

CECILIA SMITH-RAMÍREZ • JUAN J. ARMESTO • CLAUDIO VALDOVINOS

Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile



EDITORIAL UNIVERSITARIA

BOSQUE NATIVO

© 2005, CECILIA SMITH-RAMÍREZ., JUAN J. ARMESTO
Inscripción N° 146.510, Santiago de Chile.

Derechos de edición reservados para todos los países por
© EDITORIAL UNIVERSITARIA, S.A.
María Luisa Santander 0447. Santiago de Chile.

editor@universitaria.cl

Ninguna parte de este libro, incluido el diseño de la portada,
puede ser reproducida, transmitida o almacenada, sea por
procedimientos mecánicos, ópticos, químicos o
electrónicos, incluidas las fotocopias,
sin permiso escrito del editor.

ISBN 956-11-1777-0

Texto compuesto en tipografía *Berling 11/13*

Se terminó de imprimir esta
PRIMERA EDICIÓN,
de 1.000 ejemplares,
en los talleres de Imprenta Slesianos S.A.
General Gana 1486, Santiago de Chile,
en mayo de 2005.

FOTOGRAFÍA DE PORTADA
Pablo Necochea

www.universitaria.cl

IMPRESO EN CHILE / PRINTED IN CHILE

5. Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile

Historical phytogeography of the Chilean Coastal Range

CAROLINA VILLAGRÁN Y JUAN J. ARMESTO

Abstract

Because of its ancient geologic age and its condition of glacial refuge, the Coastal Range of south-central Chile has played a fundamental role in the history of the Chilean vegetation. The legacies of climatic and vegetation changes that took place during the Quaternary can still be found in the Coastal Range, and these legacies can be used for testing biogeographic hypotheses. In this work, we examine the singularities of the present distribution of vegetation on the coastal mountains of south-central Chile, including isolated plant communities in hilltops, coastal-andean disjuncts, zones of concentration of species richness, endemism, and Pacific coastal disjunctions. We discuss the palynological evidence for major climatic changes and vegetation migrations during the last glacial cycle, particularly in the Lake District. During this period, the coastal range served as one of the main refuges for the warm elements of the Valdivian rain forest. The biological consequences of this history are expressed in genetic variation and distribution patterns of populations, which imply that coastal range populations will become of critical importance to face the climatic fluctuations that characterize the present interglacial, in addition to land transformation associated with human impact.

Introducción

En este capítulo presentamos un análisis histórico y fitogeográfico de las principales formaciones vegetales representadas en la Cordillera de la Costa de Chile sur-central. Esta serie de macizos montañosos costeros han jugado un papel clave en la historia de la vegetación chilena, debido a la antigüedad de su basamento geológico, así como por su carácter de refugio, ya que debido a la influencia oceánica se mantuvo en gran medida libre de cubierta de hielo durante las extensas eras glaciales del Cuaternario. Durante los últimos 2 a 3 millones de años, la cobertura y diversidad de los bosques del cono sur fueron transformadas en forma catastrófica por marcados cambios climáticos, particularmente descensos en la temperatura y avances de glaciares. Las huellas de estos grandes cambios climáticos están aún presentes en la vegetación actual de la Cordillera de la Costa y serán el objeto principal de las discusiones de este capítulo.

5.1. Singularidades de la distribución actual de la vegetación de la Cordillera de la Costa

5.1.1. *Diagonal Árida y aislamiento de la flora de la costa Pacífica de Sudamérica*

El marcado contraste este-oeste del clima del cono sur de América, condicionado en gran medida por la orografía andina, determina la existencia de una franja continua de clima árido que cruza el continente en sentido NW-SE, la llamada "Diagonal Árida" (Garleff *et al.*, 1991; Veit y Garleff, 1995; Villagrán e Hinojosa, 1997; Garleff y Stingl, 1998; Abraham, 2000). Formaciones vegetales de desiertos y semidesiertos, configuran esta franja climática, desconectando la región de los bosques de latitudes medias y altas de la costa Pacífica de otras formaciones boscosas del continente. El desarrollo de la Diagonal Árida, es decir, del proceso de aislamiento paulatino de los bosques de austro-Sudamérica de los restantes bosques continentales, es uno de los acontecimientos más significativos en la historia biogeográfica del cono sur. El examen de la distribución de los componentes actuales de los bosques chilenos, tanto plantas vasculares (Villagrán e Hinojosa, 1997) como hepáticas y musgos (Villagrán *et al.*, 2002), permiten establecer fehacientemente el carácter relictual de su flora, una consecuencia del prolongado aislamiento geográfico que han experimentado. Así, el síndrome de este proceso se manifiesta en elevadas proporciones de especies y géneros endémicos, muchos de ellos aislados taxonómicamente (monotípicos), y también en la gran diversidad de familias representadas, lo que contrasta con la pobreza en especies, este último rasgo probablemente asociado a altas tasas de extinción de la flora preglacial. Por otra parte, las vinculaciones florísticas con distantes territorios, como por ejemplo el importante número de linajes austral-antárticos y neotropicales, dejan de manifiesto pasadas conexiones gondwánicas con Australasia, como asimismo con bosques de Sudamérica tropical. Tales conexiones anteceden al desarrollo de la Diagonal Árida.

El examen del registro paleontológico y paleobotánico del Terciario, asociado con los principales eventos geológicos y climáticos que marcaron ese período, permiten discriminar los factores determinantes en el desarrollo de la Diagonal Árida y los principales cambios vegetacionales asociados. De acuerdo a evidencias isotópicas procedentes de paleosuelos y mamíferos fósiles del NW argentino (Latorre *et al.*, 1997), la estacionalidad climática habría incrementado en este sector de América a partir del Mioceno superior y Plioceno, entre 7 y 4 millones de años, evento asociado al origen de las plantas C-4 en el registro fósil. Evidencia fósil indica que durante el Plioceno se produjo el desmembramiento de los bosques subtropicales del cono sur y la expansión de las formaciones xéricas a lo largo de la actual Diagonal Árida (Hinojosa y Villagrán, 1997). La creciente aridez en los subtrópicos fue determinada por una secuencia de masivos eventos geoclimáticos plioleístocénicos, los cuales incluyen el levantamiento final de los Andes, la formación del campo de hielo Antártico oeste, la vigorización de

la corriente fría de Humboldt y del anticiclón subtropical del Pacífico Sur, a los que siguió el inicio de las glaciaciones continentales en Patagonia.

La posición más o menos constante del centro de la Diagonal Árida de Sudamérica durante el Cuaternario (Garleff *et al.*, 1991; Garleff y Stingl, 1998; Abraham, 2000), sumada a los repetidos avances de glaciares andinos en las latitudes altas, junto a procesos periglaciales y cambios climáticos, han determinado en gran medida los actuales patrones de distribución de los bosques australes chileno-argentinos. Gran parte de las transformaciones más recientes de estos patrones de vegetación son una herencia de los profundos cambios climáticos que caracterizaron el último ciclo glacial-interglacial durante los últimos cien mil años. En particular, la distribución actual de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile, menos afectada por cobertura de glaciares, exhibe una serie de rasgos fitogeográficos que testimonian su historia glacial. Numerosos autores han contribuido a la interpretación de estas “huellas biogeográficas”, sobre la base del examen de los rangos de distribución de las especies y del análisis de distintos indicadores paleoclimáticos contenidos en registros continentales de lagos, turberas y océanos (*e.g.*, depósitos glaciales, sedimentos, polen, restos microfósiles, microalgas, carbón en el suelo, etc.).

A continuación se destacan los rasgos más notables y distintivos de la actual distribución de la vegetación a lo largo de la Cordillera de la Costa de Chile centro-sur y se comentan los antecedentes paleoclimáticos que sustentan su interpretación histórica.

5.1.2. Formaciones aisladas en cimas de cerros

Una serie de taxa y comunidades vegetales exhiben notables discontinuidades en sus rangos de distribución latitudinal (Villagrán, 1990a; 1995), conformando “islas” en las cimas más altas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile (Fig. 1).

Indudablemente, las “islas” de vegetación más enigmáticas del territorio costero son los bosques “relictos de neblina” del Norte Chico (Fig. 1, Squeo *et al.*, en este volumen), dominados por el olivillo (*Aextoxicon punctatum*), la petrilla (*Myrceugenia correifolia*) y una serie de otros taxa de sotobosque, cuya distribución principal ocurre al sur de los 36° S (Villagrán y Armesto, 1980). Distinguidos fitogeógrafos y botánicos han propuesto hipótesis sobre el origen de estos relictos, postulando tanto un origen glacial (Looser, 1935; Muñoz y Pisano, 1947; Sköttsberg, 1948), como un posible origen Terciario (Schmithüsen, 1956). Troncoso *et al.* (1980) examinaron ambas hipótesis, concluyendo que no son alternativas excluyentes. Si bien la flora de los relictos corresponde a linajes que ocuparon el subtrópico de Sudamérica durante el Neógeno (Villagrán e Hinojosa, 1997), la distribución actual de la comunidad en cimas de cerros costeros es consecuencia del cambio climático de mésico a árido ocurrido durante los ciclos glaciales-interglaciales del Pleistoceno.

En las altas cumbres de la Cordillera de la Costa de Chile central, entre los paralelos 32° y 35° S, existen fragmentos aislados de vegetación altoandina (Fig. 1), con una flora de más de 150 especies cuya distribución principal está en los Andes de Chile central y en la estepa Patagónica occidental (Villagrán *et*

al., 1998). En estas mismas cumbres costeras se desarrollan bosques deciduos de *Nothofagus obliqua* var. *macrocarpa* (robledales), asociados a especies valdivianas tales como *Lomatia hirsuta* (radal), *L. dentata* (avellanillo) e *Hydrangea serratifolia* (pahuedín) (Cassasa, 1986), todos ellos desconectados de su distribución principal al sur de 35° S. Similarmente, en la Cordillera de la Costa de Curicó, alrededor de los 35° S, entre 350 y 600 m de altitud, Troncoso (1992) ha documentado la presencia aislada de vanguardias boreales de especies arbóreas subantárticas, tales como *Nothofagus dombeyi* (coigüe) y *N. antarctica* (ñirre), asociadas a especies características del bosque Valdiviano (San Martín, en este volumen).

En la interfase de las zonas mediterránea y templada, en las cimas de la cordillera de Nahuelbuta (37°-39° S) y en la región de Los Lagos, en las cimas de las cordilleras Pelada, Sarao, San Pedro y Piuchué (Fig. 1), entre 40° y 43° S, se desarrolla un complejo mosaico vegetacional integrado por bosques subantárticos, dominados por diversas especies de *Nothofagus* (e.g, lenga, ñirre, coigüe de Chiloé y Magallanes) y coníferas, alternado con fragmentos de tundras magallánicas. Esta última formación exhibe actualmente su distribución más continua al sur de los 49° S, en la zona de los canales (Villagrán *et al.*, 1998. a,b).

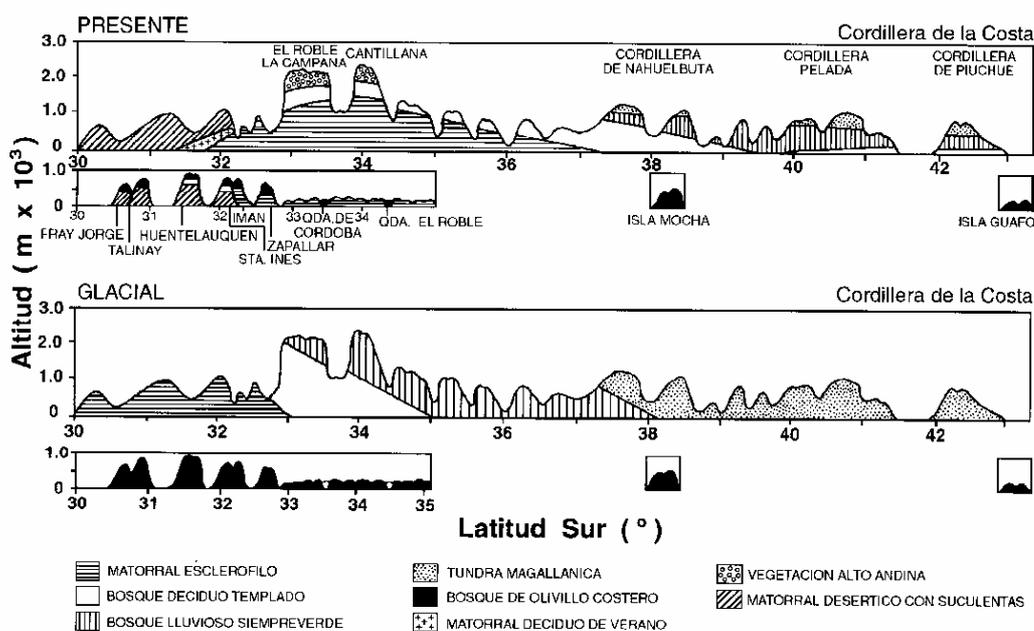


Figura 1. Discontinuidad de los principales tipos de comunidades vegetales en las cimas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile, durante el período glacial y en el presente. En el recuadro se muestra la distribución de las comunidades de olivillo costero (*Aextoxicon punctatum*), actualmente aisladas en cimas y quebradas de Chile central.

5.1.3. Disyunciones Cordillera de la Costa-Andes

Algunas poblaciones y comunidades vegetales aisladas en las cimas de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur exhiben también interesantes hiatos distribucionales con la vegetación de los escalones altitudinales intermedios y altos de la cordillera de los Andes, interrumpidas por el desarrollo de otras formaciones vegetales de menor altitud en ambas cordilleras y en la Depresión Intermedia. Por ejemplo, entre los paralelos 37° y 43° S, todas las especies de coníferas de los bosques de las cimas de los cerros costeros exhiben una distribución principalmente andina. Por ejemplo, *Araucaria araucana* (pehuén) exhibe dos núcleos poblacionales discontinuos: en la cordillera de Nahuelbuta, en torno a las latitudes 37°30' S y 38°30' S, y en la cordillera de los Andes, entre 37°24' S y 40°03' S. La misma discontinuidad de rangos exhibe *Fitzroya cupressoides* (alerce), con poblaciones relativamente extensas 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°00' S y 42°40' S, con unas pocas poblaciones de reducido tamaño en el llano longitudinal de Llanquihue (Allnutt *et al.*, 1999). *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera) presenta también poblaciones pequeñas y discontinuas en la Cordillera de la Costa, en Nahuelbuta entre los 37° y 37°10' S, y un amplio rango de distribución en los Andes mediterráneo-templados, entre 32°39' S y 43°35' S. *Prumnopitys andina* (lleuque) presenta una reducida población en la cordillera de Nahuelbuta, a la latitud 37°50' S, y numerosas poblaciones andinas (35°54' S - 39°25' S). Otras coníferas chilenas, tales como *Podocarpus nubigena*, mañío macho (39°50' S - 50°23' S); *Saxegothaea conspicua*, mañío hembra (36°00' S - 45°45' S); *Pilgerodendron uviferum*, ciprés de las Guaytecas (39°54' S - 54°15' S) y *Lepidothamnus fonckii*, ciprés enano (40°10' S - 55° S) exhiben también hiatos distribucionales entre ambas cordilleras (Villagrán *et al.*, 1998).

De manera análoga, poblaciones de especies de angiospermas leñosas de los géneros *Maytenus*, *Drimys*, *Schinus* y *Lomatia* presentan discontinuidades de distribución entre ambas cordilleras. Así también, formaciones vegetales abiertas, como por ejemplo las ya mencionadas floras altoandinas de Chile central, exhiben una discontinuidad similar. Este tipo de vegetación, distribuida por encima de 2.300 m en los Andes, se encuentra ampliamente disyunta con formaciones florísticamente similares en cimas de alrededor de 2.000 m de la Cordillera de la Costa. Otro caso similar son las comunidades de tundras subantárticas de las cimas costeras, cuya distribución principal está en la costa al sur de 48° S. Las mencionadas vanguardias discontinuas de tundras en las cimas de la Cordillera de la Costa (entre 37° y 43° S), presentan disyunciones con tundras andinas a la latitud de los glaciares de Hornopirén, en Chiloé continental, a los 42° S (Villagrán *et al.*, 1998).

5.1.4. Concentración de la riqueza de especies

El análisis del patrón de distribución latitudinal de la flora arbórea (Villagrán, 1995) y del sotobosque (Villagrán e Hinojosa, 1997) de las comunidades forestales del sur de Chile, permiten establecer que los máximos niveles de riqueza de especies de todos los estratos se encuentran en un área geográficamente restringida, específicamente la zona entre los ríos Maule y Valdivia, entre 36° y 40° S. Esta región concentra entre el 50 y el 70% de las especies de plantas vasculares del bosque templado. La riqueza de especies de plantas de bosque decrece rápidamente a valores cercanos al 10 y 20% de la flora total, al norte de 30° S y al sur de 45° S, respectivamente (Fig. 2).

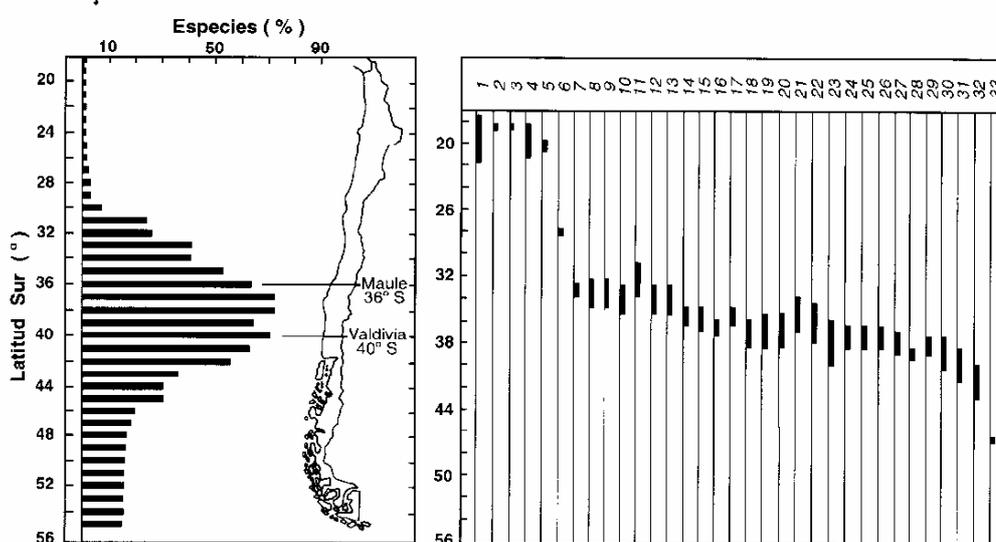


Figura 2. Distribución latitudinal del número de especies forestales chilenas pertenecientes a distintos elementos fitogeográficos, mostrando la concentración de especies entre Maule y Valdivia (36-40° S). Especies leñosas con distribución restringida en Chile, mostradas en el recuadro derecho, son: 1. *Polylepis tarapacana*; 2. *Polylepis tomentella*; 3. *Polylepis besseri*; 4. *Escallonia angustifolia* var. *angustifolia*; 5. *Prosopis tamarugo*; 6. *Schinus pearcei*; 7. *Escallonia rubra* var. *thalassica*; 8. *Beilschmiedia miersii*; 9. *Dasyphyllum excelsum*; 10. *Jubaea chilensis*; 11. *Myrceugenia rufa*; 12. *Nothofagus obliqua* var. *macrocarpa*; 13. *Schinus kauselii*; 14. *Nothofagus alessandrii*; 15. *Legrandia concinna*; 16. *Beilschmiedia berteriana*; 17. *Nothofagus leonii*; 18. *Gomortega keule*; 19. *Pitavia punctata*; 20. *Myrceugenia pinifolia*; 21. *Nothofagus glauca*; 22. *Escallonia rubra* var. *glutinosa*; 23. *Prumnopitys andina*; 24. *Schinus patagonicus* var. *crenuloides*; 25. *Eucryphia glutinosa*; 26. *Myrceugenia leptospermoides*; 27. *Escallonia alpina* var. *glabrata*; 28. *Escallonia gayana*; 29. *Escallonia florida*; 30. *Araucaria araucana*; 31. *Escallonia rubra* var. *dumetorum*; 32. *Fitzroya cupressoides*; 33. *Schinus marchandii*.

5.1.5. Endemismos y disyunciones en la costa Pacífica

Por otra parte, una serie de taxa endémicos de Chile, generalmente monotípicos, exhiben rangos de distribución estrechos y discontinuos (Fig. 2), restringidos al litoral y vertiente Pacífica de la Cordillera de la Costa, dentro del mismo ámbito latitudinal en que se manifiesta la citada concentración de especies arbóreas (Villagrán, *et al.*, 1998; Arroyo *et al.*, en este volumen). Por ejemplo, el michai rojo, *Berberidopsis corallina*, especie de liana leñosa, endémica de Chile, de la familia Berberidopsidaceae (35°59' - 40°23' S); el queule, *Gomortega keule*, género arbóreo monotípico de la familia endémica Gomortegácea (35°47' S - 37°41' S); el pitao, *Pitavia punctata*, género arbóreo endémico y monotípico de la familia Rutacea (35°21' - 37°45' S); el ruil, *Nothofagus alessandrii*, especie endémica, con escasas poblaciones (35°05' - 35°52' S). Otros taxa deciduos del género *Nothofagus* también se restringen en gran medida a la región entre los ríos Maule y Valdivia, como por ejemplo, el hualo, *Nothofagus glauca*; el raulí, *Nothofagus alpina*, y el híbrido entre *N. obliqua* y *N. glauca*, la huala, *N. leonii*.

De las 12 especies del género *Myrceugenia* (Mirtáceas) de Chile continental, once se encuentran distribuidas entre los ríos Maule y Valdivia (Landrum, 1981), incluyendo dos especies endémicas de esta región: *Myrceugenia pinifolia* (35°20' S - 38°07' S) y *M. leptospermoides*, la murtilla del malo o macollo (36°38' S - 38°14' S).

Entre las Criptógamas, es interesante destacar que varias especies raras de musgos exhiben su distribución principal en el litoral Pacífico, exhibiendo amplias disyunciones en sus rangos y distribución restringida a las latitudes de Chiloé, Valdivia y Valparaíso, en el continente, y al archipiélago de Juan Fernández. Tal es el caso de los musgos *Ptychomnion falcatulum*, de Chiloé, Valdivia y Juan Fernández; *Macromitrium longirostre*, *Fissidens berterii* y *Hennediella kunzeana*, registradas en Valparaíso y en Chiloé y, la última especie, también en Coquimbo (Villagrán *et al.*, 2003). Entre las Hepáticas también se presenta este patrón, como en el caso de *Anthoceros skottsbergii*, *Noterochlada confluenta*, *Plagiochila gayana* y *Radula dusenii*, restringidas a Chiloé y Juan Fernández (Villagrán *et al.*, 2002). El mismo fenómeno ha sido documentado para algunos helechos, con numerosas especies disyuntas entre Chiloé, Valdivia y Juan Fernández, como *Blechnum corralense*, *Trichomanes exsectum*, *Hymenophyllum fuciforme*, *Histiopteris incisa* y *Gleichenia litoralis* (Villagrán *et al.*, 1986a).

Probablemente, la mayoría de estos casos se trate de endemismos de antigua data, que tuvieron una distribución más amplia en la costa de Chile centro-sur, antes y durante las glaciaciones, y cuya persistencia en localidades restringidas de la costa y vertiente Pacífica de la Cordillera de la Costa se deba al clima oceánico imperante. En contraste, otras formaciones vegetales con discontinuidades en la costa Pacífico de Chile central y faldeos orientales de la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos parecieran tener una historia holocénica. Por ejemplo, en la costa de Chile central y Norte Chico existen formaciones edáficas de bosques pantanosos dominados por Mirtáceas (*Luma chequen*, *Myrceugenia exsucca*, *Blepharocalyx cruckshanksii*), constituyendo fragmentos discontinuos asociados a fondos de quebradas y riberas de lagos y ríos. Estos fragmentos incorporan especies de distribución austral, tales como

Rhaphithamnus spinosus, *Drimys winteri*, *Hyppolepis poeppigii*, *Gunnera tinctoria*, entre otras. Evidencias palinológicas indican que el desarrollo de estos bosques pantanosos se produjo durante el Holoceno tardío, hace 4.000 años, lapso con clima relativamente más húmedo (Villa-Martínez y Villagrán, 1997; Maldonado, 1999).

En los faldeos de la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos se encuentran también retaguardias fragmentadas de bosques esclerófilos típicos de Chile central, como por ejemplo, bosques de boldo (*Peumus boldus*) en la cordillera Pelada (Oberdörfer, 1960; Ramírez y San Martín, en este volumen). Probablemente estos fragmentos sean la expresión de los desplazamientos hacia el sur que experimentaron los bosques esclerófilos durante periodos recientes de clima más cálido y seco del Holoceno temprano y medio, entre 8.000 y 4.000 años a.P. (Villagrán, 2001).

5.2. Los efectos de las glaciaciones del Cuaternario

5.2.1. Desplazamientos de zonas climático-vegetacionales

Como se dijo, los ensambles florísticos, estructura y patrones de distribución actuales de los bosques del cono sur de América están vinculados a las transformaciones que experimentó el clima y la vegetación durante las repetidas glaciaciones del Pleistoceno. ¿Cómo y cuándo se produjeron las discontinuidades de rangos de distribución a lo largo de la Cordillera de la Costa y litoral de Chile? ¿Qué factores determinaron la concentración de especies y endemismos en una estrecha región geográfica? ¿Dónde se situaron los refugios glaciales de la biota templada? De acuerdo al naturalista Charles Darwin (1859), las poblaciones actualmente aisladas en cimas de cerros del hemisferio norte podrían ser remanentes de poblaciones glaciales que ocuparon los sitios de menor altitud y latitudes más bajas durante el avance de los hielos. Considerando la gran extensión latitudinal del territorio chileno, y la presencia de dos cordones montañosos paralelos entre Chile central y Chiloé, es razonable esperar desplazamientos de este tipo a lo largo del territorio durante los ciclos glaciales-interglaciales. Caviedes (1972) postuló que el gradiente latitudinal de lluvias a lo largo de Chile habría experimentado cambios durante los ciclos glaciales, debido a desplazamientos latitudinales del cinturón de los vientos del oeste. Los datos paleoclimáticos que se discuten a continuación apoyan las hipótesis de Darwin (1859) y Caviedes (1972) en relación con la vegetación chilena.

Los antecedentes geológicos y glaciológicos sobre la cobertura de hielos durante el último máximo glacial (Hollin y Schilling, 1981; Denton, 1999, Fig. 3), con depresiones de temperatura estimadas en 6-8° C (Heusser *et al.*, 1999), indican que alrededor de dos tercios de la actual superficie de bosques, particularmente al sur de 43° S y en los Andes de la región de Los Lagos, fue devastada por glaciares. Paralelamente, efectos periglaciales como la soliflucción y la actividad glaciofluvial (Veit y Garleff, 1995) impactaron los bosques de la Depresión Intermedia y cimas de la Cordillera de la Costa de la región de Los Lagos (39°- 43° S), principalmente los del ámbito del bosque Valdiviano. En contraste, en el litoral, en las altitudes intermedias de la cordillera de Nahuelbuta y en los faldeos de las cordilleras Pelada

y Sarao hubo posibilidades de mantención de los sustratos y de la vegetación, como lo sugiere la distribución de los suelos rojos arcillosos del Cuaternario antiguo (Fig. 3) y la ausencia de huellas de actividad periglacial (Veit y Garleff, 1995).

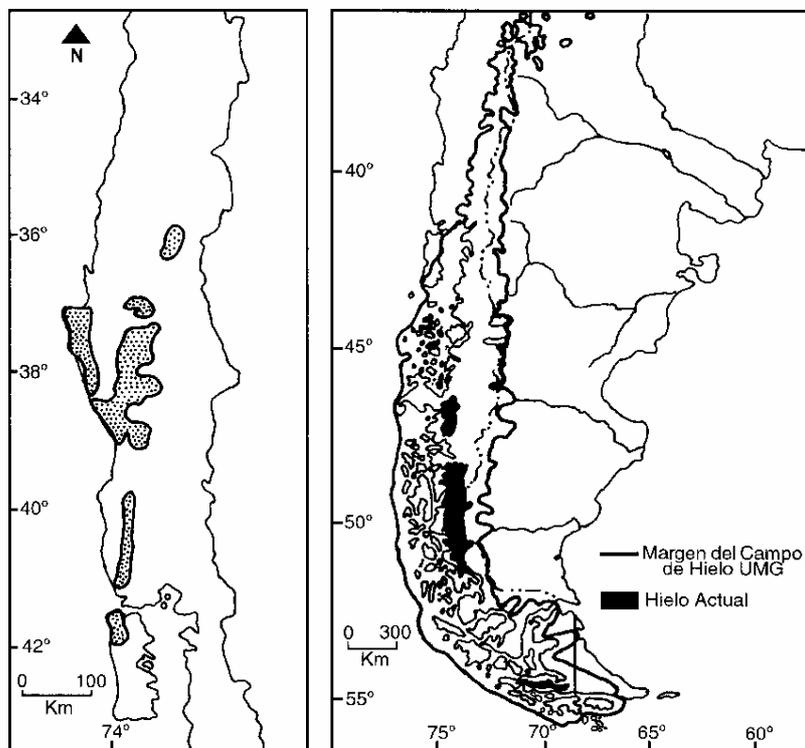


Figura 3. Cuerpos de hielo actuales (áreas en negro), distribución de suelos rojos arcillosos (nitisols) del Cuaternario antiguo (áreas punteadas en el recuadro izquierdo), y límite estimado de los glaciares durante el último máximo glacial (UMG) del Pleistoceno según Hollin y Schilling (1981).

5.2.2. Antecedentes palinológicos de sitios bajos de la región de Los Lagos

Para el período precedente al último Máximo Glacial (UMG), entre 60 y 30 mil años a.P., existen pocos antecedentes palinológicos (Heusser, 1974; 1976; 1981; 1990a; Heusser *et al.*, 1995; 1999; Villagrán, 1985; Villagrán *et al.*, 1996). Éstos provienen de registros de sitios bajos de Llanquihue y Chiloé, en cortes situados en áreas aledañas a los lóbulos de los glaciares de Llanquihue, Reloncaví, Ancud y Corcovado (Heusser *et al.*, 1999). Durante este período, con varios lapsos correspondientes a clima interestadial (períodos relativamente más cálidos durante una glaciación), los espectros polínicos documentan desarrollo de bosques subantárticos en zonas bajas de la región de Los Lagos, representados por *Nothofagus* y coníferas, tales como *Fitzroya/Pilgerodendron*, *Saxegothaea conspicua*, *Lepidothamnus fonckii* y *Podocarpus nubigena*. Este tipo de bosque mixto, con dominancia de coníferas sobre angiospermas, es actualmente característico de las cimas de la Cordillera de

la Costa y de la interfase entre bosques perennes y deciduos de la cordillera de los Andes. Recientes hallazgos de maderas y troncos subfósiles de *Fitzroya cupressoides, in situ*, fechados como correspondientes al lapso pre-UMG, en perfecto estado de conservación, asociados a estos registros polínicos, corroboran el desarrollo de este tipo de bosques en torno a los lóbulos glaciales y permiten inferir condiciones lluviosas y relativamente másicas para el clima interestadial (Roig *et al.*, 2001).

La vegetación imperante durante los estadiales de la última glaciación (períodos relativamente más fríos), entre 30 mil y 14 mil años a.P. (Denton *et al.*, 1999), está documentada en cuatro registros polínicos continuos, procedentes de turberas situadas en sitios bajos del norte de la isla de Chiloé, Taiquemó (Heusser y Flint, 1977; Heusser *et al.*, 1990), Río Negro (Villagrán, 1988a) y Loncomilla (Villagrán, 1990b), y Llanquihue, canal de la Puntilla (Moreno *et al.*, 1999). Todos documentan el desarrollo de vegetación abierta, más tolerante a las condiciones frías imperantes. Los espectros polínicos sugieren un mosaico de tundras subantárticas, dominadas por *Astelia pumila*, *Donatia fascicularis*, *Lepidothamnus fonckii*, gramíneas y compuestas, alternando con poblaciones probablemente pequeñas de *Nothofagus* y coníferas.

Durante el Tardiglacial (14-10 mil años a.P.), numerosos registros en las mismas áreas geográficas documentan la desaparición de la vegetación de tundras subantárticas y la rápida expansión del bosque norpatagónico-subantártico (*Nothofagus*, coníferas, Mirtáceas) con dosel cerrado, siguiendo el rápido colapso de los glaciares piedemontes en la región de Los Lagos (Denton *et al.*, 1999).

Desde inicios del Holoceno (10 mil años a.P.), el elemento templado-frío de los bosques chilenos es reemplazado por el elemento más calidófilo del bosque Valdiviano, representado por taxa arbóreos tales como *Weinmannia trichosperma*, *Eucryphia cordifolia* y/o *Caldcluvia paniculata*. Este espectro florístico relativamente más cálido domina los diagramas polínicos de los sitios bajos durante el Holoceno temprano y medio (10.000 a 4.000 años a.P.), tanto en el sur (Villagrán *et al.*, datos sin publicar) y centro de la isla de Chiloé (Villagrán, 1985), como en la región de Los Lagos (Heusser *et al.*, 1999; Moreno *et al.*, 1999). Durante el Holoceno tardío se instauran las condiciones modernas, algo más frías y lluviosas que en el lapso anterior, a juzgar por la mezcla de elementos valdivianos y nordpatagónicos que muestran los registros.

5.2.3. Registros polínicos de las cimas de la Cordillera de la Costa, región de Los Lagos

En la literatura se han documentado cinco secuencias palinológicas procedentes de turberas con tundras magallánicas ubicadas en las cimas de las cordilleras de Nahuelbuta y Sarao (Villagrán, 2001), cordillera Pelada (Heusser, 1982), cordillera de San Pedro (Godley y Moar, 1973) y cordillera de Piuchué (Villagrán, 1991a). Las edades basales de estos registros datan entre 12.500 y 7.000 años a.P., mostrando el desarrollo de tundras en estas cimas costeras durante el Tardiglacial y Holoceno. Como ejemplos se muestran los diagramas de polen de Piuchué (Fig. 4) y Sarao (Fig. 5). En contraste con los antecedentes discutidos de los sitios bajos de la región de Los Lagos, los registros de cimas documentan la colonización por parte de tundras magallánicas y bosques

mixtos con coníferas después del retiro de los hielos, a partir de 12.000 años a.P. De estos datos se desprende que las fuentes de la actual vegetación aislada en las cimas de la Cordillera de la Costa provienen de los sitios de baja altitud de la misma región de Los Lagos, en donde dominó este tipo de vegetación durante la última glaciación.

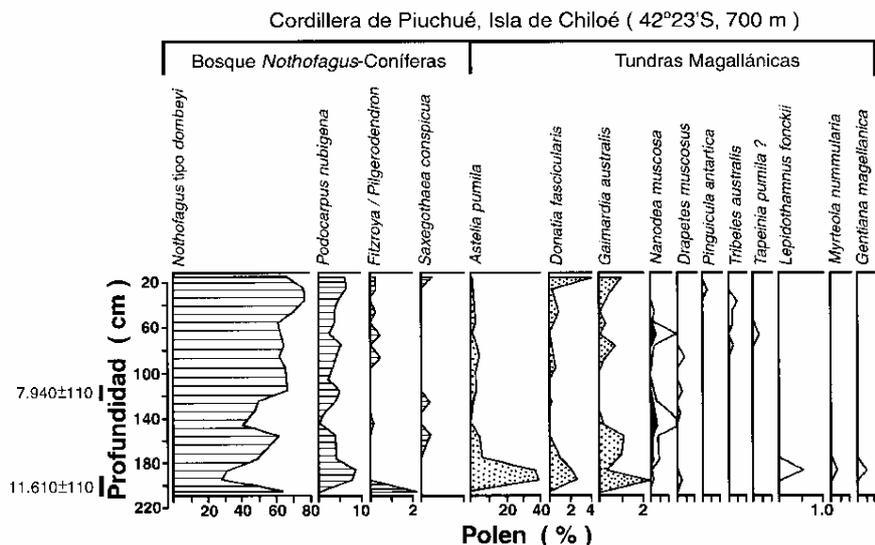


Figura 4. Diagrama de polen de la cima de la cordillera de Piuchué, en la costa Pacífico de la isla de Chiloé, mostrando la presencia de especies de tundras magallánicas después de los 10.000 años a. P. Dos dataciones radiocarbónicas se muestran al lado del eje de profundidad del perfil de suelo.

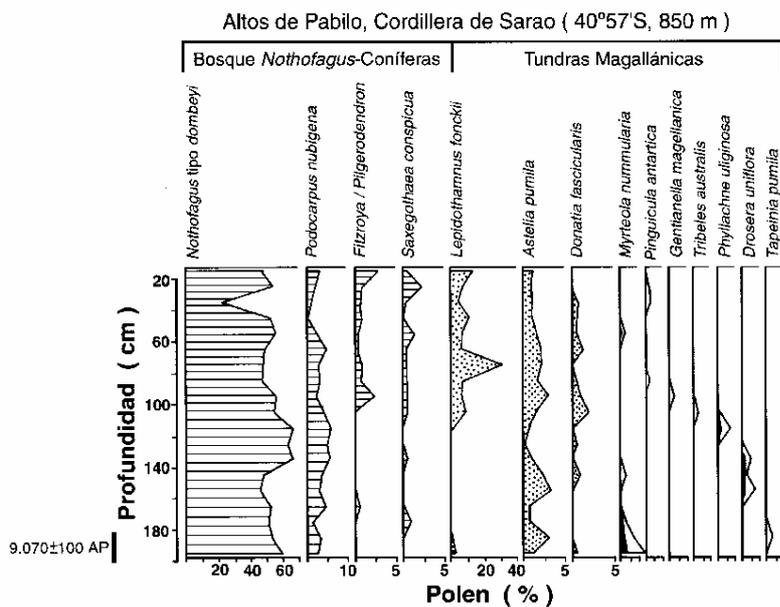


Figura 5. Diagrama de polen de la cima de la cordillera de Sarao, en la costa de Llanquihue, mostrando la presencia de especies de tundras magallánicas después de los 9.000 años a. P. La datación radiocarbónica basal se muestra al lado del eje de profundidad del perfil de suelo.

5.2.4. Un modelo de la dinámica histórica en la Cordillera de la Costa de Chile centro-sur

Sobre la base de los antecedentes palinológicos, Villagrán (2001) propuso un modelo de la dinámica histórica de la vegetación de la región Los Lagos del sur de Chile. De acuerdo a este modelo (Fig. 6), durante las edades glaciales el elemento más higrófilo y resistente al frío, como las tundras y bosques subantárticos, habría ocupado los sitios bajos de esta región, probablemente en poblaciones discontinuas ubicadas entre 40° y 42° S. Durante el Tardiglacial, inmediatamente después del retiro de los glaciares, se habrían producido reavances latitudinales hacia el sur de esta vegetación glacial, mientras que en áreas bajas habría expandido el bosque nordpatagónico de dōsel cerrado. El bosque Valdiviano, que ocupa actualmente estos sitios, habría arribado a la región de Los Lagos a inicios del Holoceno (10.000 años a.P.). Durante el máximo de la última glaciación (UMG), los glaciares habrían cubierto ambas vertientes andinas, mientras que procesos periglaciales como la soliflucción habrían afectado las cimas de la Cordillera de la Costa, removiendo los suelos y devastando la vegetación. Después del retiro de los hielos, durante el Tardiglacial y Holoceno, las cumbres fueron colonizadas por la flora de tundras magallánicas y de bosques mixtos con coníferas. Así, la actual disyunción de estas formaciones higrófilas entre las cumbres costeras y andinas sería la expresión de los ascensos altitudinales de la vegetación que predominó en zonas bajas durante los periodos glaciales.

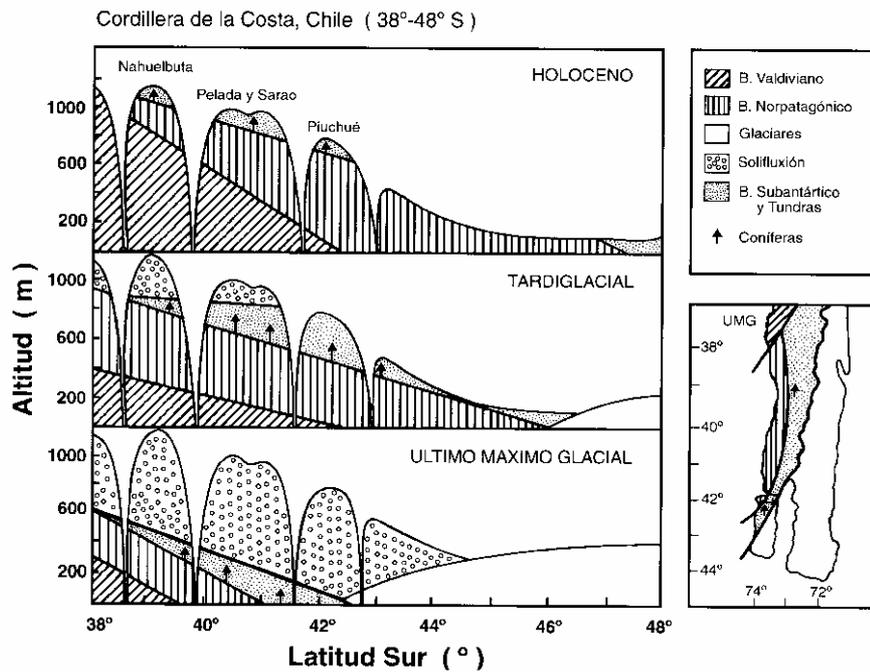


Figura 6. Modelo de distribución de los bosques valdiviano y nordpatagónico en la Cordillera de la Costa de Chile durante el último máximo glacial (UMG, aproximadamente 18.000 años atrás), durante el Tardiglacial (11-10.000 años atrás) y en el Holoceno (presente interglacial). Modificado de Villagrán (2001).

5.2.5. Inferencias del modelo

El valor retrodictivo (capacidad de predicción del pasado) de este modelo se puede evaluar examinando los registros polínicos de las áreas del sur de Chile que fueron totalmente glaciadas, como la cordillera de los Andes de la región de Los Lagos, el sur de la isla de Chiloé y la zona de los canales. Los registros polínicos de todas estas zonas documentan los patrones de recolonización de la vegetación, después del retiro de los hielos. Así por ejemplo, en el Tardiglacial (14.000 -10.000 años a.P) se registró la expansión de los taxa de tundras y de bosque nordpatagónico con coníferas hacia el sur de la isla de Chiloé (43° S), como lo atestiguan los registros de lago Tarahuín (Villagrán, 1990b), puerto Carmen, laguna Chaiguata, y laguna Soledad (Villagrán, 1988b). En la zona de los canales, el perfil laguna Oprasa, alrededor de 44° S, muestra el mismo patrón de recolonización Tardiglacial. Recién en el Holoceno se registra el reavance del elemento de tundras magallánicas hacia su actual área de distribución continua, al sur de 46° S (Bennett *et al.*, 2000), y las turberas de Puerto Edén (Ashworth *et al.*, 1991), al sur de 49° S. Concordantemente, numerosos registros polínicos publicados para Magallanes (>50° S) muestran un paisaje deforestado durante el Tardiglacial y expansión del bosque subantártico a partir del Holoceno.

El registro del cerro Derrumbes, en los Andes de la región de Los Lagos, en el límite norte de la actual área de concentración de poblaciones andinas de alerce (41° S), muestra la llegada muy reciente de esta conífera, sólo en los últimos 3.000 años (Villagrán, 1980).

Del modelo (Fig. 6) se puede inferir que migraciones vegetacionales similares ocurrieron en Chile central durante el último ciclo glacial-interglacial. Por ejemplo, los bosques deciduos de roble (*Nothofagus obliqua*) de las cimas de la Cordillera de la Costa de Chile central serían el resultado de ascensos altitudinales postglaciales de formaciones que actualmente se desarrollan en zonas bajas al sur del río Maule. Así lo sugiere el único registro polínico publicado para la Depresión Intermedia de Chile central (34°30' S), laguna de Tagua Tagua (Heusser, 1990b). Éste documenta una vegetación dominada por *Nothofagus* y coníferas entre 43 y 10 mil años a.P. En contraste, un espectro polínico con predominio de herbáceas caracteriza al Holoceno. En consistencia con esta hipótesis, estudios demográficos de las poblaciones de roble aisladas en cimas de cerros costeros de Chile central muestran estructuras de edades caracterizadas por escasez de juveniles y ausencia de regeneración, sugiriendo que se trata de bosques relictos (Casassa, 1986; Golowasch *et al.*, 1982). Los bosques de olivillo, mantenidos por la neblina en cimas de cerros del Norte Chico (Squeo *et al.*, en este volumen), probablemente constituyan también remanentes de una distribución continua de bosques húmedos a lo largo de la costa de Chile central-norte, durante las edades glaciales con clima más húmedo (Troncoso *et al.*, 1980).

5.3. Consecuencias biológicas

Las evidencias discutidas en este trabajo muestran que nuestro país constituye el escenario ideal para poner a prueba hipótesis biogeográficas, como las que postularan Charles Darwin en 1859 y Caviedes en 1972. De estas evidencias y del modelo histórico (Fig. 6) se desprenden consecuencias que revisten significativa importancia para el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad y del patrimonio genético de la flora y vegetación de la Cordillera de la Costa.

5.3.1. Áreas de refugios bióticos

Sobre la base de la correlación entre diagramas de polen y el modelo histórico (Fig. 6) se puede deducir la ubicación de posibles áreas de refugios de los bosques templado lluviosos de Chile centro-sur durante las glaciaciones. Villagrán (1991b; 1995) postuló cuatro posibles áreas de refugios glaciales: 1) La Depresión Intermedia de Chile centro-sur, en la región de Los Lagos y en el norte de la isla de Chiloé (35-42° S), donde habría persistido el elemento más resistente al frío de la vegetación chilena, es decir, tundras y bosques subantárticos, incluyendo las especies más tolerantes del género *Nothofagus* y coníferas. 2) La costa de la región de Los Lagos (40-42° S) habría servido de refugio al bosque nordpatagónico, como lo demuestra la rápida dominancia del espectro polínico característico de esta comunidad, inmediatamente después del colapso de los glaciares a los 14 mil años a.P. 3) Los escalones altitudinales medios y bajos de la Cordillera de la Costa, al norte de la región de Los Lagos (36-40° S), habrían albergado al elemento relativamente más cálido del bosque Valdiviano, cuyas especies características se incorporaron más tardíamente a los bosques de la región de Los Lagos, a inicios del Holoceno. 4) El litoral y los faldeos costeros de Chile central, entre 35° y 30° S, donde habrían habitado bosques de olivillo con una distribución más continua, como lo sugiere la cadena de fragmentos hoy ubicados en quebradas y cumbres de cerros a lo largo de esta franja latitudinal (Smith-Ramírez *et al.*, en este volumen).

La actual concentración de especies y endemismos restringidos, entre los ríos Maule y Valdivia, sugieren que en estas latitudes se situaron los principales refugios glaciales de los bosques chilenos, particularmente los elementos de bosques laurifolios más calidófilos (Valdiviano y Esclerófilo). Esta hipótesis concuerda con los antecedentes geológicos que muestran que estas áreas, especialmente el entorno de la cordillera de Nahuelbuta, habrían sido menos afectadas por la aridez y por los procesos periglaciales, manteniendo los suelos preglaciales y la cubierta vegetal (Veit y Garleff, 1995).

5.3.2. Evidencias genéticas

Estudios recientes usando técnicas de genética molecular (RAPDs), y en algunos casos isoenzimas (Allnutt *et al.*, 1999; Premoli *et al.*, 1997; 2000), han examinado los niveles de variación genética dentro y entre poblaciones de especies leñosas que presentan distribuciones discontinuas o restringidas en el sur de Sudamérica. Es el caso de *Fitzroya cupressoides*, el alerce, que

presenta poblaciones importantes en las cimas de la Cordillera de la Costa, entre Chiloé y Valdivia (40-42° S), así como en las cumbres andinas de Chile y Argentina, con pequeñas poblaciones en la Depresión Intermedia (Fig. 7). Otros ejemplos estudiados incluyen poblaciones andinas y costeras de pehuén, *Araucaria araucana* (Auracariaceae) y michai rojo, la enredadera *Berberidopsis corallina* (Berberidopsidaceae), restringida a los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile centro-sur.

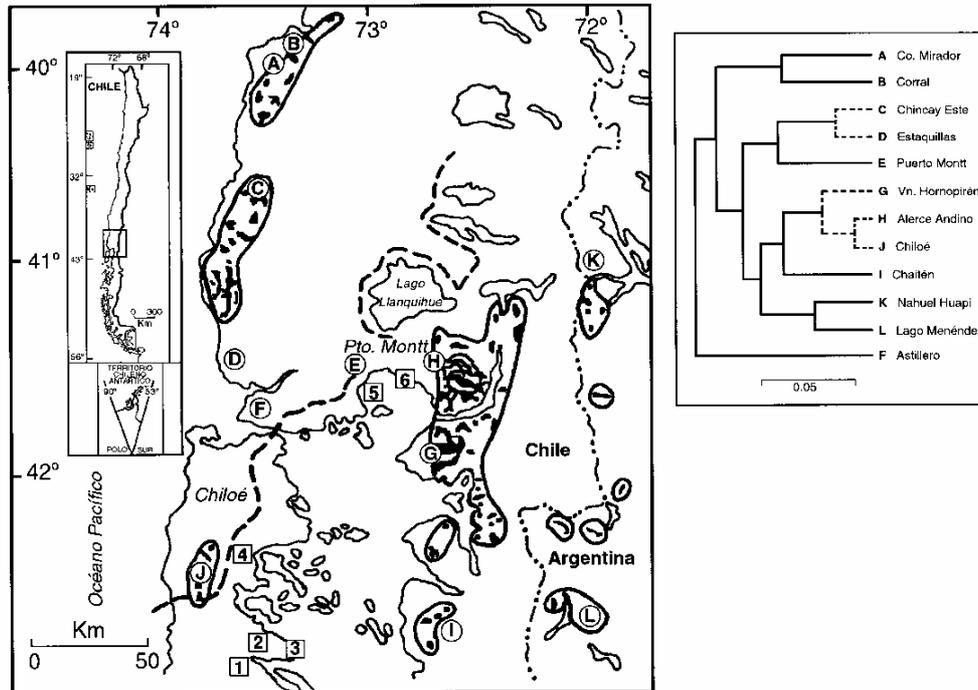


Figura 7. Distribución actual del alerce (*Fitzroya cupressoides*) en la Depresión Intermedia, en las cimas de la Cordillera de la Costa y en las vertientes andinas, de la región de Los Lagos (40-42° S). A la derecha se muestra el dendrograma de similitud genética (basado en RAPDs) entre poblaciones de alerce (tomado de Allnutt *et al.*, 1999). La línea punteada indica límite aproximado de los glaciares durante el Último Máximo Glacial (UMG). Los números en cuadrados indican sitios con madera fósil de alerce de edad interestadial: 1, Molulco; 2, Detico; 3, Aituy; 4, Pidpid; 5, Isla Tenglo; 6, Pelluco (véase Foto 1, Cuadernillo 1). Los círculos con letras indican poblaciones muestreadas por Allnutt *et al.* (1999).

En Chile, las poblaciones de alerce habrían persistido en zonas bajas de la Depresión Intermedia de Llanquihue y Chiloé durante los interestadiales de los periodos temprano e intermedio de la última glaciación (Llanquihue), como lo muestran las evidencias palinológicas y los hallazgos de troncos fósiles ya documentadas (Foto 1, Cuadernillo 1). Estas áreas constituyeron posteriormente los límites máximos de extensión de los lóbulos glaciales en el periodo Llanquihue tardío (Fig. 7). En concordancia, una de las poblaciones remanentes de la

Depresión Intermedia, "Astillero", ubicada en el margen oeste del lóbulo glacial Llanquihue, muestra mayor diferenciación genética de todas las restantes en el dendrograma (Fig. 7), representando probablemente a poblaciones ancestrales de edad glacial (Allnutt *et al.*, 1999). Las poblaciones de las cimas de cerros de la Cordillera de la Costa, en el límite norte de la distribución actual del alerce ("cerro Mirador" y "Corral"), serían derivadas de estas poblaciones glaciales que ocuparon la Depresión Intermedia. Ambas poblaciones costeras exhiben también alta diferenciación en el dendrograma (Fig. 7), probablemente una consecuencia de su temprano aislamiento del resto de las poblaciones. Éste se debería a la discontinuidad geomorfológica del sector norte de la Cordillera de la Costa, disectada por el valle del río Bueno. Posteriormente, como lo muestra la evidencia palinológica, en el Tardiglacial se habrían producido avances hacia zonas litorales situadas al oeste y el paulatino ascenso altitudinal de las poblaciones de alerce para ocupar las cimas costeras y andinas. Estos grupos de poblaciones muestran una amplia heterogeneidad genética (Allnutt *et al.*, 1999), destacando diferencias entre las poblaciones del litoral ("Chincay", "Estaquillas" y "Puerto Montt"), por un lado, y las poblaciones de la isla de Chiloé y andinas, tanto chilenas como argentinas (Fig. 7). Estos patrones podrían ser consecuencia del aislamiento de las poblaciones de alerce en hábitats subóptimos de la Depresión Intermedia y el paulatino ascenso altitudinal de las mismas, debido a la expansión de bosques laurifolios de angiospermas, que ocuparon la Depresión Intermedia durante el Tardiglacial y Holoceno.

La diferenciación genética entre las poblaciones chilenas y argentinas ha llevado a postular refugios glaciales de coníferas (*Fitzroya*, *Araucaria*) en ambas vertientes de los Andes (Premoli *et al.*, 2000). Sin embargo, no existen antecedentes palinológicos ni troncos fósiles de coníferas de edad glacial en la Patagonia argentina. Por otra parte, las diferencias genéticas entre las poblaciones de ambas vertientes andinas son menores que las que exhiben poblaciones de la Depresión Intermedia y costa de la región de Los Lagos de Chile (Allnutt *et al.*, 1999), precisamente los sectores donde su presencia en el período glacial ha sido documentada. Alternativamente, la diferenciación genética entre las poblaciones del este y del oeste podría ser una consecuencia de expansiones y contracciones de rangos que experimentaron las poblaciones andinas debido a fluctuaciones climáticas del Tardiglacial y Holoceno (Abraham *et al.*, 2000).

En el caso de la enredadera *Berberidopsis*, los datos genéticos (Etisham-UI-Haq *et al.*, 2001) indican que las poblaciones de la costa de Chile central (VII Región del Maule) son muy distintas a las poblaciones de la zona de la Cordillera de la Costa de Osorno. Esta evidencia sugiere que estas poblaciones han mantenido por largo tiempo una discontinuidad geográfica, posiblemente como consecuencia de la antigüedad de las poblaciones costeras.

Similarmente, en Chile central los estudios con marcadores genéticos moleculares en poblaciones de *Colliguaja* (Bull y Martínez, en prensa) muestran diferenciación reciente entre las poblaciones de la Cordillera de la Costa y de los Andes, que habrían estado conectadas durante las edades glaciales.

5.3.3. Implicancias para la conservación

Los antecedentes históricos documentados muestran que la Cordillera de la Costa ha jugado un papel central en la mantención de la diversidad de especies, diversidad genética, y comunidades de los bosques templados durante períodos de grandes catástrofes climáticas en el sur de Sudamérica. Con excepción de algunas especies subantárticas adaptadas al frío (*e.g.*, especies de *Nothofagus* y coníferas), la mayoría de las especies asociadas al bosque templado-lluvioso tuvieron distribuciones más restringidas que las actuales durante los eventos glaciales, debido a los efectos físicos y climáticos ya descritos. Su sobrevivencia fue posible en pequeñas áreas de condiciones oceánicas más favorables denominadas “refugios”. Esta fragmentación se expresa actualmente en diferencias genéticas entre poblaciones. Es importante notar, entonces, que en términos de variabilidad genética es esperable que muchas especies de la flora chilena sean heterogéneas, con zonas de mayor y menor diversidad genética, como se observa actualmente en *Fitzroya* y *Berberidopsis*. La conservación de las poblaciones con mayor variabilidad genética es importante, ya que esta variabilidad hace posible que las especies sobrevivan a futuros cambios climáticos y grandes perturbaciones de su hábitat.

Por otra parte, la historia de cambios climáticos asociados a las glaciaciones en el sur de Sudamérica ha dejado su impronta en la vegetación actual de Chile centro-sur, determinando la distribución latitudinal de la riqueza de especies y su concentración en las zonas que fueron menos afectadas por tales catástrofes (Fig. 2). En particular, la Cordillera de la Costa habría mantenido vegetación boscosa en gran parte de su extensión, con expansiones boreales de algunas comunidades (*e.g.*, bosques de *Nothofagus obliqua* var. *macrocarpa*), por lo que encontramos zonas de alta diversidad biológica en áreas donde la cordillera costera tiene mayor desarrollo en extensión y altitud, tales como la cordillera Pelada, Nahuelbuta, Maule y cerro Cantillana. Estas zonas presentan actualmente la mayor concentración de endemismos, generalmente especies aisladas dentro de un género o familia. Probablemente, sus congéneres habrían desaparecido de otras áreas del sur de Sudamérica durante las glaciaciones.

Otro aspecto destacable es que la conservación de estas áreas de refugios de la Cordillera de la Costa tiene gran relevancia en la mantención del potencial de las especies para responder a rápidos cambios climáticos. En efecto, evidencias históricas muestran que las especies que se distribuyen hoy en los bosques andinos australes son descendientes de las poblaciones costeras que se expandieron en los periodos interglaciales más cálidos. La recolonización postglacial de la región de Los Lagos ocurrió en períodos de calentamientos climáticos relativamente rápidos, de unos pocos milenios, a partir de poblaciones ubicadas en estos refugios. La variabilidad climática es una característica propia de los períodos interglaciales como el actual, en que fases frías-húmedas y más cálidas-secas se alternan repetidas veces. En este escenario de variabilidad climática, al que hay

que añadir la incertidumbre asociada a cambios acelerados en la cobertura del suelo y el clima inducidos por los seres humanos, la protección de las zonas de mayor diversidad biológica, tanto en términos de números de especies como de variabilidad genética, adquiere una relevancia crítica.

Estas zonas de importancia para la conservación han sido identificadas en la Cordillera de la Costa, a través de estudios biogeográficos e históricos. Las vicisitudes climáticas, y los desafíos evolutivos del futuro bajo la impronta humana, impondrán fuertes y, posiblemente, nuevas presiones selectivas a las especies de plantas y animales de los bosques nativos (véase Estades y Escobar, en este volumen). Supervivencia y extinción son procesos permanentes en la historia de la vida. Cuántas especies sobrevivirán y cuántas se extinguirán dependerá en gran medida de nuestro esfuerzo para mantener hábitats protegidos en las zonas de mayor diversidad biológica, donde las especies pueden mantener su potencial evolutivo.

Agradecimientos

Carolina Villagrán agradece el apoyo del proyecto FONDECYT 1000905. JJA agradece el apoyo de los proyectos P99-103 FICM (Iniciativa Científica Milenio) y FONDAP-FONDECYT 1501-0001