

Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de La Costa de Chile central-sur: la hipótesis glacial de Darwin

A model for the history of vegetation of the Coastal Range of central-southern Chile: Darwin's glacial hypothesis

CAROLINA VILLAGRÁN

Laboratorio de Palinología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile; e-mail: cvillagr@abello.dic.uchile.cl

RESUMEN

En Chile central-sur, entre los paralelos 37 y 43° S, existen comunidades aisladas de coníferas y tundras magallánicas, cuya distribución principal es altoandina y/o de latitudes altas. De acuerdo a Darwin (1859), en general, estas "islas" corresponderían a los remanentes de poblaciones glaciales, que ocuparon sitios de menor altitud y latitudes más bajas, durante el avance de los hielos. Se desprende de esta hipótesis que, a lo largo de Chile, se habrían producido desplazamientos de la flora austral y andina hacia el Valle Longitudinal, durante la última glaciación, y en sentido inverso, durante el Tardiglacial (14.600-10.000 ¹⁴C años AP) y Holoceno (después de 10.000 ¹⁴C años AP). Considerando esta hipótesis, en este trabajo se analizan dos secuencias palinológicas, procedentes de las cimas de la Cordillera de la Costa de la Región de los Lagos (cordilleras de Nahuelbuta y de Sarao), y se correlacionan con registros publicados, tanto de otros sitios de cimas de cerros, como de sitios de baja altitud, todos ellos procedentes de las regiones de Los Lagos y de Los Canales. Los registros de las cimas de la Cordillera de La Costa, analizados en este estudio, muestran la siguiente secuencia cronológica: (1) El registro de la Cordillera de Sarao documenta, para el Holoceno temprano, a partir de 9.040 ¹⁴C años AP, la colonización del elemento de tundras magallánicas y bosque norpatagónico con coníferas, aunque ambas formaciones alcanzan su máximo desarrollo en el Holoceno medio, sucedidas por el elemento de bosque norpatagónico-valdiviano, en el Holoceno tardío. (2) El registro de la Cordillera de Nahuelbuta muestra que la colonización de estos mismos elementos se produce, recién, en el Holoceno medio, alrededor de 5.430 ¹⁴C años AP. Otros registros de polen de las cimas de la Cordillera de La Costa (Cordillera Pelada y de Piuchué) muestran que el desarrollo de ambas formaciones se produjo en el Tardiglacial y Holoceno temprano. En contraste, los registros polínicos de los sitios de baja altitud de la Región de Los Lagos, muestran que las coníferas y las tundras magallánicas se localizaron en el Valle Longitudinal, durante el Último Máximo Glacial, alrededor de 22.000 ¹⁴C años AP. Numerosos perfiles de la Región de Los Lagos y de Los Canales documentan, durante el Tardiglacial, la rápida expansión hacia el sur del bosque norpatagónico con coníferas, siguiendo la deglaciación de estas áreas. Para el Holoceno de la Región de Los Lagos, se registra la colonización del bosque valdiviano, en el Valle Longitudinal; de las coníferas, en las cordilleras de Los Andes y de La Costa; y de las tundras magallánicas, en la Cordillera de La Costa. También durante el Holoceno se registran las tundras magallánicas, en el área continua que actualmente ocupan en la Región de los Canales, al sur de 46° S. En base a estos resultados, se propone un modelo de la dinámica histórica de la vegetación de Chile central-sur, durante el último ciclo glacial-postglacial, mostrando que los elementos más resistentes al frío (tundras magallánicas, *Nothofagus*, coníferas), habrían sobrevivido la última glaciación en sitios de baja altitud, dentro de la Región de Los Lagos, entre 40 y 43° S. Durante el Tardiglacial y Holoceno, se produjeron ascensos altitudinales y latitudinales de esta vegetación glacial, que culminaron con la recolonización de los sectores australes y de las cimas de cerros de ambas cordilleras, en la Región de los Lagos. Sincrónicamente, se producían expansiones de las formaciones de bosques norpatagónico y valdiviano en los sitios bajos de esta misma región. Algunas inferencias del modelo, hacia otras formaciones aisladas en cimas de cerros de Chile central y centro-norte, nos permiten concluir que Chile constituye el escenario ideal para verificar este tipo de hipótesis biogeográficas.

Palabras clave: polen, biogeografía histórica, Chile.

ABSTRACT

Isolated communities of conifers and Magellanic moorlands, distributed along Andean and at high latitudes exist in south-central Chile, between 37 and 43° S. According to Darwin (1859), such "islands" are remnants of glacial populations, which were distributed at lower altitudes and latitudes during glacier advances. Also, in Chile there were expansions of the Andean and southernmost flora into the Longitudinal Valley of Los Lagos region during the last glaciación, which reversed during the Late-glacial (14, 600-10,000 ¹⁴C years BP) and Holocene (after 10,000 ¹⁴C years BP). Considering this hypothesis, in this study we analyzed two palynological sequences from summits of the Coastal

Range of Los Lagos region (Cordillera de Nahuelbuta and Cordillera de Sarao) and both were correlated with published high and low altitude records from the Los Lagos and Los Canales regions. The records from the Coastal Range show the following chronological sequence: (1) at the lower and middle Holocene, after 9,040 ¹⁴C years BP, the Cordillera de Sarao site documents the colonization of Magellanic moorlands and north-Patagonian forest elements, followed by north-Patagonian-Valdivian forest elements during the upper Holocene; (2) the Cordillera de Nahuelbuta site shows the development of conifer forest and Magellanic moorlands during the middle Holocene, ca. 5,430 ¹⁴C years BP. Other palynological records from the Coastal Range (Cordillera Pelada and Cordillera de Piuchué) show the development of both communities during the Late-glacial and lower Holocene. In contrast, the low altitude pollen records from the Los Lagos region indicate that conifers and magellanic moorland elements occupied the Longitudinal Valley during the Last Glacial Maximum (LGM), ca. 22,000 ¹⁴C years BP. Various pollen profiles from Los Lagos and Los Canales regions evidenced for the late-glacial (14,600-10,000 ¹⁴C years BP) the rapid southern expansion of conifers and other north-Patagonian elements, following the deglaciation of these areas. During the Holocene, Valdivian forest elements invaded the Longitudinal Valley of the Los Lagos region, while conifers and Magellanic moorland elements were displaced to coastal and Andean ranges. Also during the Holocene, Magellanic moorlands were registered south of 46° S, in an area where they have a continuous range today. Based on these results, we propose a model about the historical dynamics of south-central Chilean vegetation during the last glacial-interglacial cycle. This model shows that the most cold resistant elements (Magellanic moorlands, *Nothofagus* and conifers), survived the last glaciation in low altitude sites, within the Los Lagos region, between 40 and 43° S. During the late-glacial and Holocene, an altitudinal and latitudinal ascent of the glacial vegetation occurred, which culminated with the colonization of southernmost areas, and both Andean and coastal ranges, synchronous with the occupation of lowland sites by north-Patagonian and Valdivian forests. Some inferences of the model to other similar isolated vegetation of north-central Chile, allow us to conclude that Chile is an ideal scenario for such a biogeographical hypothesis.

Key words: pollen, historical biogeography, south-central Chile.

INTRODUCCIÓN

En las cimas de la Cordillera de La Costa de Chile central-sur, entre los paralelos 37 y 42° S, existen comunidades de tundras magallánicas y bosques aislados de coníferas, cuya distribución principal es altoandina y/o de latitudes altas (Villagrán et al. 1998, Villagrán 2000¹). Por ejemplo, *Araucaria araucana* (pehuén), exhibe dos núcleos importantes y discontinuos: en la Cordillera de Nahuelbuta, en torno a las latitudes 37° 30' y 38° 30' S, y en la Cordillera Principal, entre 37° 24' y 40° 03' S. Un patrón disyunto análogo exhiben, por ejemplo, *Fitzroya cupressoides* (alerce), con poblaciones relativamente extensas, distribuidas discontinuamente, en las cimas más altas de la Cordillera de La Costa, desde Cordillera Pelada (40° S) hasta la Cordillera de Piuchué en Chiloé (42° 30' S), y en los Andes entre 41° 20' y 42° 40' S; *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera), con poblaciones reducidas en la Cordillera de La Costa, en Nahuelbuta, entre 37° 10' y 37° 50' S y en los Andes entre 32° 39' y 43° 35' S; *Prumnopitys andina* (lleuque), con una pequeña población en la Cordillera de Nahuelbuta, a la latitud 37° 50' S, además de su rango andino entre 35° 54' y 39° 25' S. Otras coníferas chilenas,

como *Podocarpus nubigena* (mañío macho), *Saxegothaea conspicua* (mañío hembra) y *Pilgerodendron uviferum* (ciprés de las Guaytecas), y especies leñosas de angiospermas de los géneros *Maytenus*, *Drimys*, *Schinus* y *Lomatia* presentan también rangos de distribución discontinuos, en ambas cordilleras. Por otra parte, las comunidades de tundras magallánicas exhiben su distribución principal en la costa pacífica, al sur de 48° S (Villagrán 1988a), con poblaciones aisladas en las cimas más altas de la Cordillera de La Costa de la Región de Los Lagos (entre 37° y 43° S), en las Cordilleras de Nahuelbuta, Pelada, Sarao y Piuchué, como asimismo en los Andes de Hornopirén, a los 42° S.

¿Cómo y cuándo se produjeron estas discontinuidades norte-sur y este-oeste en los rangos de distribución? De acuerdo a una conocida hipótesis, formulada por Darwin en 1859, este tipo de distribuciones aisladas pueden ser interpretadas como los remanentes de las poblaciones glaciales, que ocuparon sitios de menor altitud, y latitudes más bajas, durante el avance de los hielos, bajo condiciones de clima más frío y, probablemente, más húmedo. Concordantemente, en Chile se habrían producido desplazamientos de la flora austral, y la de ambas cordilleras, hacia el Valle Longitudinal de Chile, durante las edades glaciales, y en sentido inverso durante el Tardiglacial y Holoceno. Con el propósito de verificar esta hipótesis para Chile centro-sur, se analizaron palinológicamente dos registros sedimentarios, procedentes de las cimas de la

¹VILLAGRÁN C (2000) Historia de la vegetación de las cimas de la Cordillera de la Costa, Región de Los Lagos, Chile. Actas del IX Congreso Geológico Chileno, Volumen 1: 578-582.

TABLA I

Sitios palinológicos utilizados en las correlaciones vegetacionales

Palynological sites used in the vegetational correlations				
Sitio	Latitud sur	Altitud (m)	Edad (^{14}C años)	Fuente
Miraflores 2	38° 42' S	1.195	7.550 ± 50	Rondanelli-Reyes (2000)
Rucañancu	39° 33' S	290	10.200 ± 130	Heusser (1984)
Cordillera Pelada	40° 10' S	975	10.425 ± 350	Heusser (1982)
Canal de La Puntilla	40° 57' S	120	20.160 ± 180	Moreno et al. (1999)
Cerro Derrumbes	41° 08' S	810	3.110 ± 105	Villagrán (1980)
Lago Condorito	41° 4' S	100	12.330 ± 130	Moreno (2000)
Río Negro	42° 03' S	60	30.590 ± 600	Villagrán (1988a)
Loncomilla	42° 10' S	140	18.900 ± 185	Villagrán (1990)
Laguna Pastahué	42° 22' S	150	12.470 ± 140	Villagrán (1985)
Pichihué I, II	42° 23' S	700	12.760 ± 120	Villagrán (1991)
Cordillera de San Pedro	42° 22' S	650	-	Godley & Moar (1973)
Lago Tarahuín	42° 43' S	60	10.710 ± 180	Villagrán (1990)
Puerto Carmen	43° 09' S	10	13.040 ± 210	Villagrán (1988b)
Laguna Chaiguata	43° 10' S	300	13.100 ± 260	Villagrán (1988b)
Laguna Soledad	43° 10' S	250	12.350 ± 100	Villagrán (1988b)
Laguna Oprasa	44° 21' S	-	13.560 ± 125	Lumley & Switsur (1993)
Laguna Stibnite	46° 25' S	-	14.335 ± 145	Lumley & Switsur (1993)
Puerto Edén	49° 08' S	50	12.960 ± 150	Ashworth et al. (1991)
Gravity core GeoB 3313-1	41° 00' S	852 (profundidad del agua)	6.170 ± 80	Lamy et al. (2001)

cordilleras de Sarao y Nahuelbuta, y se compararon con otros registros, procedentes de las cimas de las cordilleras Pelada (Heusser 1982), Piuchué (Villagrán 1991) y San Pedro (Godley & Moar 1973). Posteriormente, se correlacionaron los resultados con los registros palinológicos procedentes de sitios glaciados, tanto de baja altitud como andinos, de las regiones de Los Lagos y de Los Canales, entre los paralelos 38° y 49° S (Fig. 1, Tabla I).

MATERIALES Y MÉTODOS

En la Fig. 1 se muestra el área de estudio y se destacan los dos sitios palinológicos de cimas de cerro analizados, ambos de edad Holoceno y procedentes de la Cordillera de la Costa, entre 37° y 41° S. Las dos secuencias analizadas en este estudio son: Laguna Las Totoras, Cordillera de Nahuelbuta, 37° 48' S, 1.225 m de altitud, edad radiocarbónica basal de 5.430 ± 70 ^{14}C años AP (Beta Analytic-60574); Altos de Pabulo, Cordillera de Sarao, 40° 57' S, 850 m de altitud, edad basal 9.070 ± 100 ^{14}C años AP (Beta Analytic-61761). Ambas columnas estratigráficas fueron extraídas con Sonda de Dachnowsky y procesadas de acuerdo a métodos palinológicos convencionales (Faegri & Iversen 1989). Los recuentos se llevaron a cabo hasta completar una suma

básica de 300 granos de polen arbóreo y no arbóreo, por cada nivel de profundidad, excluyendo de la suma los recuentos de las especies acuáticas y las productoras de esporas. Sobre la suma básica se calcularon los porcentajes de todos los taxa. Las concentraciones de polen fueron calculadas mediante el uso de un marcador alóctono, *Lycopodium* (Stockmarr 1971). En los diagramas de polen se muestran sumados aquellos taxa arbóreos, herbáceos y de tundras con muy bajos porcentajes polínicos y, en la descripción de los diagramas, se mencionan cuáles son estas especies que se sumaron. Algunos taxa difíciles de discriminar al nivel específico, como *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*; *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum* también se graficaron sumados (Fig. 2, 3 y 4, *Caldcluvia/Eucryphia*; *Fitzroya/Pilgerodendron*). Los fechados radiocarbónicos fueron realizados en Beta Analytic Inc. (Florida, U.S.A.), usando los mismos testigos de turbas de los cuales se extrajeron las muestras para polen.

En la Fig. 1 se muestra la ubicación de los 19 registros publicados, seleccionados para las correlaciones vegetacionales, y en la Tabla I se indican las coordenadas geográficas, altitud, edades radiocarbónicas basales y autores de los mismos. De estos registros, 13 proceden del Valle Longitudinal, dos de los Andes, uno del Océano Pacífico y tres secuencias corresponden también

a sitios de cimas de la Cordillera de La Costa, Cordilleras Pelada, 40° 10' S, 975 m de altitud, edad basal 10.425 ± 350 ¹⁴C años AP (Heusser 1982), Piuchué, 42° 23' S, 700 m de altitud, edad basal 12.760 ± 120 ¹⁴C años AP (Villagrán 1991) y Cordillera de San Pedro, 42° 22' S, 650 m de altitud, no fechado (Godley & Moar 1973).

RESULTADOS

Registro Laguna las Totoras, Cordillera de Nahuelbuta

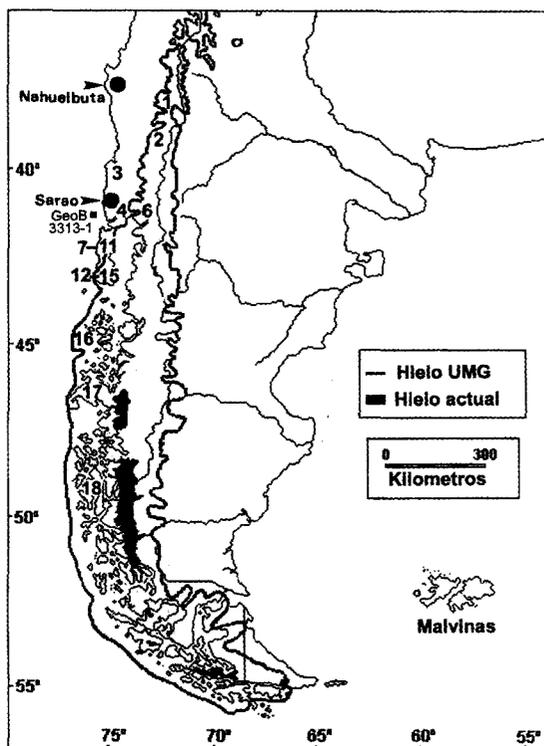


Fig. 1: Extensión del hielo actual y del estimado para el Último Máximo Glacial (UMG) en los Andes de Sudamérica, de acuerdo a Hollin & Schilling (1981). Con círculos negros se indican los dos registros de polen analizados y con números (1-18), los registros publicados utilizados para las correlaciones vegetacionales. Con cuadro negro, un registro de suelo oceánico, GeoB 3313-1. Los sitios y otros datos correspondientes a los números se presentan en la Tabla 1.

Present and estimated Last Glacial Maximum (UMG) ice margins in South America, according to Hollin & Schilling (1981). The records analysed in this study are shown with black circles. Gravity core GeoB 3313-1 is shown with black square. Numbers (1-18) indicate the palynological sites used in the vegetational correlations. Information on these sites is shown in Table 1.

El diagrama de polen de la Cordillera de Nahuelbuta (NA, Fig. 2) muestra que, alrededor de los 6.000 ¹⁴C años AP, se produjo la colonización de aquellos taxa de coníferas que hoy exhiben distribución disyunta, en ambas cordilleras: *Araucaria araucana*, *Podocarpus nubigena*, *Prumnopitys andina* y *Austrocedrus chilensis*, además del principal indicador de tundras magallánicas (*Donatia fascicularis*). El espectro de la base del registro documenta que las actuales comunidades vegetales, aisladas en las cimas de la Cordillera de Nahuelbuta, se desarrollaron en el Holoceno medio y tardío. De acuerdo a los cambios florísticos, es posible establecer tres zonas en el diagrama de polen de Nahuelbuta (NA-I a NA-III, Fig. 2). Desde la base al techo del registro, ellas son:

Zona Nahuelbuta I: corresponde a la porción basal del registro, entre 225 y 180 cm de profundidad. Cerca del techo de la zona se dispone de un fechado radiocarbónico de 5.430 ± 70 ¹⁴C años AP, razón por la cual se infiere una edad de alrededor de 6.000 ¹⁴C años AP para la base. Muy altas proporciones del helecho acuático *Isoetes savatieri* sugieren el desarrollo de un ambiente lacustre, durante este tiempo de colonización vegetal de las cimas. El polen arbóreo exhibe también sus porcentajes mayores en esta zona. Además de las proporciones máximas de dos taxa arbóreos de *Nothofagus*, *Nothofagus* tipo *dombeyi* (49-65 %) y *Nothofagus* tipo *obliqua* (hasta 2,8 %), se registra también para este tiempo la colonización de especies de coníferas, como *Araucaria araucana* (hasta 3,2 %), *Prumnopitys andina* (hasta 2,8 %) y trazas de *Austrocedrus chilensis* y *Podocarpus nubigena*. En el polen no arbóreo, además de las Poáceas (hasta 13 %), se documentan también para el período las proporciones máximas del taxón dominante de las tundras magallánicas actuales, *Donatia fascicularis* (hasta 4,8 %), además de trazas de otros cojines de tundras, tales como *Tribeles australis*, *Myrteola nummularia*, *Drosera uniflora*, *Astelia pumila*, los cuales no sobrepasan, en conjunto, el 5 %. El registro abundante de la acuática *Isoetes*, y la predominancia del elemento de tundras magallánicas, junto con la riqueza en coníferas, sugieren que condiciones relativamente lluviosas, parecidas a las actuales, se iniciaron durante la formación de la actual turbera Las Totoras, alrededor de los 6.000 años atrás.

Zona Nahuelbuta II: la zona intermedia del registro transcurre entre 180 y 100 cm de profundidad y desde, aproximadamente, 5.000 ¹⁴C años AP. Se caracteriza por el descenso de las proporciones de *Nothofagus* tipo *dombeyi* (32-47 %); de las tundras magallánicas las cuales, en conjunto,

Laguna Las Totoras, Cordillera de Nahuelbuta
37° 48' S, 1225 m

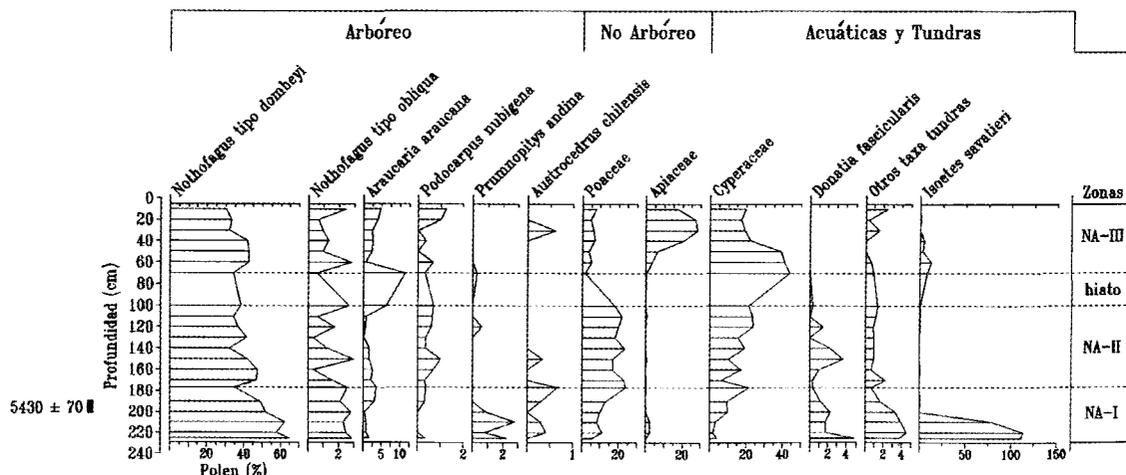


Fig. 2: Diagrama de porcentajes de polen del registro Laguna Las Totoras, Cordillera de Nahuelbuta. Percentage pollen diagram of the record Laguna Las Totoras, Cordillera de Nahuelbuta.

no sobrepasan máximos de 6 %; y trazas del taxon acuático *Isoetes* y de dos coníferas, actualmente representadas por individuos aislados o muy pequeñas poblaciones en la Cordillera de La Costa, *Prumnopitys andina* y *Austrocedrus chilensis*. En contraste, otras dos coníferas aumentan su representatividad y frecuencia, en relación a la zona I: *Araucaria araucana*, que en el techo de la zona adquiere valores de hasta 6,3 %; y *Podocarpus nubigena*, registrada con bajos valores (hasta 1 %) pero frecuente a lo largo de toda la

zona. Entre los indicadores herbáceos, destaca el abrupto incremento de las Poáceas (17-24 %) y de las Ciperáceas (6-24 %). La baja representación de la acuática *Isoetes*, y su reemplazo por especies palustres de Ciperáceas y Poáceas, sugieren reducción y descenso del cuerpo de agua y su relleno con vegetación palustre. Las condiciones, relativamente más secas y/o cálidas, sugeridas por esta sucesión serían concordantes con el retroceso del elemento arbóreo y del de tundra magallánicas que registra la zona. Esta tendencia

Altos de Pabulo, Cordillera de Sarao
40° 57' S, 850 m

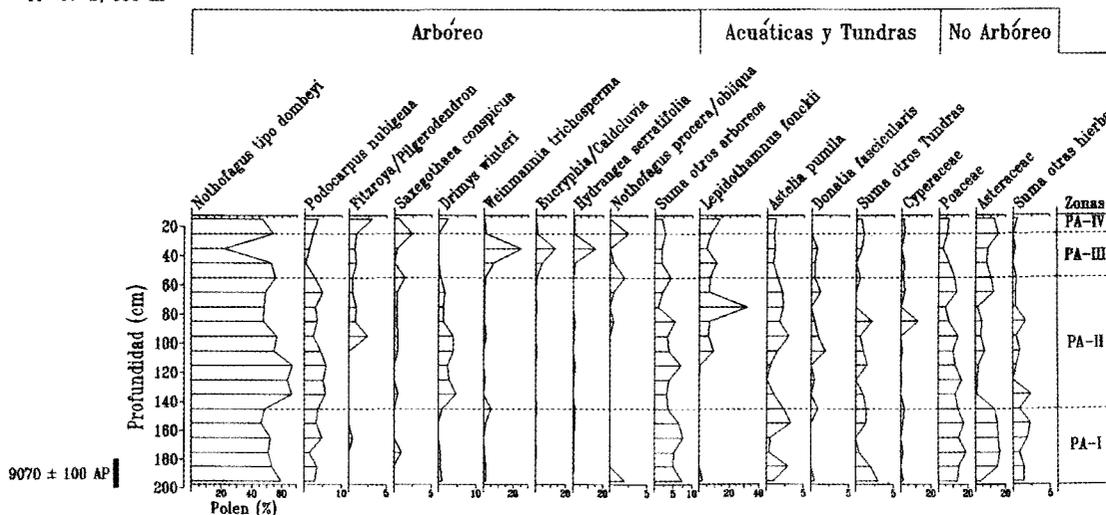


Fig. 3: Diagrama de porcentajes de polen del registro Altos de Pabulo, Cordillera de Sarao. Percentage pollen diagram of the record Altos de Pabulo, Cordillera de Sarao.

hacia condiciones más secas culminaría con un hiato en la deposición polínica, en el techo de la zona, entre 100 y 70 cm de profundidad.

Zona Nahuelbuta III: esta zona representa los últimos 70 cm de la columna estratigráfica. La base de la secuencia se caracteriza por la máxima representación de *Araucaria araucana* (11,4 %), de las Ciperáceas (43,7 %) y reaparición del taxón acuático *Isoetes* (7-12 %). Este espectro polínico indicaría una breve reinstauración de condiciones algo más húmedas y frías que las actuales en el área. Hacia el final de la zona se observa una leve disminución de los taxa arbóreos, una abrupta disminución de las Ciperáceas, y aumento de las Apiáceas, con proporciones de hasta 28 %, espectro que sugiere deterioro de las condiciones climáticas en tiempos recientes.

Registro Altos de Pabulo, Cordillera de Sarao

Los diagramas de porcentajes y de concentraciones de polen de Altos de Pabulo de la Cordillera de Sarao (PA, Fig. 3 y 4) muestran que, a inicios del Holoceno, alrededor de 9.000 ^{14}C años AP, se inicia la colonización del sitio con aquellos taxa de coníferas que hoy exhiben distribución disyunta, en ambas cordilleras: *Podocarpus nubigena*, *Fitzroya cupressoides*, *Saxegothaea conspicua* y trazas de *Araucaria araucana* (sumada o otros taxa arbóreos en la Fig. 3), además de una serie de taxa indicadores de tundras magallánicas, como *Astelia pumila*, *Donatia fascicularis* y *Lepidothamnus fonckii*. Sin embargo, el registro documenta que ambas comunidades vegetales alcanzaron su máxima expresión solamente en el Holoceno medio. De acuerdo a

los cambios florísticos, es posible establecer cuatro zonas en el diagrama de polen de Altos de Pabulo (PA-I a PA-IV, Fig. 3 y 4). Desde la base al techo, ellas son:

Zona Pabulo I: entre 195 y 145 cm de profundidad, con base fechada en 9.070 ± 100 ^{14}C años AP. Corresponde a una fase pionera de colonización del bosque de *Nothofagus* tipo *dombeyi*, con porcentajes relativos importantes (46-60 %). El resto del elemento arbóreo, lianas y epífitas se registran en trazas que, en conjunto, no sobrepasan el 10 %, por ejemplo, árboles como *Weinmannia*, *Eucryphia/Caldcluvia* y otros (sumados en la Fig. 3: *Escallonia*, *Pseudopanax*, *Philesia*, *Mirtáceas*, *Maytenus*, *Desfontainia*, *Ovidia*, *Berberis*, *Tepualia*), y varias especies de epífitas y parásitas, como *Misodendrum*, *Tristerix*, *Nertera*, *Lepidoceras* (expresados como sumatoria en la Fig. 3). También exhibe bajos valores porcentuales el elemento subantártico, a excepción de *Astelia pumila*, con máximos de 3,2 %. Dominan, en cambio, los taxa herbáceos, como las Poáceas (hasta 19 %) y las Asteráceas (hasta 16,2 %). El diagrama de concentraciones polínicas del registro de Sarao (Fig. 4) ratifica el carácter pionero de la vegetación del Holoceno temprano, durante la fase inicial del desarrollo de la turbera, fenómeno que se manifiesta en las bajas concentraciones de polen arbóreo, incluido *Nothofagus* tipo *dombeyi*, y de los taxa de tundras magallánicas. En concordancia con los porcentajes, destacan las altas concentraciones de taxa herbáceos de Poáceas y Asteráceas, además de la especie pionera en el desarrollo de cojines de tundras magallánicas, *Astelia pumila*. Las condiciones climáticas fueron, probablemente, algo más áridas que las actuales.

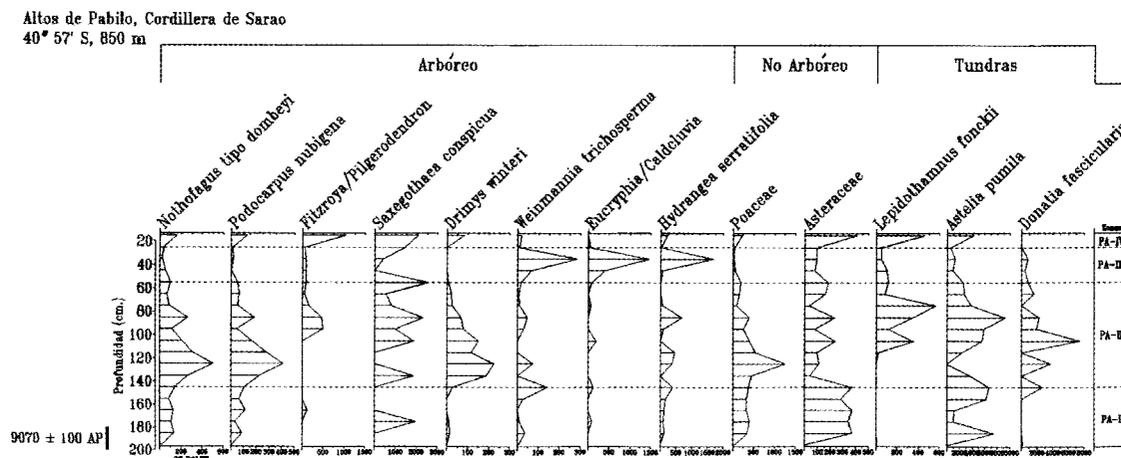


Fig. 4: Diagrama de concentraciones de polen del registro Altos de Pabulo, Cordillera de Sarao. Concentration pollen diagram of the record Altos de Pabulo, Cordillera de Sarao.

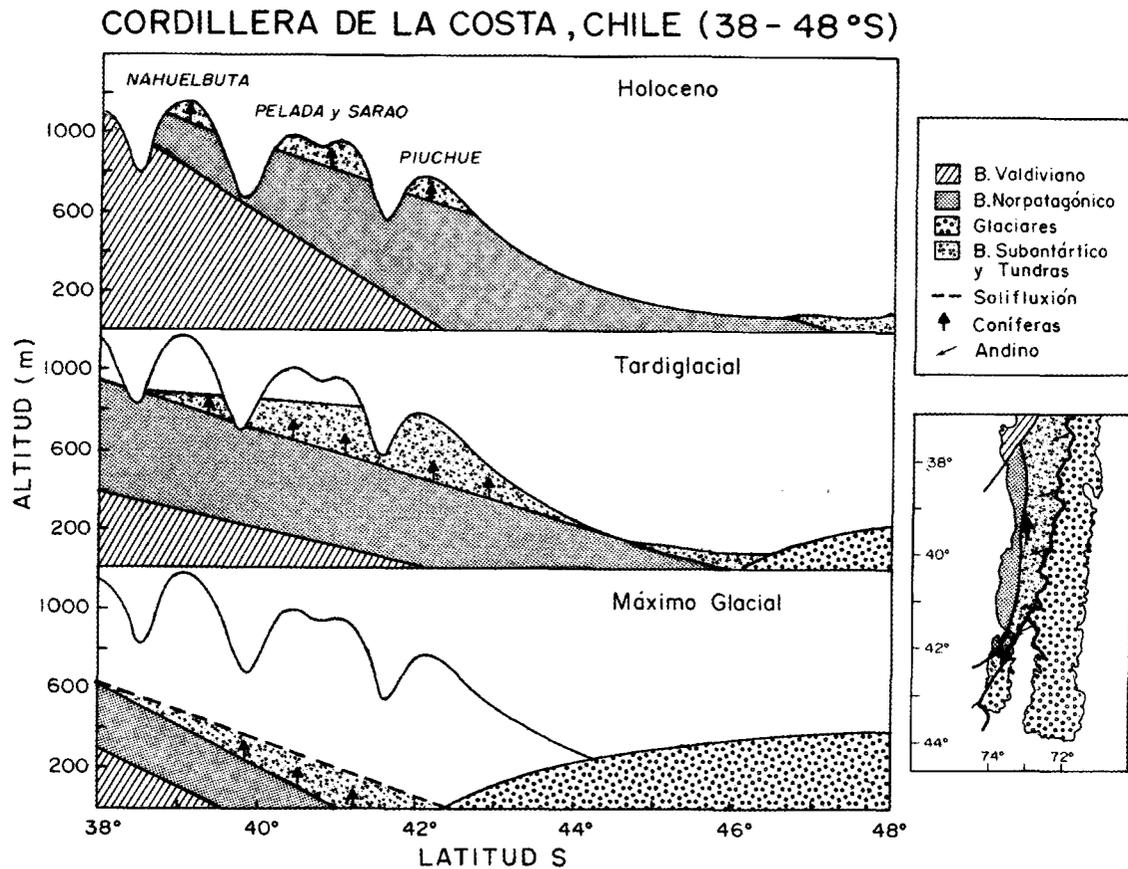


Fig. 5: Modelo de la dinámica histórica de la vegetación de la región templada de Chile durante el último ciclo glacial-postglacial.

A historical vegetation dynamic model of the Chilean temperate region for last the glacial-interglacial cycle.

Zona Pabulo II: entre 135 y 55 cm de profundidad, probablemente, Holoceno medio, la zona muestra que a la fase pionera inicial sigue un máximo desarrollo del mosaico de tundras magallánicas y bosque norpatagónico, este último representado por *Nothofagus* tipo *dombeyi* (48-67 %) y las coníferas *Podocarpus nubigena* (hasta 6 %), *Fitzroya cupressoides* (hasta 2,5 %) y trazas de *Saxegothea conspicua*, asociadas principalmente al canelo, *Drimys winteri* (hasta 5 %). Además, se registra la presencia abundante de la conífera enana, característica de las tundras magallánicas subantárticas actuales, *Lepidothamnus fonckii* (hasta 32 %), asociada a un aumento del espectro completo de los taxa en cojines, incluyendo los dos taxa principales indicadores de esta formación, *Donatia fascicularis* (hasta 2 %) y *Astelia pumila* (hasta 3 %). Como otros taxa de tundras, se suman en el diagrama las trazas registradas de: *Gaimardia australis*, *Drapetes muscosus*, *Drosera uniflora*, *Myrteola nunmularia*, *Tribeles australis*, *Tapeinia pumila*, *Pinguicola antarctica* y *Acaena*

antarctica. Por el contrario, disminuyen los porcentajes de las especies herbáceas, abundantes en la zona anterior, las poáceas y las asteráceas. El diagrama de concentraciones polínicas (Fig. 4) es concordante con el diagrama de porcentajes, destacando altas concentraciones para las coníferas y los tres taxa característicos de tundras magallánicas, *Lepidothamnus fonckii*, *Astelia pumila* y *Donatia fascicularis*. Las poáceas exhiben valores relativamente más altos en la base de la zona. El espectro polínico de la zona sugiere condiciones, relativamente, más húmedas y frías para el Holoceno medio.

Zona Pabulo III: entre 55 y 25 cm de profundidad, probablemente Holoceno tardío, se aprecia una disminución de los taxa indicadores del mosaico de tundras magallánicas con bosque de *Nothofagus* y coníferas, concomitante con la abrupta dominancia de taxa arbóreos característicos de bosque valdiviano-norpatagónico, *Weinmannia trichosperma* (tineo, hasta 25 %), *Eucryphia/Caldcluvia* (ulmo y tiaca, hasta 13 %), y la liana arbórea *Hydrangea serratifolia*

(hasta 15 %). Los máximos porcentajes de estos tres taxa concuerdan con los altos valores de la concentración polínica de los mismos (Fig. 4). La zona ha sido interpretado como una breve oscilación hacia condiciones, relativamente, más cálidas y secas.

Zona Pabulo IV: Las dos muestras más superficiales (25 a 15 cm) registran, tanto en porcentajes como en concentraciones polínicas (Fig. 3 y 4), la reinstauración del mosaico de tundras magallánicas con bosque de *Nothofagus* y coníferas, con condiciones climáticas similares a la Zona II y, probablemente, equivalentes a las actuales imperantes en las cimas de la Cordillera de Sarao.

Correlaciones con otros registros polínicos

Los registros procedentes de las cimas de la Cordillera de Piuchué (Fig. 1, Tabla 1), en la Isla de Chiloé (Villagrán 1991) muestran, entre 12.000 y 10.000 ¹⁴C años AP, una secuencia de desarrollo de tundras magallánicas en esta área, desde turberas minerotróficas hasta turberas ombrotróficas (Ruthsatz & Villagrán 1991), caracterizadas por sucesivos máximos de los cojines *Astelia pumila*, *Donatia fascicularis* y *Gaimardia australis*, respectivamente. Después de 10.000 ¹⁴C años AP, el bosque de *Nothofagus* con coníferas domina en esta área. Esta sucesión indicaría que, a la latitud de Chiloé, la colonización de las tundras magallánicas en las cimas de la Cordillera de La Costa comenzó en el Tardiglacial. Posteriormente, en el Holoceno, se habría desarrollado el bosque con coníferas. Adicionalmente, existe otro registro de cimas de la Cordillera de La Costa, en la Isla de Chiloé (Cordillera de San Pedro, alrededor de 650 m de altitud, Godley & Moar 1973). Desafortunadamente, este registro no ha sido fechado pero la profundidad de la turbera (250 cm) y el paisaje vegetacional reconstruido, dominado por cojines de tundras magallánicas, sugieren fuertemente que se trataría de un análogo al registro de Piuchué. El registro polínico muestra dominancia de polen arbóreo, *Nothofagus* y la conífera *Podocarpus*, asociado al elemento de tundras magallánicas subantárticas, representadas por *Astelia pumila*, *Gaimardia australis* y Juncagináceas, probablemente *Tetroncium magellanicum*. Más al norte, el registro polínico de Cordillera Pelada (Heusser 1982) exhibe un espectro característico de tundras magallánicas, asociadas a bosques de *Nothofagus* con coníferas, durante todo el Holoceno.

Por otra parte, los registros polínicos publicados para el Valle Longitudinal de la Región de Los Lagos (Fig. 1, Tabla 1), muestran que las fuentes de la actual vegetación de cimas de cerros se localizó, durante el Último Máximo Glacial (UMG), en los sitios de baja altitud. Así, los registros de Canal de La Puntilla (Moreno et al. 1999), en Llanquihue, Río Negro (Villagrán 1988a) y Loncomilla (Villagrán 1990), en el norte de la Isla Grande de Chiloé, muestran un mosaico de tundras magallánicas y bosquetes de *Nothofagus* con coníferas, durante el UMG. Durante el Tardiglacial (14.600-10.000 ¹⁴C años AP), numerosos registros de la región de Los Lagos y de Chiloé documentan la desaparición del elemento de tundras magallánicas y la rápida expansión del bosque nor-Patagónico-subantártico (*Nothofagus* con coníferas), inmediatamente después del retroceso de los glaciares en estas áreas. Entre las coníferas, por ejemplo, *Prumnopitys andina* en Rucañancu (Heusser 1984); *Fitzroya Pilgerodendron*, *Saxegothaea conspicua* y *Podocarpus nubigena*, en los ya citados registros de Canal de la Puntilla, Río Negro y Loncomilla.

A este elemento templado-frío de los bosques chilenos sucede, desde los inicios del Holoceno, el elemento más calidófilo de bosque valdiviano-norpatagónico, representados por taxa tales como *Weinmannia trichosperma*, a inicios del Holoceno, y *Eucryphia cordifolia* y/o *Caldcluvia paniculata* en el lapso Holoceno temprano a medio. Estos espectros, dominados por el elemento valdiviano se registran entre 10.000 y 4.000 ¹⁴C años AP, en diagramas como Lago Condorito, en Llanquihue (Moreno 2000), y lagunas Pastahué (Villagrán 1985) y Tahui (Villagrán, Abarzúa & Moreno, resultados no publicados), al centro y sur de la Isla de Chiloé, respectivamente.

Conclusión: un modelo, algunas inferencias y una hipótesis

De acuerdo a los datos palinológicos discutidos, en la Fig. 5 se propone un modelo sobre la dinámica histórica de la vegetación de la Región de Los Lagos del sur de Chile. Durante las edades glaciales, el elemento más higrófilo y resistente al frío de la vegetación del sur de Chile, como el que conforma las actuales comunidades de tundras magallánicas subantárticas y los bosques templado-lluviosos, dominados por *Nothofagus* y coníferas (bosques norpatagónico y subantártico), habría sobrevivido la última glaciación en sitios de baja altitud, probablemente en poblaciones discontinuas, dentro de la Región de Los Lagos del sur de Chile, entre 40° y 42° S. En estos sitios,

el elemento de bosque nor-Patagónico habría dominado en el Tardiglacial y el de bosque valdiviano, que ocupa actualmente estas áreas, se habría expandido en el Holoceno. La colonización de las cimas de la Cordillera de La Costa, por flora glacial de tundras magallánicas y de bosques con coníferas, habría ocurrido durante el Tardiglacial, a la latitud de Chiloé, durante el Holoceno temprano a medio, a las latitudes de las Cordilleras de Sarao y Pelada, y en el Holoceno medio a tardío, en Nahuelbuta.

El valor retrodictivo de este modelo se puede evaluar examinando los registros de las áreas glaciadas del sur de Chile, como los Andes de la Región de Los Lagos, sur de la Isla de Chiloé y Región de Los Canales (Fig. 1). Todos estos registros (Fig. 1, Tabla 1) documentan las importantes migraciones altitudinales y latitudinales de la vegetación del sur de Chile, ocurridas durante el último ciclo glacial-interglacial. Así por ejemplo, durante el Tardiglacial se registra la expansión de los taxa de tundras magallánicas y de bosque norpatagónico con coníferas hacia las áreas glaciadas del sur de la Isla de Chiloé, como por ejemplo, en los registros de Lago Tarahuín (Villagrán 1990), Puerto Carmen, Laguna Chaiguata, Laguna Soledad (Villagrán 1988b), alrededor de 43° S, y en la región de Los Canales como, por ejemplo, en el perfil de Laguna Oprasa (Lumley & Switsur 1993), alrededor de 44° S. En el Holoceno, el elemento de tundras magallánicas expande hasta su actual área de distribución continua, hecho registrado tanto en la Laguna Stibnite, alrededor de 46° S (Lumley & Switsur 1993), como en una turbera de Puerto Edén (Ashworth et al 1991), alrededor de 49° S (Tabla 1). Por otra parte, en los Andes de la Región de Los Lagos, el registro Cerro Derrumbes, situado en la actual área de concentración de las poblaciones de *Fitzroya cupressoides*, alerce (41° S), muestra la muy reciente expansión andina de este taxón, después de 3.000 ¹⁴C años AP (Villagrán 1980). Asimismo, el registro andino Miraflores 2, situado en la actual área de concentración de las poblaciones de *Araucaria araucana*, pehuén (38° S), muestra que la expansión andina del taxón empezó a los 7.550 ¹⁴C años AP, alcanzando su desarrollo máximo después de 4.000 ¹⁴C años AP (Rondanelli-Reyes 2000).

Del modelo se pueden también inferir migraciones vegetacionales en otras regiones de Chile, durante el último ciclo glacial-interglacial, como por ejemplo los bosques deciduos de roble (*Nothofagus obliqua*) y las islas de vegetación andina de las cimas de la Cordillera de La Costa de Chile central. En efecto, en las cimas de la Cordillera de La Costa de Chile central, entre los

paralelos 32° y 34° S, existen parches de vegetación altoandina, con más de 150 especies de distribución principal en Los Andes de Chile central y estepa patagónica occidental (Villagrán et al. 1998). En estas mismas cumbres se distribuyen bosques deciduos de *Nothofagus obliqua* (robleales), asociados a especies valdivianas, como *Lomatia hirsuta*, *L. dentata* e *Hydrangea serratifolia*. Estudios de las poblaciones de roble en esas localidades muestran estructuras de edades caracterizadas por escasez de juveniles y ausencia de regeneración, hechos que sugieren un estado de relictos (Casassa 1986). En Chile central, el único registro glacial de polen disponible, Laguna de Tagua Tagua (Heusser 1990), en el Valle Longitudinal a los 34° 30' S, muestra una vegetación dominada por *Nothofagus* y coníferas, entre 43.000 y 10.000 ¹⁴C años AP, documentando así el descenso altitudinal y latitudinal de las formaciones vegetales de la región, durante la última glaciación.

Para concluir, quiero enfatizar la sorprendente asincronía en la colonización sur-norte de las cimas de la Cordillera de La Costa, en tiempos sucesivamente más recientes, desde la Cordillera de Piuchué hacia Nahuelbuta, como asimismo la tardía recolonización de los Andes por parte de las coníferas. En relación con estos eventos, merece también ser destacada la expansión hacia el sur del bosque templado-lluvioso más calidófilo del sur de Chile (valdiviano), registrada en el lapso Holoceno temprano a medio, en numerosos sitios de baja altitud de la Región de Los Lagos. Estos eventos distribucionales constituyen, a mi juicio, un dato clave para entender la biogeografía de Chile centro-sur, puesto que implican una fluctuación climática notable durante la primera parte del Holoceno en esta región, probablemente, relacionada con un desplazamiento hacia el sur del cinturón de los oeste. Este mecanismo ha sido propuesto recientemente por Lamy et al. (2001), para el lapso 8.000-4.000 años calendario AP (6.170 a 3.820 ¹⁴C años AP), sobre la base de análisis geoquímico, arcillas y tasas de acumulación de sedimentos marinos de un registro de la plataforma continental chilena, a 41° S (GeoB 3313-1, Fig. 1, Tabla 1). Dada la singular topografía de nuestro país, un desplazamiento de este tipo del cinturón de los oeste implicaría un concomitante movimiento hacia el sur de la Diagonal Árida de Sudamérica, mecanismo que explicaría el retardo en la colonización de las cimas de Nahuelbuta y de los Andes, por parte del elemento higrófilo de tundras y coníferas, discutido en este trabajo. Esta hipótesis es consistente con las evidencias paleoclimáticas de Chile central y Norte Chico, que documentan una extremada ari-

dez en estas áreas durante el Holoceno temprano y medio (Villagrán & Varela 1990, Villa-Martínez & Villagrán 1997, Maldonado 1999, Jenny et al. 2001). Así, los registros históricos analizados y discutidos en este trabajo muestran que Chile constituye el escenario ideal para verificar antiguas hipótesis biogeográficas, como la que postulara Darwin en 1859, o más recientes, como las relativas a la importancia que reviste para el sur de Sudamérica el cambio cuaternario en la posición e intensidad del cinturón de los oeste de las latitudes templadas y, por ende, de la Diagonal Árida del continente (Abraham et al. 2000).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece la valiosa colaboración de Rodrigo Villa y Felipe Hinojosa en el trabajo de terreno. Esta publicación ha sido financiada por FONDECYT 1000905.

LITERATURA CITADA

- ABRAHAM EM, K GARLEFF, H LIEBRICHT, AC REGAIRAZ, F SCHÄBITZ, FA SQUEO, H STINGL & C VILLAGRÁN (2000) Geomorphology and paleoecology of the arid diagonal in southern South America. *Zeitschrift für Angewandte Geologie* SH1: 55-61.
- ASHWORTH AC, V MARKGRAF & C VILLAGRÁN (1991) Late Quaternary climatic history of the Chilean channels based on fossil pollen and beetle analysis, with an analysis of the modern vegetation and pollen rain. *Journal of Quaternary Science* 6: 279-291.
- CASASSA I (1986) Estudio monográfico y florístico de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. en Chile central. Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 130 pp.
- DARWIN CH (1859) *The origin of species*. Penguin Books, Oxford, United Kingdom. 477 pp.
- FAEGRI K & J IVERSEN (1989) *Textbook of pollen analysis*. John Wiley & Sons Ltd., London, United Kingdom. 327 pp.
- GODLEY EJ & NT MOAR (1973) Vegetation and pollen of two bogs on Chiloé. *New Zealand Journal of Botany* 11: 255-68.
- HEUSSER CJ (1982) Palynology of cushion bogs of the Cordillera Pelada, Province of Valdivia, Chile. *Quaternary Research* 17: 71-92.
- HEUSSER CJ (1984) Late-Glacial-Holocene climate of the Lakes Region of Chile. *Quaternary Research* 22: 77-90.
- HEUSSER CJ (1990) Ice age vegetation and climate of subtropical Chile. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 80: 107-127.
- HOLLIN JT & DH SCHILLING (1981) Late Wisconsin-Wichselian mountain glaciers and small ice caps. In: Denton JH & TJ Hughes (eds) *The last great ice sheets*: 179-206. Wiley, New York, New York.
- JENNY BB, R VALERO-GARCÉS, R VILLAMARTÍNEZ, MG URRUTIA & H VEIT (2001) Evidence for an early to mid-Holocene aridity in central Chile (34° S) related to the southern westerlies: the Laguna Aculeo record (Manuscrito).
- LUMLEY SH & R SWITSUR (1993) Late Quaternary of the Taitao peninsula, southern Chile. *Journal of Quaternary Science* 8: 161-165.
- MALDONADO A (1999) Historia de los bosques pantanosos de la costa de Los Vilos (IV Región, Chile) durante el Holoceno medio y tardío. Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 79 pp.
- MORENO PI (2000) Climate, fire, and vegetation between about 13,000 and 9,200 ¹⁴C yr BP. *Quaternary Research* 54: 91-89.
- MORENO PI, GL JACOBSON, BG ANDERSEN, TV LOWELL & GH DENTON (1999) Vegetation and climate changes during the last glacial maximum and the last termination in the Chilean lakes region: a case study from Canal de la Puntilla (41° S). *Geografiska Annaler* 81 A: 285-311.
- RONDANELLI-REYES MJ (2000) Historia vegetacional del bosque andino de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, en la cuenca del Alto Valle del río Biobío, Provincia de Lonquimay, Chile centro-sur, durante el Holoceno. Análisis palinológico del perfil Miraflores 2. *Zeitungsbblatt Geologie und Paläontologie* 7/8: 1041-1051.
- RUTHSATZ B & C VILLAGRÁN (1991) Vegetation pattern and soil nutrients of a Magellanic Moorland on the Cordillera de Piuchué, Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 461-478.
- STOCKMARR J (1971) Tablets with spores in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores* 13: 615-621.
- VILLA-MARTÍNEZ R & C VILLAGRÁN (1997) Historia de la vegetación de bosques pantanosos de la costa de Chile central durante el Holoceno medio y tardío. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 391-401.
- VILLAGRÁN C (1980) Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen in Vicente Pérez Rosales nationalpark (Chile). *Dissertationes Botanicae* 54: 1-165.
- VILLAGRÁN C (1985) Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y postglacial en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 57-69.
- VILLAGRÁN C (1988a) Expansion of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene: palynological evidence from northern Isla de Chiloé. *Quaternary Research* 30: 304-314.
- VILLAGRÁN C (1988b) Late Quaternary vegetation of southern Isla Grande de Chiloé, Chile. *Quaternary Research* 29: 294-306.
- VILLAGRÁN C (1990) Glacial, late glacial and post-glacial climate and vegetation of the Isla Grande de Chiloé, southern Chile. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8: 1-15.
- VILLAGRÁN C (1991) Desarrollo de Tundras magallánicas durante la transición glacial-postglacial en la Cordillera de la Costa de Chile, Chiloé: ¿Evidencias de un evento equivalente al "Younger Dryas"? *Bamberger Geographische Schriften* 11: 245-256.

VILLAGRÁN C & J VARELA (1990) Palynological evidence for increased aridity on the central Chilean coast during the Holocene. *Quaternary Research* 34: 198-207.

VILLAGRÁN C, C LE-QUESNE, JC ARAVENA, H JIMÉNEZ & F HINOJOSA (1998) El rol del clima cuaternario en la distribución actual de la vegetación de Chile central-sur. *Bamberger Geographische Schriften* 15: 227-242.

Editor Asociado: J. Gutiérrez

Recibido el 5 de enero de 2001; aceptado el 10 de julio de 2001