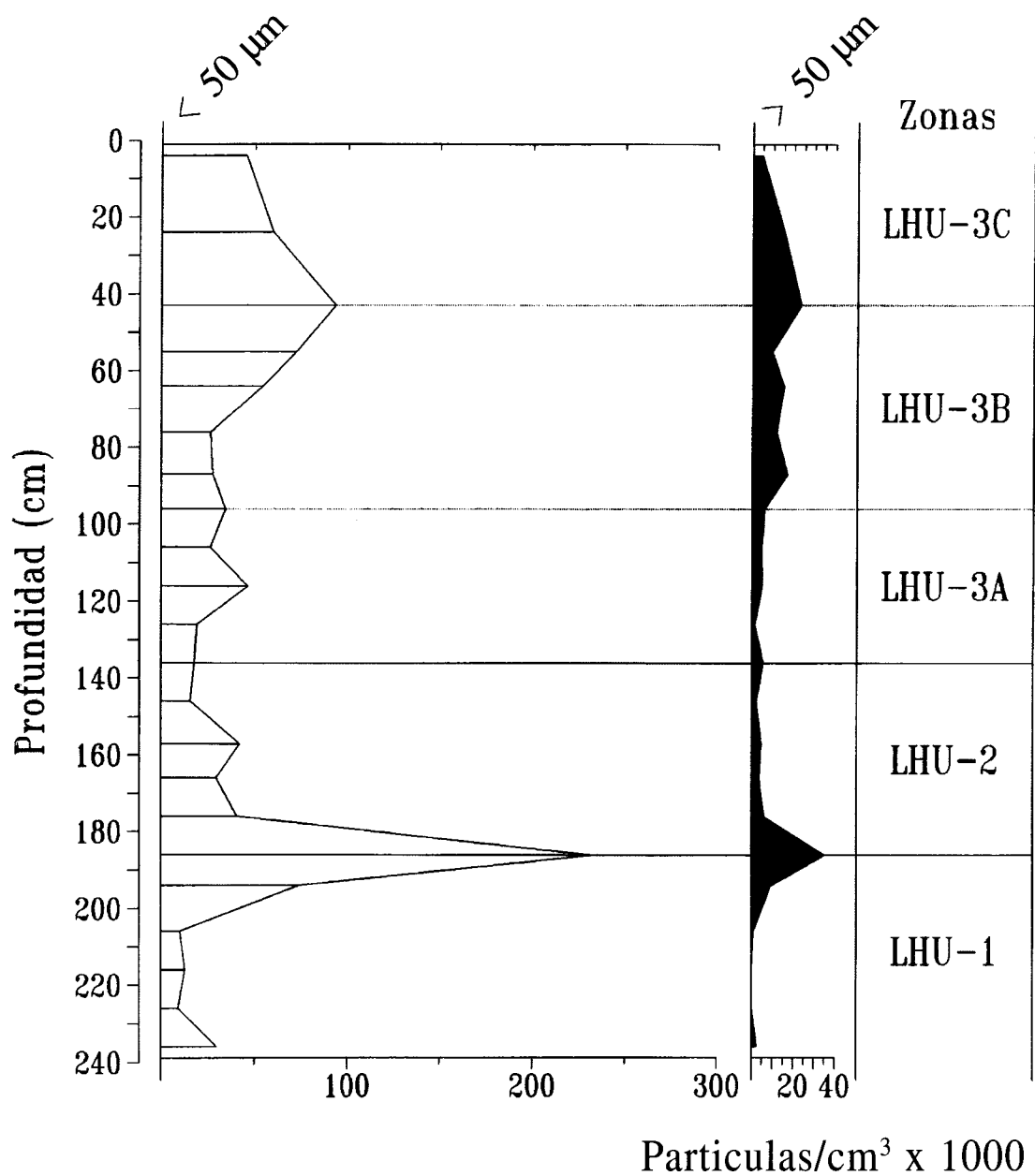


Fig. 4: Diagrama de concentración de partículas de carbón del perfil estratigráfico Laguna Huairavos, Isla Mocha.

Charcoal concentrations diagram of Laguna Huairavos stratigraphical profile, Isla Mocha

valores que van desde 46% hasta 75% hacia el techo de la zona.

Zona LHU-3: Se pueden distinguir 3 fases a lo largo de la zona. La primera fase (LHU-3A) se caracteriza por una progresiva disminución de *Drimys*, al tiempo que aumenta en relación inversa la participación de *Azara* (hasta 43%). La presencia de carbón en la base de la zona sugiere desmonte del bosque asociado al uso de fuego, hipótesis concordante con la disminución del polen arbóreo y aumento paulatino de la participación de polen no-arbóreo; este último componente alcanzando valores máximos de hasta 53% en el techo de la fase.

Entre las especies herbáceas es notoria la invasión de palustres (Cyperaceae/Juncaceae), Gramíneas, Compuestas y Crucíferas, como también la creciente importancia de pteridófitas (e.g., monoletes y triletes, *Hypolepis*, tipo-*Histiopteris*, *Ophioglossum*, tipo-*Ctenitis*). Podemos inferir, en base a los requerimientos y a la autoecología del grupo de taxa, la existencia de un ambiente con bosque abierto y matorrales de helechos, con elevada humedad en el sustrato. Los 95 cm superiores del perfil (fases LHU 3B y 3C) se caracterizan por una escasa representación de granos hasta nula deposición polínica en repetidos niveles. Los tres niveles analizados indican un aumento de hierbas como las Compuestas, *Gunnera tinctoria* y Ciperáceas (Fase LHU-3B). En el techo de la zona, la muestra superficial (5 cm) exhibe un aumento del polen arbóreo de Mirtáceas y *Pseudopanax laetevirens*, aparejado a la disminución de *Drimys winteri* y *Azara*, y a la presencia de trazas de olivillo (Fase LHU-3C). El repunte de Chenopodiaceae/*Amaranthus*, también en el techo del espectro polínico, sugiere el desecamiento paulatino del sustrato, y la consiguiente recolonización de los componentes del bosque actual.

c) Concentración de carbón microscópico

En la Fig. 4 se muestran los valores de concentración de las partículas de carbón a lo largo de la columna de Laguna Huairavos. Las partículas finas (< 50 µm) son las dominantes a lo largo de todo el perfil, con valores desde el doble hasta 10 veces mayores que las partículas > 50 µm. La distri-

bución de carbón a lo largo del perfil muestra tendencias similares para ambos tamaños de partículas, con valores muy bajos en la zona polínica basal (LHU-1) y un abrupto máximo a los 185 cm, en el límite entre los sedimentos turbosos y turbo-arcillosos (entre las zonas polínicas LHU-1 y LHU-2). El contenido de carbón tiende a aumentar en la fase LHU-3B, descendiendo gradualmente en la fase LHU-3C.

Estratigrafía del registro Laguna Hermosa

a) Sedimentos

El perfil Laguna Hermosa (LHE, Fig. 5) posee una profundidad de 420 cm. Los 70 cm. basales de sedimentos presentan bajas concentraciones polínicas, hecho que nos imposibilita un conteo adecuado de granos. La base del perfil está constituida primeramente por arenas finas y gravas compactadas. Entre 170 y 400 cm, los sedimentos corresponden a arcillas, las cuales intergradan gradualmente hacia turbas-arcillosas (entre 100-170 cm) y turbas puras hacia el techo de la secuencia (superficie hasta 100 cm).

b) Zonas polínicas (Fig. 5)

Zona LHE-1: La zona corresponde a sedimentos arcillosos y se caracteriza por el predominio de *Drimys winteri*, con valores que pueden alcanzar hasta 95% del polen arbóreo. Hacia el techo de la zona la especie disminuye bastante abruptamente (40%), en la medida que aumenta el tipo Myrtaceae. El polen herbáceo es prácticamente inexistente. La autoecología del canelo, sumada a la abundante presencia de esporas monoletes, especies palustres y trazas de *Gunnera tinctoria*, sugieren una primera etapa de colonización de sustratos arenosos bajo condiciones muy húmedas.

Zona LHE-2: Desarrollada sobre arcilla, turba-arcillosa y turba, la zona se caracteriza por el dominio de Mirtáceas (hasta 50%), persistencia del canelo, aunque con menor importancia que en la zona anterior. La disminución de los helechos monolete y la escasez de palustres Cyperaceae/Juncaceae, que no exceden al 10%, indicaría condiciones ambientales algo más secas que en la zona anterior, las cuales podrían asimilarse a la composición actual del bos-

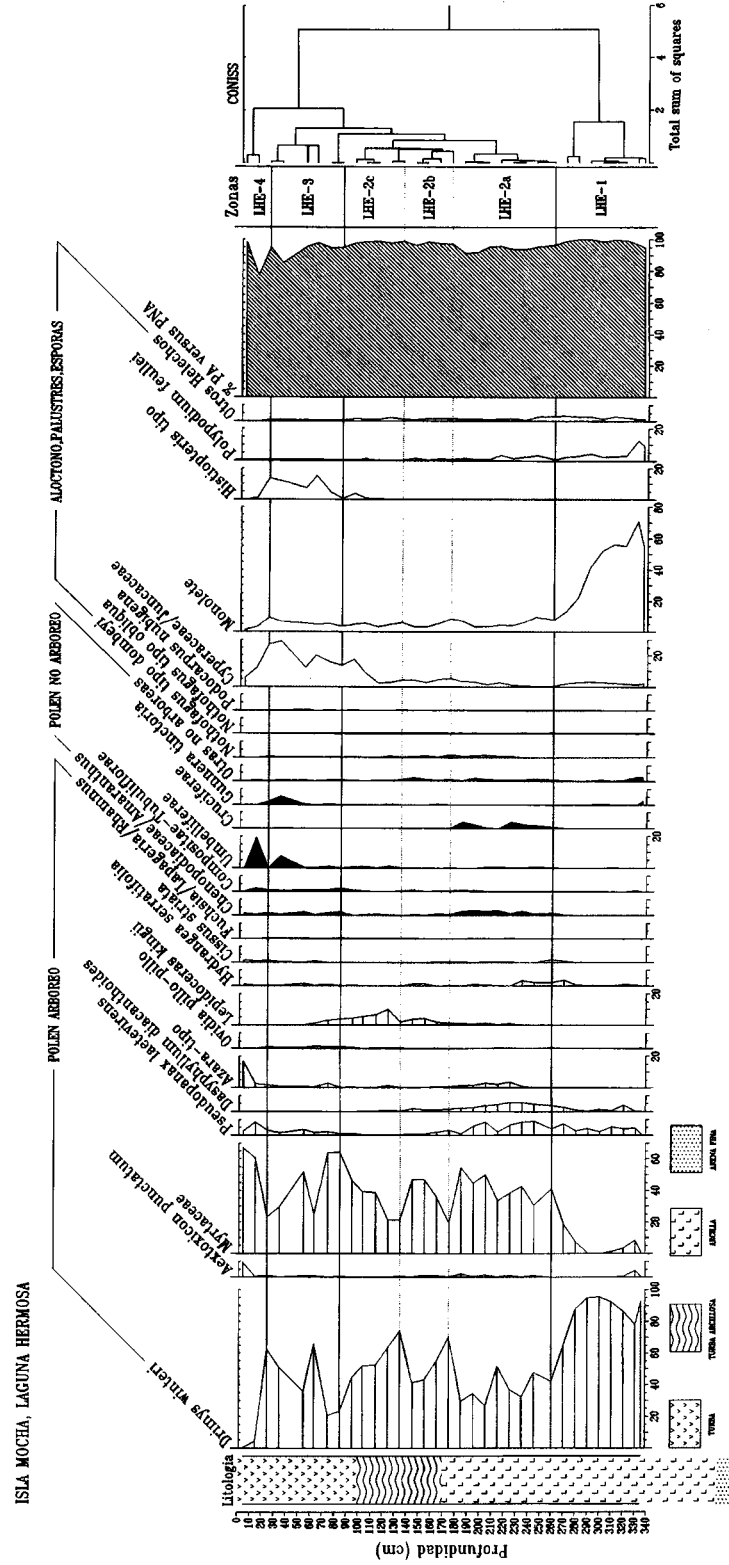


Fig. 5: Diagrama de porcentajes de polen del perfil estratigráfico Laguna Hermosa, Isla Mocha. Percentage pollen diagram of Laguna Hermosa stratigraphical profile, Isla Mocha.

que higrófilo. Los dos taxa arbóreos, canelo y Mirtáceas, experimentan oscilaciones de sus abundancias en el transcurso de la zona y ello hace posible la distinción de tres fases: la fase basal (LHE-2A) con clara dominancia de Mirtáceas y presencia escasa pero constante de otros indicadores arbóreos como *Aextoxicon punctatum*, *Pseudopanax laetevirens*, *Dasyphyllum diacanthoides*, *Azara*-tipo, *Ovidia pillophillo* y varias lianas de sotobosque (*Cissus*, *Hydrangea*). Entre los indicadores no arbóreos aparecen trazas de Chenopodiaceae/*Amaranthus* y Cruciferae. La fase intermedia (LHE-2B) se caracteriza por un leve aumento de *Drimys* y disminución de las Mirtáceas y todos los taxa arbóreos asociados. El techo de la zona (LHE-2C) se caracteriza por un nuevo y sostenido incremento de las Mirtáceas, retroceso de *Drimys* y aumento de la hemiparásita *Lepidoceras* de las palustres Cyperaceae/Juncaceae.

Zona LHE-3: Se define en base al descenso notorio de las Mirtáceas, simultáneo al aumento de *Drimys winteri*, Cyperaceae/Juncaceae, *Gunnera tinctoria* y el helecho tipo *Histiopteris*. El conjunto florístico permite colegir una nueva fase húmeda, en concordancia con el inicio de la acumulación de turba en la columna de sedimentos. Zona LHE-4: Se resuelve hacia la superficie a través de una reducción muy marcada de *Drimys winteri*, ligada a un aumento de la diversidad arbórea con predominio de Myrtaceae (hasta 75%) y *Aextoxicon punctatum* y tipo *Azara*. Entre los indicadores no arbóreos destacan las Umbelliferae. Paralelamente, Cyperaceae/Juncaceae y el tipo *Histiopteris* registran una notoria caída. El espectro polínico sugiere un desecamiento del substrato, lo cual coincide con los requerimientos ecológicos del bosque de olivillo y Mirtáceas que actualmente cubre las mesetas del cordón montañoso donde se sitúa la Laguna Hermosa.

DISCUSION

La dinámica de los bosques de la Cordillera de los Andes de Chile central-sur está principalmente asociada a perturbaciones de

gran escala atribuidas a procesos alogénicos tales como vulcanismo, derrumbes o avalanchas (Veblen y Ashton 1978). En contraste, los bosques de la Cordillera de la Costa han sido descritos como formaciones antiguas, próximas a una condición de equilibrio dinámico, con predominio de especies tolerantes a la sombra y procesos lentos de regeneración, preferentemente gatillados por factores autogénicos (Veblen et al. 1981). En la Cordillera de la Costa la principal fuente de reclutamiento sería a través de regeneración en claros de pequeña escala, provocados por la caída de individuos del dosel superior (Armesto & Figueroa 1987, Armesto et al. 1996).

En lo que respecta a los bosques de olivillo de Chile central, los antecedentes estructurales antes presentados permiten inferir que, en ausencia de perturbaciones recientes de gran escala, la tasa de autoreemplazo para el olivillo sería escasa. Estos rasgos parecen ser recurrentes a lo largo de toda la distribución del olivillo en la costa de Chile (30°-43°). En efecto, al sur de la distribución de la especie, en la Cordillera de Piuchué en la Isla de Chiloé, Aravena (1991) registra distribuciones bimodales, interpretadas como regeneración suprimida de especies tolerantes establecidas a la sombra, bajo un dosel dominante de arboles viejos (Armesto et al. 1996). Luego, en esta localidad existiría un comportamiento discontinuo para el reclutamiento de olivillo.

Un reclutamiento discontinuo se contrapone con el status conservativo atribuido a la comunidad y sus suelos (Pérez & Villagrán 1994), y al carácter de relicto de los bosques de olivillo del norte de su distribución, propuesto por numerosos autores (v.g. Schmithüsen 1956, Troncoso et al. 1980). ¿Qué procesos explicarían las discontinuidades registradas en el ciclo regenerativo del olivillo? ¿Qué mecanismos permitirían la mantención temporal y el recambio de las poblaciones de olivillo?. Para contribuir a dilucidar este tipo de preguntas en comunidades relictas como es el caso del olivillo, hemos intentado articular el enfoque metodológico de la ecología forestal, con técnicas retrospectivas, como la Palinología, buscando ampliar la escala temporal de análisis.

Proponemos que la mantención de la comunidad de olivillo obedece a la coexistencia de procesos auto- y alogénicos, cuya frecuencia y preponderancia serían variables en la escala temporal analizada (Holoceno tardío). Los procesos autogénicos, referidos a escalas espaciales pequeñas, y ampliamente documentados (Veblen & Ashton 1978, Veblen et al. 1981, Armesto & Figueroa 1987, Armesto et al. 1996), estarían ligados a la estabilidad de la comunidad, y se expresan a través de dinámica por fase de claros. Nos referiremos a continuación a los procesos alogénicos, asociados a la inestabilidad del sistema. Para la isla Mocha, la topografía daría lugar a dos situaciones, ambas desencadenadas por la inestabilidad tectónica: (1) Para el bosque de las mesetas de altura, la modificación local del drenaje del suelo generaría sustitución del olivillo y Mirtáceas por canelo y especies palustres, áreas que posteriormente serían recolonizadas por el bosque original, a través de una sucesión tipo hidrosere. (2) Para el bosque de olivillo que se desarrolla en las laderas que conforman el perímetro montañoso, los derrumbes y/o actividad humana, darían lugar a condiciones de apertura que favorecerían el establecimiento del olivillo.

Las evidencias palinológicas presentadas en este trabajo, provenientes de rodales situados en topografía plana, sugieren el mantenimiento de los bosques en la isla Mocha, al menos durante el Holoceno tardío, a juzgar por el registro continuo de cobertura forestal durante los últimos 2000 años. Sin embargo, ambos registros exhiben abruptos y repetidos cambios en la composición y estructura de abundancias del bosque de olivillo durante el período, en concomitancia con cambios importantes en la composición de los sedimentos. El registro Laguna Hermosa muestra que el desarrollo del bosque de olivillo y Mirtáceas se ha visto interrumpido por dos fases húmedas, con dominancia de bosques de canelo, probablemente asociados a terrenos con suelos anegados o saturados, a juzgar por la asociación con herbáceas palustres (Cyperaceae/Juncaceae), *Gunnera tinctoria* y matorrales de helechos. El registro de Laguna Huairavos también muestra una

larga interrupción del desarrollo del bosque de olivillo, después de 1760 años A.P., y su sustitución por canelo y *Azara*-tipo asociadas a herbáceas, especies palustres y helechos. La presencia de abundante carbón en este último perfil, durante la interrupción del bosque de olivillo, sugiere fuertemente que la acción antrópica pudo haber sido también determinante en la sucesión. Solamente en tiempos muy recientes ambos registros exhiben la recuperación del bosque de olivillo actual.

Sucesiones similares han sido documentadas para los bosques pantanosos de petra (*Myrceugenia exsucca*) de la costa de Chile Central durante el Holoceno tardío. El registro Santa Julia (Villa & Villagrán 1997) muestra, después de 1450 años A.P., una fase de interrupción del desarrollo del bosque de *Myrceugenia exsucca*, y su sustitución por canelo, Ciperáceas, palustres y helechos. El registro Quintero I (Villagrán y Varela 1990) muestra, después de 1720 años A.P., una interrupción del bosque de *Myrceugenia exsucca* y *Escallonia revoluta* por el desarrollo de un pantano dominado por Ciperáceas, acuáticas y herbáceas. Ambos registros muestran recuperación del bosque de petras en tiempos muy recientes. Los autores de estos trabajos han atribuido estas sucesiones a cambios climáticos y topográficos, como por ejemplo anegamiento de substratos por represamiento de cursos de agua, debido a la acumulación de dunas después del último máximo transgresivo del mar del Holoceno medio.

En la Isla Mocha, cambios en la topografía y drenaje de los suelos son perfectamente posibles, ligados a los dramáticos cambios tectónicos del Holoceno tardío. En efecto, numerosos autores (Radtke 1991, Nelson & Manley 1992) han establecido que la Isla Mocha ha experimentado una sostenida emergencia durante los últimos 6000 años, acentuada durante los últimos 2000 años y en tiempos muy recientes (Fig. 1D), después de los terremotos de 1835 y 1960. Durante el terremoto de 1960 la isla experimentó un abrupto ascenso de 1,5 a 1,8 m. y, después del terremoto ha ascendido 1,5 m o más (Nelson & Manley 1992). Paralelamente, durante ambos terremotos se han registrado deslizamientos importan-

tes de terreno (FIG. 1D), el primero de los cuales destruyó el muelle de Caleta del Derrumbe (Nelson & Manley 1992). Por otro lado, todo el perímetro está circundado por conos de deyección que evidenciarían la recurrencia de estos eventos en tiempos pretéritos. Observaciones de campo⁹ documentan regeneración de olivillo en el derrumbe atribuido al terremoto de 1960.

En síntesis, la dinámica de los bosques de olivillo pareciera caracterizarse por fluctuaciones cíclicas, con fases de estabilidad y reclutamiento limitado y fases de inestabilidad, con establecimiento a mayor escala espacial. Luego, las reiteradas interrupciones del desarrollo del olivillo documentadas, lejos de constituir una sustitución permanente de la comunidad, permitirían la instauración sucesiva de nuevos ciclos regenerativos, posibilitando así la mantención a largo plazo de la comunidad. Parece entonces adecuada la proposición de un modelo dinámico de equilibrio inestable, en que participarían conjuntamente tanto procesos autogénicos como alogénicos. En los ambientes costeros donde el olivillo se desarrolla, caracterizados por una relativa homogeneidad climática, en comparación con el continente, debido a la influencia de neblinas costeras, humedad relativa alta y constante, y baja amplitud térmica, la especie exhibe ventajas adaptativas, en comparación con otras especies forestales. En efecto, las singulares características morfo-anatómicas de la especie, en particular el alto índice de esclerofilia foliar, contrarrestaría el exceso de transpiración provocado por el ambiente de sequía fisiológica asociado a los ambientes litorales, con alto contenido de sales en suspensión y fuertes vientos (Pérez 1994, 1996).

Finalmente, no podemos descartar la influencia del milenario poblamiento humano sobre la vegetación de la Isla Mocha. Este factor parece esencialmente relevante en el caso de la sucesión registrada en Laguna Huairavos. De acuerdo a los estudios arqueológicos de Sánchez (1997) y Vásquez (1997), desde 1760 A.P. hasta 420 años A.P., coetáneamente con el desarrollo

de los sedimentos de Laguna Huairavos, hubo en la isla dos poblamientos cercanos al sitio palinológico (Fig. 1C y D): El sitio arqueológico P25-1, fechado con radiocarbono para un periodo entre 1760 y 890 años A.P. y situado a dos km. al sudoeste de Laguna Huairavos¹⁰, y un poblamiento agro-alfarero de carácter permanente fechado entre 840 y 450 años A. P., seguramente de filiación mapuche (Sitio arqueológico P31-1, Sánchez 1997) situado a 1 km. de distancia al este de Laguna Huairavos. Este último sitio exhibe abundante material lítico usado para el corte y desgaste de la madera, hecho que muestra la importancia que tuvo para la población el uso del bosque. El desmonte, para la habilitación de cultivos y crianza de guanacos (*Lama guanicoe*, Reiche 1903, Sánchez 1997), podrían ser los factores causales de la paulatina y creciente disminución del polen arbóreo que se observa a lo largo del registro polínico Laguna Huairavos. Esta hipótesis se refuerza al considerar el registro de carbón de la columna estratigráfica, la cual muestra un notable incremento de las concentraciones de partículas de carbón, asociado a un cambio vegetacional importante, desde bosque prístino hacia bosque abierto de canelo con herbáceas palustres y helechos (Límite Zonas LHU1 y LHU2). El factor fuego pareciera interferir negativamente en el establecimiento del bosque higrófilo y promover el establecimiento de una comunidad sucesional, representada por el matorral secundario de *Fuchsia magellanica* y *Aristotelia chilensis*, bajo el cual la regeneración de olivillo no prospera.

En asociación con el registro de carbón, el perfil Laguna Huairavos muestra también un aumento de las hierbas, con trazas de un importante indicador de perturbación humana, la maleza *Rumex* tipo *acetosella*. Otro indicador de perturbación antropogénica muy importante es *Chenopodiaceae-Amaranthus*. Tanto los datos arqueológicos como etnohistóricos documentan el cultivo de la quinoa (*Chenopodium quinoa*) durante los poblamientos mencionados.

⁹ LeQuesne & Meyer 1990

¹⁰ Quiroz, com. pers.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a los Licenciados Felipe Hinojosa y Marino Cabrera por la ayuda en el barrenaje de los perfiles palinológicos. A la Corporación Nacional Forestal (CONAF-Cañete), por la colaboración en el traslado a la Isla. Al proyecto Fondecyt 91-0844, por el fechado C-14 del perfil Laguna Huairavos. A los Profesores Sergio Barrientos y Daniel Quiroz, por los valiosos comentarios y lectura crítica del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ARAVENA JC (1991) Análisis de la estructura y la flora de los bosques de Chiloé Continental e Insular. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, 103 pp.
- ARMESTO JJ & J FIGUEROA (1987) Stand structure and dynamic in the rain forests of Chiloé Archipiélago, Chile. *Journal of Biogeography* 14:367-376.
- ARMESTO JJ, JC ARAVENA, C VILLAGRAN, C PEREZ & GG PARKER (1996) Bosques templados de la Cordillera de la Costa. En: Armesto JJ, C Villagrán & MT Kalin (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 199-213. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Editorial de la Universidad Católica, Santiago, Chile.
- FAEGRI K & J IVERSEN (1989) *Textbook of Pollen Analysis*. Wiley & Sons Ltd., London. 327 pp.
- GRIMM EC (1987) Coniss: A Fortran 77 Program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers & Geosciences* 13: 13-35.
- HAJEK ER & F di CASTRI (1975) *Bioclimatografía de Chile*. Ediciones Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 107 pp.
- HEUSSER CJ (1971) *Pollen and Spores of Chile*. Modern types of the Pteridophyta, Gymnospermae and Angiospermae. University of Arizona Press, Tucson, USA. 167 pp.
- HEUSSER CJ (1983) Quaternary pollen records from Laguna de Tagua-Tagua. *Science* 219: 1429-1432.
- HEUSSER CJ (1990) Ice vegetation and climate of subtropical Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 80: 107-127.
- HEUSSER CJ, J RABASSA, A BRANDANI & R STUCKENRATH (1988) Late-Holocene vegetation of the Andean Araucaria Region, Province of Neuquén, Argentina. *Mountain Research and Development* 8: 53-63.
- KAIZUKA S, T MATSUDA, M NOGAMI & N YONEKURA (1973) Quaternary tectonic and recent seismic crustal movement in the Arauco Peninsula and its environs, Central Chile. *Geographical Report of Tokyo Metropolitan University* 8: 1-49.
- LOOSER G (1935) Argumentos botánicos a favor de un cambio de clima en Chile Central en tiempos geológicos recientes. *Revista Universitaria (Chile)* 20:843-857.
- MACHADO M (1903) Descripción geológica y paleontológica de la Isla. En: C Reiche (ed) *La Isla de la Mocha*: 36-44. Anales del Museo Nacional de Chile, Santiago, Chile.
- MARKGRAF V (1987) Paleoenvironmental changes at the northern limit of the subantarctic *Nothofagus* forest. *Quaternary Research* 28: 119-129.
- MUÑOZ C & E PISANO (1947) Estudio de la vegetación y flora de los Parques Nacionales Fray Jorge y Talinay. *Agricultura Técnica* 7: 71-190.
- NELSON AR & WF MANLEY (1992) Holocene coseismic and aseismic uplift of Isla Mocha south-central Chile. *Quaternary International* 15-16: 61-76.
- PEFAUR JE & J YAÑEZ (1980) *Ecología descriptiva de la Isla Mocha (Chile)*, en relación al poblamiento de Vertebrados. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 37: 103-112.
- PEREZ C (1996) Los procesos de descomposición de la materia orgánica en bosques templados costeros: Interacción entre suelo, clima y vegetación. En: Armesto JJ, C Villagrán & MT Kalin (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 301-315. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- PEREZ C (1994) Índices de esclerofilia en relación a la calidad química de la hojarasca y al grado de mineralización potencial del Nitrógeno del suelo superficial del bosque de olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 101-109.
- PEREZ C & C VILLAGRAN (1994) Influencia del clima en el cambio florístico, vegetacional y edáfico de los bosques de olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) de la Cordillera de la Costa de Chile: Implicancias biogeográficas. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 77-88.
- RADTKE U (1991) Marine terraces as indicators of neotectonic movement: studies from Chile and Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 59-64.
- REICHE C (1903) *La Isla de la Mocha*. Estudios Monográficos. Anales Museo Nacional de Chile 16: 1-107.
- RONDANELLI M J (1992) Historia vegetacional del Holoceno tardío en la subcuenca del ecosistema andino Alto Valle del Biobío, Provincia de Lonquimay, Chile. Estudio paleoecológico basado en el análisis de polen. Tesis de Magister, Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 79 pp.
- SANCHEZ M (1997) El período alfarero en la isla Mocha. En: Quiroz D & M Sánchez (eds.) *La isla de las palabras rotas*: 103-131. Ediciones de la Biblioteca nacional de Chile, Santiago, Chile.
- SCHMITHÜSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-86.
- SKOTTSSBERG C (1948) Apuntes sobre la flora y la vegetación de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). *Acta Horti Gotoburgensis* 8: 91-184.
- STOCKMARR J (1971) Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores* 13: 615-621.
- TAVERA J & C VEYL (1958) Reconocimiento geológico de la Isla Mocha. *Publicación Departamento de Geología, Universidad de Chile* 12: 157-188.
- TRONCOSO A (1991) Paleomegaflores de la Formación Navidad, Miembro Navidad (Mioceno), en el área de

- Matanzas, Chile central occidental. Boletín Museo Nacional Historia Natural, (Chile) 42: 131-168.
- TRONCOSO A, C VILLAGRAN & M MUÑOZ (1980) Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). Boletín Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 37: 117-152.
- VAN HUSEN CH (1967) Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen. Freiburger Geographische Hefte 4: 1-113.
- VASQUEZ M (1997) El período arcaico en la isla Mocha. En: Quiroz D & M Sánchez (eds) La isla de las palabras rotas: 215-235. Ediciones de la Biblioteca Nacional de Chile, Santiago, Chile.
- VEBLEN TT & DH ASHTON (1978) Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes. Vegetatio 36: 149-167.
- VEBLEN TT, C DONOSO, FM SCHLEGEL & R ESCOBAR (1981) Forest dynamic in south-central Chile. Journal of Biogeography 8: 211-247.
- VILLA R & VILLAGRAN C (1997) Historia de la vegetación de los bosques pantanosos de la costa de Chile central durante el Holoceno medio y tardío. Revista Chilena de Historia Natural 70: 391-401.
- VILLAGRAN C (1980) Vegetationsgeschichte und pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Pérez Rosales Nationalpark (Chile). Dissertationes Botanicae 54: 1-165.
- 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 & J VARELA (1990) Palynological Evidence for Increased Aridity on the Central Chilean Coast during the Holocene. Quaternary Research 34: 198-207.
- VILLAGRAN C, P MORENO & R VILLA (1996) Antecedentes palinológicos acerca de la historia Cuaternaria de los bosques chilenos. En: Armesto JJ, C Villagrán & M T Kalin (eds) Ecología de los bosques nativos de Chile: 51-69. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- VILLAGRAN JF (1992) Variaciones de vegetación y suelo en una gradiente de altura y perturbación en la Isla Mocha, Chile. Tesis de Ingeniero Agrónomo, Universidad Austral de Chile, 44 pp.