

UCH-FC
MAG-EBE
A 118
C.1

**HISTORIA DEGLACIAL Y POSTGLACIAL
DE LOS BOSQUES TEMPLADO-LLUVIOSOS
EN LA ISLA GRANDE DE CHILOÉ, CHILE.**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

En cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas
con mención en Ecología y Biología Evolutiva.

Facultad de Ciencias

Por

Ana M. Abarzúa Vásquez

Julio, 2004.



Directora de Tesis: Dra. Carolina Villagrán

Co-director de Tesis: Dr. Patricio Moreno



"... Bajo los volcanes, junto a los ventisqueros, entre los grandes lagos, el fragante, el silencioso, el enmascarado bosque chileno. Es un mundo vertical: una nación de pájaros, una muchedumbre de hojas... El universo vegetal susurra apenas hasta que una tempestad ponga en acción la música terrestre."

P. Neruda



AGRADECIMIENTOS

Quiero dar las gracias a mi maestra de la flora de Chile, la Dra. Carolina Villagrán quien gracias a su paciencia y amistad permitió generar y concluir este trabajo. También agradezco al Dr. Patricio Moreno por su apoyo permanente durante el trabajo de laboratorio, terrenos y por impulsarme a aprender herramientas novedosas.

Por supuesto, agradezco a los integrantes de mi comisión de tesis: Dr. Christopher Lusk, quien con sus asertivos comentarios permitió robustecer las ideas planteadas en este trabajo. Y sobre todo agradezco al Dr. Juan Armesto quien me ha brindado su importante apoyo y amistad durante mi formación como botánica.

A mis “paleo-compañeros” de trabajo diario en el Laboratorio de Palinología: Antonio Maldonado, Rodrigo Villa, Felipe Hinojosa, Claudio Latorre, Pamela Solar, Kena Gayó, Jean Pierre Francois y Macarena Cárdenas, por su apoyo, experiencia y por entregarme muy buenos consejos durante el trabajo de terreno, análisis y redacción.

Agradezco a los profesores Mario Pino, Antonio Lara, Carlos LeQuesne, Ma. Marta Bianchi, en su entusiasta ayuda en terreno buscando el “cacún” y especialmente, a la profesora Cathy Withlock, de la Universidad de Oregon, por enseñarme las metodologías del análisis de carbón fósil y los impresionantes bosques de *Sequia sempervirens*.

Muchas gracias a mi familia: Ana Vásquez, Alfredo Abarzúa, Isabel Vásquez y Noelia Ferrada, y a mis amigos: Any León, Jean Pierre Francois, Gastón Carvallo, Kester Bull, Juan Luis Celis, Mariela Nuñez, Soledad Muñoz, Álvaro Gutiérrez y Duncan Christie, los que me acompañaron durante estos años de estudio y trabajo, tanto en el laboratorio, como en nuestra casa y por supuesto durante el trabajo de terreno.

Esta Tesis de Magíster en Ciencias fue realizada con el apoyo de los proyectos Fondecyt 1000905 y 1030766, y de la Beca de Magíster del Núcleo Milenio P99-IFCM.



INDICE DE MATERIAS



LISTA DE TABLAS	vii
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE SIMBOLOS Y ABREVIATURAS	ix
RESUMEN	x
ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ÁREA DE ESTUDIO	6
3. MATERIALES Y MÉTODOS	10
3.1. Análogos modernos	10
3.1.1. Análisis de la vegetación actual	10
3.1.2. Lluvia de polen y vegetación actual	11
3.2. Sedimentos lacustres	14
3.3. Polen y carbón fósil	15
4. RESULTADOS	16
4.1. Relación lluvia de polen y vegetación actual	16
4.1.1. Composición florística y estructura de la vegetación	16
4.1.2. Relación lluvia de polen y vegetación	20
4.2. Sedimentología y estratigrafía del registro Laguna Melli	28
4.3. Cronología de los sedimentos en Laguna Melli	31
4.4. Estratigrafía polínica	33

INDICE DE MATERIAS

(Continuación)



4.4.1. Diagrama de porcentaje polínico	33
4.4.2. Diagrama de influjo polínico	39
4.4.3. Influjo de micro-partículas de carbón fósil	42
4.4.4. Tasas de cambio de la vegetación	44
4.5. Interpretación de la historia climático-vegetacional	46
5. DISCUSIÓN	49
6. CONCLUSIONES	57
7. REFERENCIAS	59



LISTA DE TABLAS

		PÁGINA
TABLA 1	Análisis de varianza para la relación lluvia de polen y vegetación.	23
TABLA 2	Relaciones de productividad polen/vegetación para los taxa arbóreos en cada localidad estudiada.	24
TABLA 3	Dataciones radiocarbónicas en testigo 0005C, en testigo corto y su calibración en años calendario.	32
TABLA 4	Resumen de los tres taxa dominantes en cada zona polínica, representados por la suma de sus porcentajes promedios al interior ésta.	39

LISTA DE FIGURAS

	PAGINA
FIG. 1 Mapa de la Isla Grande de Chiloé y del área de estudio.	7
FIG. 2 Composición y estructura de la vegetación en cada localidad estudiada.	19
FIG. 3 Relación lluvia de polen y vegetación actual (frecuencias arbóreas).	21
FIG. 4 Relación lluvia de polen y vegetación actual (área basal relativa).	22
FIG. 5 Regresión lineal entre porcentaje de polen y área basal relativa de cada localidad de área de estudio	24
FIG. 6 Análisis de conglomerados UPGMA de distancia Euclidiana para la lluvia de polen actual y los sedimentos superficiales de Laguna Melli.	28
FIG. 7 Litología de los sedimentos del registro Laguna Melli.	30
FIG. 8 Modelo de Edad/Profundidad del registro Laguna Melli.	33
FIG. 9 Diagramas de porcentajes polínicos del registro Laguna Melli en edad radiocarbónica.	38
FIG. 10 Diagramas de influjo polínico del registro Laguna Melli en edad radiocarbónica.	41
FIG. 11 Diagrama de Inlujo de carbón fósil en edad radiocarbónica.	43
FIG. 12 Tasas de cambio de la vegetación en edad calendario.	45
FIG. 13 Diagrama de porcentaje polínico de taxa arbóreos en Laguna Tahui.	56



LISTA DE SIMBOLOS Y ABREVIATURAS

UMG: Último máximo glacial

LGM: Last glacial maximum

CVW: Cinturón de vientos del oeste

ENOS: El Niño - Oscilación del sur

DAP: Diámetro a la altura del pecho

AB: Área basal de troncos

P/F: Índice de productividad polen/frecuencias arbóreas

P/AB: Índice de productividad polen/área basal de troncos

UPGMA: Unweighted pair- group method using arithmetic averages

MVSP: Multivariate statistical package

CONISS: Constrained Incremental Sum of Squares

AMS: Accelerator mass spectrometer

Años ¹⁴C AP: Años radiocarbónicos antes del presente

Años cal. AP: Años calendario antes del presente

m.s.n.m.: Metros sobre el nivel del mar

χ: promedio polínico al interior de una zona polínica establecida



RESUMEN

El sur de la Isla Grande de Chiloé representa actualmente el límite latitudinal entre dos asociaciones forestales características de los bosques templado-lluviosos: el bosque Valdiviano y el Nordpatagónico. Fluctuaciones en la posición e intensidad del cinturón de vientos del oeste (CVW) durante el pasado han modificado la composición y distribución de estas dos formaciones vegetales. Conocer la historia de recolonización de los bosques luego del retroceso glacial y posterior proceso sucesional nos permitirá contestar algunas preguntas importantes respecto al sistema climático imperante en la región. ¿Cuál ha sido la dirección, magnitud, cronología de cambio del clima y de la vegetación durante el último ciclo glacial-postglacial en la Isla Grande de Chiloé?

En esta tesis: i) se estudiaron palinológicamente y con alta resolución temporal sedimentos lacustres en un lago de cuenca cerrada, con el propósito de determinar la historia de cambios vegetacionales y climáticos desde el retroceso glacial, ii) se realizó un análisis de micropartículas de carbón para reconstruir patrones espaciales y temporales de la incidencia de eventos de fuego, como agentes de perturbación local y iii) se relacionó el registro palinológico con análogos polínicos actuales para facilitar la interpretación paleoclimática. Adicionalmente, el control estratigráfico y cronológico con que se cuenta permite establecer con precisión los principales cambios vegetacionales y climáticos de los últimos 14,700 años ^{14}C .

El registro polínico de Laguna Melli (42°46' S; 73°33' W; ~70 m), en la Isla Grande de Chiloé, muestra notables cambios climático-vegetacionales desde el término

de la última glaciación. Se observa la colonización del bosque Nordpatagónico/Subantártico (*Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Hydrangea serratifolia*, Mirtáceas y coníferas) entre 14,700-10,000 años ¹⁴C AP. Este espectro polínico junto a taxa de tundras magallánicas sugiere condiciones frío-húmedas, asociadas al CVW desplazado hacia el norte de su posición actual. Tales condiciones se revirtieron a partir de 10,000 años ¹⁴C AP, cuando expandió *Weinmannia trichosperma*, asociado a máximos de carbón fósil y a un aumento importante en la materia orgánica de los sedimentos lacustres. Hacia 8300 años ¹⁴C AP dominan el paisaje los elementos más termófilos del bosque valdiviano (*Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*) hasta 5800 años ¹⁴C AP. Esta evidencia sugiere la extensión en sentido austral de un clima de tipo mediterráneo entre 10,000 y 5800 años ¹⁴C AP, siendo éste el evento más cálido y seco del último ciclo glacial-interglacial en Chile austral. Tales condiciones surgen de un CVW desplazado hacia el sur de su posición actual. A partir de ~5800 años ¹⁴C AP se registran pulsos de reexpansión del bosque Nordpatagónico (Mirtáceas, *Drimys winteri*, *Tepualia stipularis* y coníferas), originándose el mosaico vegetacional de elementos Valdivianos y Nordpatagónicos, característico de los sitios bajos de la región, en condiciones climáticas similares a las actuales. Este mosaico vegetacional constituye una mezcla singular de elementos con hábitat diferentes, lo que sugiere un aumento importante en la heterogeneidad ambiental y climática. Probablemente, se encuentre relacionado con el inicio de variabilidad climática de gran amplitud y alta frecuencia de tipo El Niño.

ABSTRACT

The southern portion of Isla Grande de Chiloé constitutes the modern limit between two evergreen temperate-rain forest communities: the Valdivian and North Patagonian forest. Fluctuations in the position/intensity of westerly winds belt during the past have modified the composition and distribution of these communities in southern Chile. If we understand the forest recolonization history since LGM and the later vegetal successions they will allow us to answer some important questions with respect to the prevailing climatic system in the region. Which has been the direction, magnitude, chronology of change of climate, and vegetation during the last glacial-postglacial cycle in Isla Grande de Chiloé?.

In this thesis: i) it was applied high-resolution pollen record in lacustrine sediments, with the aim to determinate the climate and vegetation history since LGM, ii) we made the microcharcoal analysis to reconstruct the patterns of the incidence of fires events, like local disturbance agents, and iii) we related the pollen record with pollen modern analogs for paleoclimate interpretation. Pollen and charcoal record have a robust chronology based on several radiocarbon datings. This chronology permit to know the moments at which occur the more important vegetation and climate changes during the last 14,700 yrs ^{14}C .

The Laguna Melli record (42°46 ' S; 73°33 ' W; ~70 masl) Isla Grande de Chiloé, shows vegetation and climate changes from the last glacial termination. It observes the establishment of North Patagonian/Subantartic forest (*Nothofagus tipo dombeyi*,

Hydrangea serratifolia, myrtaceous trees, and conifers) between 14,700- 10,000 yrs ¹⁴C BP. These pollen spectrums close to magellanic moorland taxa suggest cold – humid conditions, associated to northward of westerly winds belt. Such conditions revert at 10,000 yrs ¹⁴C BP when it expands *Weinmannia trichosperma*, associated to maximums of charcoal influx, and an important increase in organic matter in the sediments. About 8300 yrs ¹⁴C BP dominates the landscape the thermophilous elements of Valdivian forest (*Eucryphia cordifolia* and *Caldecluvia paniculata*) up to 5800 years ¹⁴C BP. This evidence suggest a southward extension of Mediterranean climate type among 10,000 – 5800 yrs ¹⁴C BP, resulting in the warmest and driest event of the last glacial – interglacial cycle in austral Chile. These conditions represents the southward of westerly winds influence. From 5800 yrs ¹⁴C BP registers pulses of North Patagonian forest re-expansion (Myrtaceae, *Drimys winteri*, *Tepualia stipularis*, and conifers). This mosaic of Valdivian and North Patagonian element typically dominate the low lands in the region, under climatic similar to the current ones. This vegetation mosaic constitutes a singular mixture of elements with different habitats that suggest an important increase in the environmental heterogeneity. Probably, has been relationship with the beginning of climatic variability of great magnitude and high frequency of El Niño – type.

1. INTRODUCCIÓN

La geomorfología de la Región de los Lagos chilena refleja la intensa actividad glacial que experimentó el área durante el Pleistoceno. Los glaciares cubrieron extensas zonas boscosas, ocupando ambas vertientes andinas, parte de la Depresión Intermedia y el sur-este de la Isla Grande de Chiloé (Mercer, 1976; Heusser & Flint, 1977; Porter, 1981; Holling & Schilling, 1981). Las numerosas huellas glaciales, como por ejemplo los distintos cinturones morrénicos que cubren la región, han permitido conocer la extensión de los avances glaciales y, con dataciones radiocarbónicas en material orgánico contenido en los sedimentos, su cronología (Mercer, 1976; Porter, 1981; Denton *et al.*, 1999a; Denton *et al.*, 1999b; Andersen *et al.*, 1999). Las depresiones de las temperaturas globales provocaron profundas perturbaciones en los suelos, como por ejemplo los efectos de la soliflucción (congelamiento estacional de las capas superficiales del suelo), los cuales afectaron la vegetación en zonas no glaciadas como la Cordillera de la Costa de la región (Veit & Garleff, 1996). Durante el Último Máximo Glacial (UMG), fechado entre 26,000 y 14,700 años ¹⁴C AP, las temperaturas medias de verano descendieron alrededor de 6-8°C (Heusser *et al.*, 1999). Luego, durante la última terminación (14,700 años ¹⁴C AP, Denton *et al.*, 1999), los glaciares se retiraron rápidamente de las zonas bajas y, en menos de 1000 años, las temperaturas ascendieron hasta niveles cercanos a los actuales, comenzando la recolonización de la vegetación en las áreas perturbadas por el efecto glacial (Villagrán, 1985; Villagrán, 1988). Ambos factores, el ascenso de las temperaturas y el modo de recolonización del bosque en las zonas templadas; sus cronologías, magnitudes y direcciones, son un tema actualmente en discusión que pueden

aportar a comprender los factores climáticos y ecológicos relacionados con la historia de la vegetación luego del retroceso glacial.

La región templado-lluviosa (38° - 56° S), bajo la influencia del cinturón de vientos del oeste (CVW), es ocupada por tres tipos principales de bosque laurifolios. Estos son: Bosque Valdiviano, distribuido desde $37^{\circ}45'$ S a $43^{\circ}20'$ S; luego el Bosque Nordpatagónico, hasta $47^{\circ}30'$ S; y posteriormente, el Bosque Subantártico asociado a Tundras Magallánicas, desde $47^{\circ}30'$ S hasta $55^{\circ}30'$ S (Schmithüsen, 1956; Oberdorfer, 1960). Esta distribución es consecuencia, en gran medida, del abrupto gradiente latitudinal de precipitaciones, desde 1.500 mm anuales a 39° S hasta 4.500 mm a 47° S. En contraste, el gradiente térmico es débil entre estos mismos extremos, con una diferencia entre las temperaturas medias anuales de solamente 2° C (di Castri & Hajek, 1976).

Fluctuaciones multimileniales en la posición y/o intensidad del CVW durante el Pleistoceno y Holoceno, habrían provocado importantes variaciones en las precipitaciones y, por tanto, la distribución de los tres tipos de bosques templado-lluviosos. Se ha postulado que durante el UMG el CVW se habría intensificado y expandido hacia el norte, asociado a menores temperaturas y mayores montos de precipitaciones. (Caviedes, 1972; Heusser, 1984, 1989, 1991; Villagrán, 1988, 1990, 1991, 1993, 2001; Moreno *et al.*, 1999; Moreno & León, 2003; Moreno, 2004). Posteriormente, algunos autores han postulado que el aumento de las temperaturas hasta alcanzar los niveles actuales, no fue un proceso lineal ni unidireccional; a partir de 14,700 años ^{14}C AP existieron variaciones en las temperaturas y precipitaciones de distintas magnitudes que afectaron la recolonización vegetal. (Heusser, 1984; Moreno & León,

2003). Tres pulsos de calentamiento se observan en la Región de los Lagos durante la transición glacial-postglacial: 14,700, 13,200 y 10,000 años ^{14}C AP, asociados al retorno del CVW hacia su posición actual (Denton *et al.*, 1999; Mc Culloch *et al.*, 2000; Moreno *et al.*, 1999; Moreno & León, 2003). Sin embargo, el aumento de temperaturas y descenso de precipitaciones ocurridos en el transcurso tardiglacial habrían ocurrido en forma gradual, favoreciendo los cambios vegetacionales (Hoganson & Ashworth, 1992; Markgraf, 1991; Villagrán, 1985).

En lo que respecta a los patrones climáticos y ecológicos ocurridos durante el transcurso del Holoceno, aun son bastante discutidos, en relación a la intensa variabilidad climática. Asimismo, es desconocido el papel que han jugado en los cambios vegetacionales y las perturbaciones de gran escala ocasionadas por fuego, ya sean de origen climático o bien, por la colonización de la región por asentamientos humanos.

De acuerdo a los antecedentes palinológicos de la Región de los Lagos (Villagrán, 1985, 1988, 1990; Heusser, 1984, 1989; Moreno *et al.*, 1999; Moreno & León, 2003), durante los últimos 14,700 años ^{14}C ocurre la sucesión temporal de tres grandes tipos forestales laurifolios: Subantártico, Valdiviano y Nordpatagónico. En contraste, esta sucesión forestal no ha sido observada al sur de 44° S. En efecto, los registros obtenidos en Península Taitao (Lumley & Switsur, 1993; Bennett *et al.*, 2000) muestran el desarrollo de un bosque cerrado del tipo Nordpatagónico con coníferas desde 14,000 años ^{14}C AP, similar al imperante en la actualidad en el área. No obstante, otros indicadores paleoclimáticos obtenidos en sedimentos lacustres del mismo sector muestran importantes cambios en la composición y estructura de macrorestos de Quironómidos (Dipterae) (Massafferro & Brooks, 2002). Así, en los registros de Quironómidos se

observa un período caracterizado por especies relacionadas con mayor productividad y menores niveles lacustres alrededor de 9400 y 6300 años ^{14}C AP (Massaferro & Brooks, 2002), en concordancia con el periodo cálido de la Región de los Lagos, donde expandió el bosque Valdiviano (Villagrán, 1985, 2001; Moreno & León, 2003; Moreno, 2004; Abarzúa, *et al.* 2004).

Considerando el contraste en la historia de la vegetación entre las regiones de los Lagos y de los Canales mencionado, se puede hipotetizar que la magnitud de los cambios en las lluvias asociados al retroceso al sur del CVW, no fueron lo suficientemente intensos como para permitir cambios en la vegetación al sur de 44°S . Por ende, la región al sur de 44°S se habría mantenido bajo la influencia estable de este sistema climático desde el término de la glaciación. Esta notable diferencia en los cambios de los patrones vegetales y climáticos registrados al norte y sur de 44°S , plantea un interesante problema entre dos regiones geográficas que han mostrado historias climáticas distintas desde el término de la última glaciación. Conocer y comprender los grandes cambios cuaternarios de las precipitaciones asociadas al CVW ha sido el núcleo central de la investigación paleoclimática en Chile durante los últimos 30 años (Caviedes, 1972; Heusser, 1984; Villagrán, 1988; Markgraf, 1989; Moreno *et al.*, 1999; Maldonado & Villagrán, 2002; Villa-Martínez *et al.*, 2003; Moreno & León, 2003, Moreno, 2004).

El propósito de esta tesis es establecer, a partir de un registro polínico con alta resolución temporal, el rol de los cambios postglaciales del CVW en la distribución de la vegetación en el sur de la Región de los Lagos (Isla Grande de Chiloé). El área de estudio puede ser especialmente sensitiva en el registro del paleoclima por constituir en la

actualidad el límite austral de distribución del bosque Valdiviano dominado por *Eucryphia cordifolia*.

1.1. Objetivo general

Reconstruir la historia de expansión del bosque templado-lluvioso en el sur de la Isla Grande de Chiloé desde el término de la última glaciación, considerando tanto la influencia de los factores climáticos, como posible rol perturbaciones ocasionadas por fuego de diferentes magnitudes y escalas temporales.

1.2. Objetivos específicos

1. Establecer los cambios vegetacionales y climáticos postglaciales en el sur de la Isla Grande de Chiloé, sobre la base del análisis de polen fósil contenido en sedimentos lacustres.
2. Evaluar el comportamiento de los análogos polínicos modernos, considerando el examen de la relación vegetación actual – lluvia de polen actual.
3. Inferir el posible rol de factores ecológicos, considerando indicadores estratigráficos tales como sedimentos, tefras volcánicas, contenido de carbón fósil y tasas de cambio de la vegetación.

2. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio corresponde al sector sur-oriental de la Isla Grande de Chiloé, Comuna de Queilen, entre las coordenadas $42^{\circ}45'S - 43^{\circ}S$ y $73^{\circ}20'W - 73^{\circ}45'W$ (Fig. 1). El clima de la Isla Grande de Chiloé es templado-húmedo durante todo el año y con fuerte influencia oceánica proveniente, principalmente, desde el oeste. El límite de la influencia de los vientos del oeste se extiende hasta los $28^{\circ} S$, durante los meses de invierno, y al sur de $38^{\circ} S$ en verano. Esto explica el fuerte ciclo anual de precipitaciones, caracterizado por inviernos húmedos y veranos relativamente más secos (Montecinos & Aceituno, 2003), asociado a la zona de máxima frecuencia anticiclónica que caracteriza a la región entre 27 y $38^{\circ} S$.

La distribución de las lluvias, desde el canal de Chacao ($41^{\circ} 47' S$; $73^{\circ} 27' W$) al sur, presenta un gradiente longitudinal, con valores cercanos a 2500 mm sobre la línea de costa que se incrementan abruptamente hasta por sobre los 5000 mm, en torno a las cordilleras insulares y continentales de Chiloé y Aisén (Romero, 1985). Las estaciones climatológicas cercanas al área de estudio (Fig. 1) registran promedios de precipitaciones anuales de 1598 mm, en la estación Castro ($42^{\circ}29' S$; $73^{\circ}48' W$) y 2047 mm en la estación Quellón ($42^{\circ}10' S$; $73^{\circ}43' W$), siendo los meses de verano en Castro los que presentan una sequía estival más pronunciada. En promedio caen 66.5 mm mensuales (Dic-Ene-Feb), comparado al promedio invernal de 208 mm (May-Jun-Jul) (di Castri & Hajek, 1976). De esta diferencia se desprende un mayor efecto de sombra de lluvias que ejercen las más altas cimas montañosas del centro de la isla (Cordillera de Piuchué, hasta 900 m), en cuyos faldeos orientales se ubica la estación de Castro, en contraste con el

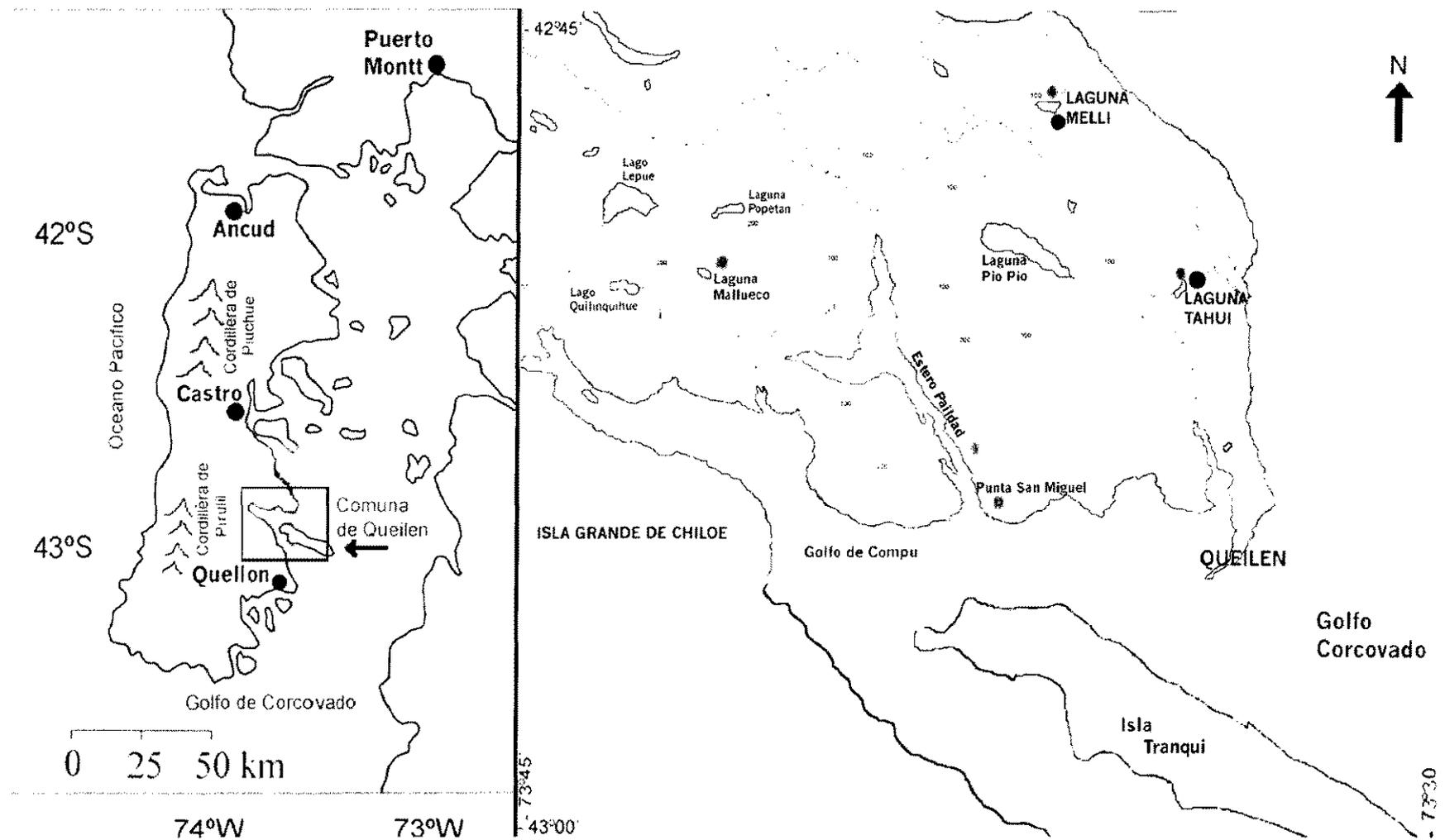


Figura 1: Mapa de la Isla Grande de Chiloé y del área de estudio correspondiente a la Comuna de Queilen. Se destacan, a la izquierda, los sitios palinológicos de Laguna Mellí y Tahui, en color rojo, y los sitios muestreados para vegetación actual: Lagunas Mellí, Tahui, Malleuco, Estero Paildad y Punta San Miguel, en color verde.

suave relieve del sureste de la isla, con alturas máximas de 400 m en la Cordillera de Pirulil. Esta tendencia de sequía estival se agudiza durante los eventos El Niño en la región entre 38-41° S, como lo sugieren Montecinos y Aceituno (2003), quienes proponen una tendencia de variabilidad ENOS estacional asociada a la latitud, la cual estaría influenciando el área de estudio.

Los registros meteorológicos de la región muestran temperaturas medias de verano (Dic-Ene-Feb) de 15.8° C en Castro y de 13.1° C en Quellón, y de temperaturas promedio invernales (May-Jun-Jul) de 7.9°C y 7.6°C, respectivamente (di Castri y Hajek, 1976). Estos datos indican una amplitud térmica más acentuada en el centro-este de Isla Grande de Chiloé, como lo sugiere la estación de Castro, en contraste con los datos del sur de la isla (Quellón), asociada al descenso de las temperaturas medias anuales hacia el sur ya descrito.

El relieve del área en torno a las Lagunas Melli y Tahui es suave, sobrepasando en pocos sectores los 200 m (Fig. 1). Existe una importante variación en los tipos de sustratos y material de origen de los suelos en la isla, con predominio de suelos derivados de la meteorización de basamento metamórfico en la Cordillera de la Costa y suelos orgánicos con mal drenaje (tipo ñadis) en los sitios bajos, derivados de cenizas volcánicas (Holdgate, 1961). Principalmente los suelos forestales de la isla son del tipo cambisols, con pH bajo (4-5) y alto contenido de materia orgánica (50% total carbón) (Pérez *et al.*, 1998). En particular, en torno a la ciudad de Chonchi (42°45'S; 73°35'W), localidad cercana al área de estudio, se clasifican los suelos con características de arenosos. Son suelos medianos a moderadamente profundos, ondulados y disectados, de texturas

predominantemente francoarenosa fina en los horizontes mas superficiales (Peralta, 1976).

La vegetación en el área de estudio se encuentra perturbada por actividades humanas, en particular en los sitios bajo 100 m de altitud de la costa oriental y en torno de los esteros de Compu y Paildad (Fig. 1). Gran parte del área es ocupada por praderas artificiales para cultivos agrícolas y ganadería. Los manchones de bosques que persisten en estas áreas corresponden al tipo forestal Nordpatagónico, con dominancia del canelo, *Drimys winteri*, y especies de la familia Myrtaceae. En sectores aislados del Golfo de Compu, como Punta San Miguel (Fig. 1), se desarrolla un tipo forestal con representación del ulmo, *Eucryphia cordifolia*; tino, *Weinmannia trichosperma*, y olivillo, *Aextoxicon punctatum*. La presencia de estas especies termofilas y de afinidad valdiviana, asociadas a taxa nordpatagónicos permite caracterizar a esta asociación como mixta, pertenecientes al tipo forestal Valdiviano-Nordpatagónico. En sitios sobre 100 m.s.n.m, por ejemplo en torno a Laguna Mallueco (Fig. 1), se encuentra un bosque de tipo Nordpatagónico dominado por coníferas, tales como el mañío hembra, *Saxegothaea conspicua* y mañío macho, *Podocarpus nubigena*, asociados al coihue de Chiloé, *Nothofagus nitida*, *Drimys winteri*, *Weinmannia trichosperma* y *Tepualia stipularis* (tepu).

Depósitos glaciales de diferentes morfologías caracterizan una topología suavemente ondulada del paisaje, asimismo, numerosas depresiones intermorrénicas con pequeños lagos y turberas, como son las lagunas Píopío, Lepué, Quilinquhue, Mallueco, Melli y Tahui, entre otras (Fig. 1). Los sedimentos acumulados en estas cuencas constituyen registros excelentes para la reconstrucción de la historia climática y vegetal del área, objetivo principal de esta tesis. Hemos seleccionado dos de estas cuencas para

este propósito: Laguna Tahui (42°49' S; 73°29' W) (Abarzúa *et al.*, 2004) y Laguna Melli (42°46' S; 73°33' W) (Fig. 1).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Análogos modernos

3.1.1. Análisis de la vegetación actual

El análisis de la vegetación actual se focalizó en tres tipos forestales: (i) bosque tipo Nordpatagónico adyacente a lagunas Tahui y Melli (<70 m.s.n.m.); (ii) bosque mixto Nordpatagónico-Valdiviano en sectores cercanos a Punta San Miguel (<50 m.s.n.m.); y (iii) tipo forestal Nordpatagónico con coníferas en torno a Laguna Malleco (157 m.s.n.m.) (Fig. 1).

En rodales representativos de cada uno de estos tipos forestales se llevó a cabo un muestreo para estudiar la relación entre las abundancias arbóreas y las frecuencias de polen en muestras superficiales de sedimentos. Las abundancias arbóreas se obtuvieron mediante transectos al interior de cada rodal, aplicando el Método de los Cuartos (Cuttam & Curtis, 1956) En cada transecto se establecieron 25 puntos equidistantes, separados por 15 m entre sí. En cada punto se midió la distancia a los 4 árboles más cercanos y el diámetro a la altura del pecho (DAP > 9 cm) de los mismos, hasta completar 100 árboles por rodal. A partir de estos registros se obtuvieron los valores de frecuencia de árboles y de área basal de troncos, metodologías propuestas por Carrillo (1990).

Los valores absolutos de frecuencias de cada especie arbórea fueron expresados en porcentajes. Las áreas basales (AB) de troncos de las especies arbóreas fueron calculadas usando las mediciones del diámetro obtenido en cada registro, de acuerdo a:

$$AB = \pi / 4 \times (DAP)^2$$

Los % de áreas basales relativas (Bi) para cada especie se calcularon de la siguiente manera:

$$Bi = ai / A \times 100$$

Donde ai es la suma de áreas basales de la especie i y A es la suma total de áreas basales de todos los árboles del transecto.

3.1.2. Lluvia de polen y vegetación actual

En la reconstrucción de la vegetación basada en el análisis de polen fósil, las anomalías en la representatividad de los distintos taxa conservados en los sedimentos es uno de los problemas más serios para la interpretación de un registro (Carrillo, 1990). Varios factores influyen en la representación de un taxa en la atmósfera, siendo los más importantes la producción, destrucción y dispersión diferencial de las distintas especies que conforman una asociación vegetal (Faegri & Iversen, 1989). Las especies dominantes en la lluvia de polen corresponden generalmente a las anemófilas, caracterizadas por una gran producción de polen (Schnetter, 1971). Otro factor que afecta la representatividad de los taxa en la lluvia de polen es la naturaleza de la exina de los granos y su modo de polinización. Las especies entomófilas o aquellas con granos con exinas frágiles, como las plantas acuáticas y familias primitivas de Angiospermas (Monimiaceae, Lauraceae, Aextoxicaceae, etc.), aparecen subrepresentadas o ausentes en la atmósfera (Hall, 1981;

Carrillo, 1990). Con respecto a la dispersión del polen, se ha demostrado que distancias entre 50 a 100 km constituyen un límite natural para el transporte de polen (Faegri & Iversen, 1985). Una manera de subsanar estos problemas consiste en utilizar como análogo actual la relación entre la abundancia de los taxa en la vegetación actual y su representatividad en la atmósfera de la misma área.

El análisis de la lluvia de polen actual se realizó en base a muestras de sedimento obtenido a lo largo de los mismos transectos realizados para el análisis de vegetación. Las muestras consistieron en cilindros de 5 cm de profundidad del suelo del bosque como indicador de la deposición del polen atmosférico actual. Cada muestra (con 3 réplicas en el transecto) fue procesada y analizada a través de un recuento microscópico de 300 granos de polen arbóreo y no arbóreo, de manera análoga a los recuentos realizados en las muestras estratigráficas de los sedimentos lacustres. Para su comparación con la vegetación se utilizaron los porcentajes recalculados de los taxa arbóreos presentes en la lluvia polínica.

La relación entre lluvia de polen y vegetación actual se examinó mediante la razón entre las frecuencias y/o áreas basales de las especies arbóreas y sus porcentajes de polen en las muestras de suelo. Esta razón fue utilizada como índice para caracterizar la representatividad del polen de las distintas especies en la lluvia de polen (Grabandt, 1985). Un taxa está sub-representado si su aporte a la lluvia de polen es mínimo, en comparación con su presencia en la vegetación; está equilibradamente representado cuando existe una relación proporcional entre su aporte a la lluvia de polen y su presencia en la vegetación. Si hay una abundancia excesiva de un taxa en la lluvia polínica, comparado a su presencia en la vegetación, se dice que está sobre-representado.

El cálculo de las relaciones de representatividad se realizó considerando los porcentajes promedio de polen (%P) y dos parámetros de importancia de la vegetación, frecuencias arbóreas (%F) y área basal de troncos (%AB), según las siguientes fórmulas:

$$\%P = \frac{\sum \% \text{ polen especie } i}{5 \text{ sitios muestreados}}$$

$$\%F = \frac{\sum \% \text{ frecuencia especie } i}{5 \text{ sitios muestreados}}$$

$$\%AB = \frac{\sum \% \text{ área basal de troncos especie } i}{5 \text{ sitios muestreados}}$$

Se calculó la razón entre los valores promedios de polen, frecuencia de árboles y/o área basal relativa (P/F; P/AB), los llamados Índices de Productividad (Grabandt, 1985). Este índice permite evaluar el grado de representatividad del polen de las distintas especies en la lluvia de polen. Valores entre 0 y 0,5 indican subrepresentación del taxa; entre 0,5 y 1,5, representación equilibrada; sobre 1,5, sobrerepresentación.

Para evaluar el grado de significancia de los índices de productividad (P/F y P/AB) se realizó un análisis estadístico a través de una regresión lineal entre los parámetros porcentaje de polen (%P), frecuencia arbórea (%F) y área basal relativa (%AB) para las especies estudiadas en cada sitio muestreado. Este método permite establecer cuál de los dos índices de productividad (P/F ó P/AB) representa mejor la relación entre la lluvia de polen y la vegetación circundante.

Además, se analizó el contenido polínico de los sedimentos más superficiales de Laguna Melli (2 cm superiores), con el propósito de examinar cómo el lago registra la vegetación actual circundante. Para la comparación con los datos obtenidos a partir de la lluvia de polen al interior del bosque se realizó un análisis de cluster a partir de una

matriz de distancia Euclidiana entre los valores obtenidos de frecuencias polínicas en ambos parámetros. El análisis de cluster y el dendrograma fueron construidos en el programa MVSP.

3.2. Sedimentos lacustres

En el sitio Laguna Melli se obtuvieron testigos de sedimento superpuestos a lo largo de un gradiente batimétrico, utilizando un barreno de pistón Wright. Los análisis de polen, dataciones radiocarbónicas y estratigrafía se concentraron en el testigo 0005C, con 300 cm de longitud, el cual demostró tener un registro continuo y con mayor tasa de acumulación de sedimentos. Dicho testigo se obtuvo de un sector de profundidad intermedia con 500 cm de agua. De este mismo sector se obtuvo un testigo de interfase agua-sedimento de 86 cm longitud, el cual fue muestreado centímetro a centímetro: las muestras fueron conservadas en bolsas plásticas, debido a la escasa cohesión de los sedimentos y gran cantidad de agua. A partir ellas se obtuvieron sub-muestras para el análisis de pérdida por ignición, polen y carbón fósil, siguiendo las metodologías que se describen a continuación.

La estratigrafía de los sedimentos se estableció mediante descripciones texturales macroscópicas, radiografías con el propósito de documentar estructuras sedimentarias y análisis de pérdida por ignición (PPI) para determinar el contenido de materia orgánica, inorgánica y carbonatos. El análisis de PPI se realizó en base a muestras de 1 cm³ obtenidas a partir de 1 cm de ancho, centímetro por medio a lo largo del testigo. Cada

muestra fue secada por 24 horas a 70°C y sometida a dos quemas sucesivas, a 550° y 925°C, por 2 y 4 horas, respectivamente.

3.3. Polen y carbón fósil

Muestras de 1 cc de sedimento fueron extraídas a intervalos de 1 a 4 cm (~90 años entre muestra) y procesadas de acuerdo a métodos palinológicos convencionales, con ácido fluorhídrico (HF) y acetólisis (Faegri & Iversen, 1989). Las muestras fueron montadas en portaobjetos, utilizando metil silicona como medio de suspensión. Cada nivel fue analizado al microscopio con aumentos de 400x y 1000x, hasta completar una suma básica de 300 granos de polen arbóreo y no arbóreo (terrestre). Sobre esta suma básica se calcularon los porcentajes, concentración (granos/cc) y tasas de acumulación (granos/cm²/año) mediante los programas Tilia y Tilia Graph. El parámetro tasas de cambio fue calculado para cuantificar la magnitud/rapidez de los cambios vegetacionales del registro. Fue obtenido a través de los datos de porcentajes polínicos suavizados con una media móvil de 5 puntos e interpolando las muestras de polen a intervalos regulares de 100 años (Jacobson *et al.*, 1987). Las zonas polínicas fueron definidas a través del análisis de cluster CONISS (Constrained Incremental Sum of Squares) (Grimm, 1987) utilizando distancia Euclidiana entre los niveles de polen analizados. Ambos, el dendrograma CONISS y las tasas de cambio fueron calculados sobre los taxa polínicos terrestres con porcentajes mayores o iguales a 2%, y posteriormente se recalcularon las sumas y porcentajes. Los granos de polen y esporas se determinaron mediante descripciones y claves publicadas por Heusser (1971) y Villagrán (1980).

Con el propósito de documentar la historia del fuego en la región se contaron las partículas microscópicas de carbón fósil preservadas en cada muestra polínica fósil analizada. Las partículas de micro-carbón fósil fueron registradas con microscopio (400x y 1000x), sobre la base de características propias tales como extremos angulosos, color completamente negro y presencia de estructuras celulares (Tinner & Hu, 2003). La abundancia de carbón fósil es expresada como influjo considerando el error potencial debido a variaciones en las tasas de acumulación de los sedimentos.

4. RESULTADOS

4.1. Relación entre la lluvia de polen y la vegetación actual

4.1.1. Composición florística y estructura de la vegetación

En la figura 2 se muestran los porcentajes de frecuencias arbóreas y de área basal en cada uno de los bosques estudiados. El bosque Nordpatagónico cercano a Laguna Melli muestra una clara dominancia numérica en densidad de *Drimys winteri* (71%) y *Embothrium coccineum* (25%). Otras especies asociadas exhiben valores bajos (<10%) en ambos parámetros estudiados. En contraste, el bosque de Laguna Tahui exhibe una distribución más equilibrada de todas las especies, para ambos valores de importancia. Tal como en Laguna Melli, *Drimys winteri* (29%) y *Embothrium coccineum* (12%) exhiben proporciones altas, pero también se observan valores equivalentes para *Luma apiculata* y *Weinmannia trichosperma* (16%). Las restantes especies muestran valores menores al 10% para ambos parámetros (frecuencia y área basal).

Los valores de abundancia de especies leñosas en el bosque Valdiviano-Nordpatagónico, en Punta San Miguel (Fig. 2-C), muestran que las especies dominantes son *Eucryphia cordifolia* y *Drimys winteri*. La especie *Eucryphia cordifolia* exhibe valores de frecuencia de 32% y *Amomyrtus luma* de 18%. Las restantes especies muestran porcentajes de frecuencias menores al 10%. *Drimys winteri* presenta un porcentaje de área basal de 25%, asociado a *Luma apiculata* (17%), *Weinmannia trichosperma* (15%) y *Embothrium coccineum* (12%). El bosque mixto Valdiviano-Nordpatagónico en Estero Paildad (Fig. 2-D) exhibe la distribución mas equilibrada en la co-dominancia de especies nordpatagónicas y valdivianas. Se destacan entre las especies nordpatagónicas *Drimys winteri* (20% de frecuencia), *Embothrium coccineum* (22% de área basal) y *Weinmannia trichosperma* (18% de frecuencia), y entre las especies valdivianas *Caldcluvia paniculata* (12%), *Aextoxicon punctatum* (10%) y *Myrceugenia planipes* (7%).

El bosque Nordpatagónico con coníferas cercano a Laguna Mallueco (Fig. 2-E) exhibe dominancia de *Saxegothaea conspicua*, tanto en frecuencia (36%) como en área basal (23%). *Weinmannia trichosperma* y *Nothofagus nitida* son especies importantes en área basal, con porcentajes de 33% y 14%, respectivamente. Mientras que, *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma* lo son en frecuencias arbóreas, con porcentajes de 23% y 13%, respectivamente. Los valores de importancia de las restantes especies no sobrepasan el 5%, a excepción de *Pseudopanax laetevirens* con porcentajes de área basal de 8%.

Probablemente, la importante abundancia de *Drimys winteri*, *Embothrium coccineum* y *Weinmannia trichosperma* en los bosques de baja altura, Estero Paildad y en

torno a las lagunas Melli y Tahui, refleja un bosque sucesional joven derivado de las actividades humanas en la región. La especies *Drimys winteri* y *Weinmannia trichosperma* son típicamente pioneras características de estados sucesionales tempranos (Aravena *et al.*, 2002). Sin embargo, los bosques situados en Punta San Miguel y Laguna Malleuco presentan un mayor grado de conservación, heterogeneidad en la composición del dosel y menos afectados por la presencia humana. Se encuentran dominados por *Eucryphia cordifolia* y por *Saxegothaea conspicua*, respectivamente. Ambas especies presentan una regeneración al interior del bosque (sombra-tolerancia) de tipo intermedia y son características de estados sucesionales medios a tardíos. Los bosques poco perturbados se caracterizan por presentar un mosaico entre especies sombra-tolerantes e intolerantes (Aravena *et al.*, 2002). Probablemente, el bosque de Laguna Malleuco y Punta San Miguel se han mantenido menos perturbados ya que las vías de acceso son bastante recientes.

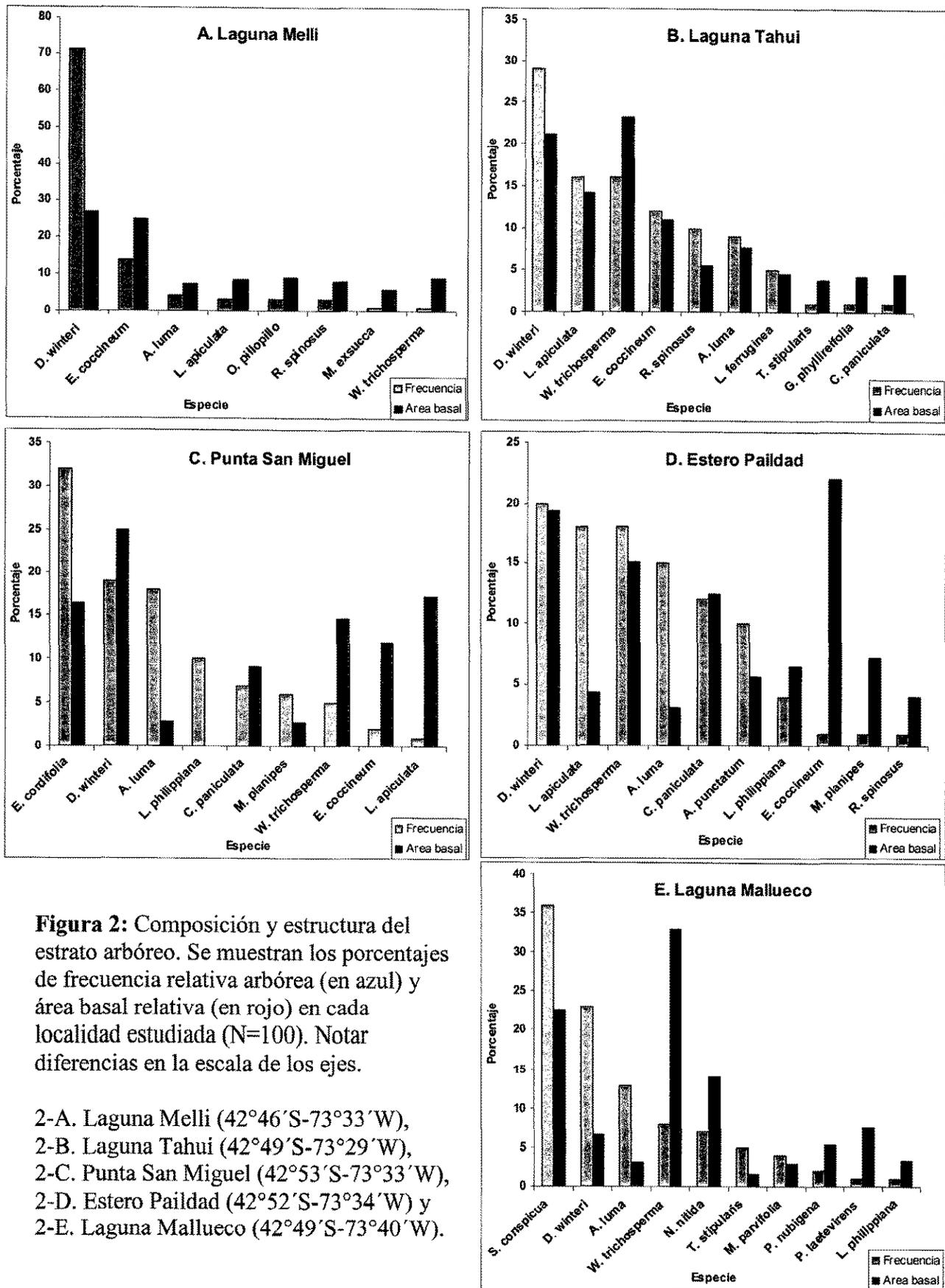


Figura 2: Composición y estructura del estrato arbóreo. Se muestran los porcentajes de frecuencia relativa arbórea (en azul) y área basal relativa (en rojo) en cada localidad estudiada (N=100). Notar diferencias en la escala de los ejes.

2-A. Laguna Melli (42°46'S-73°33'W),
 2-B. Laguna Tahui (42°49'S-73°29'W),
 2-C. Punta San Miguel (42°53'S-73°33'W),
 2-D. Estero Paildad (42°52'S-73°34'W) y
 2-E. Laguna Mallueco (42°49'S-73°40'W).

4.1.2. Relación lluvia de polen y vegetación actual

En la figuras 3 se comparan las frecuencias polínicas registradas en la lluvia de polen en las muestras de suelo con las frecuencias arbóreas de la vegetación estudiada. En la figura 4 se comparan las frecuencias polínicas de la lluvia de polen con el porcentaje de área basal de la vegetación. En general, se observa una buena correspondencia entre los espectros polínicos y las abundancias de las especies en la vegetación, para ambos parámetros comparados. El espectro polínico del sector San Miguel-Paildad, con bosque mixto Valdiviano-Nordpatagónico, exhibe dominancia y equilibrada representatividad de los elementos valdivianos y nordpatagónicos del sector: *Aextoxicon punctatum*, *Eucryphia cordifolia*, *Caldcluvia paniculata* y *Weinmannia trichosperma* (Figs. 3 y 4).

El contenido polínico de la atmósfera correspondiente al bosque Nordpatagónico, muestreado en los sectores Tahui y Melli, registra también en buena forma el espectro florístico del sector. Así, en ambos espectros comparados se observa la preponderancia de taxa de distribución nordpatagónica: *Drimys winteri*, *Embothrium coccineum*, *Rhaphithamnus spinosus* y distintas especies de Mirtáceas (sumadas en el gráfico): tipo-*Amomyrtus* (*Amomyrtus luma* y *A. meli*) y tipo-*Myrceugenia* (*M. planipes*, *M. parvifolia*, *M. exsucca* y *Luma apiculata*).

El espectro polínico del bosque Nordpatagónico con coníferas, muestreado en Laguna Mallueco, también representa coherentemente la composición de árboles del sector. En las figuras 3 y 4 se muestra la representatividad polínica de las dos coníferas que caracterizan este tipo forestal, *Saxegothaea conspicua* y *Podocarpus nubigena*, además de la especie de angiosperma dominante, *Nothofagus* tipo *dombeyi*

(probablemente, *Nothofagus nitida*) y *Tepualia stipularis*, la especie característica de los matorrales del entorno de todas las lagunas del área de estudio (tepuales).

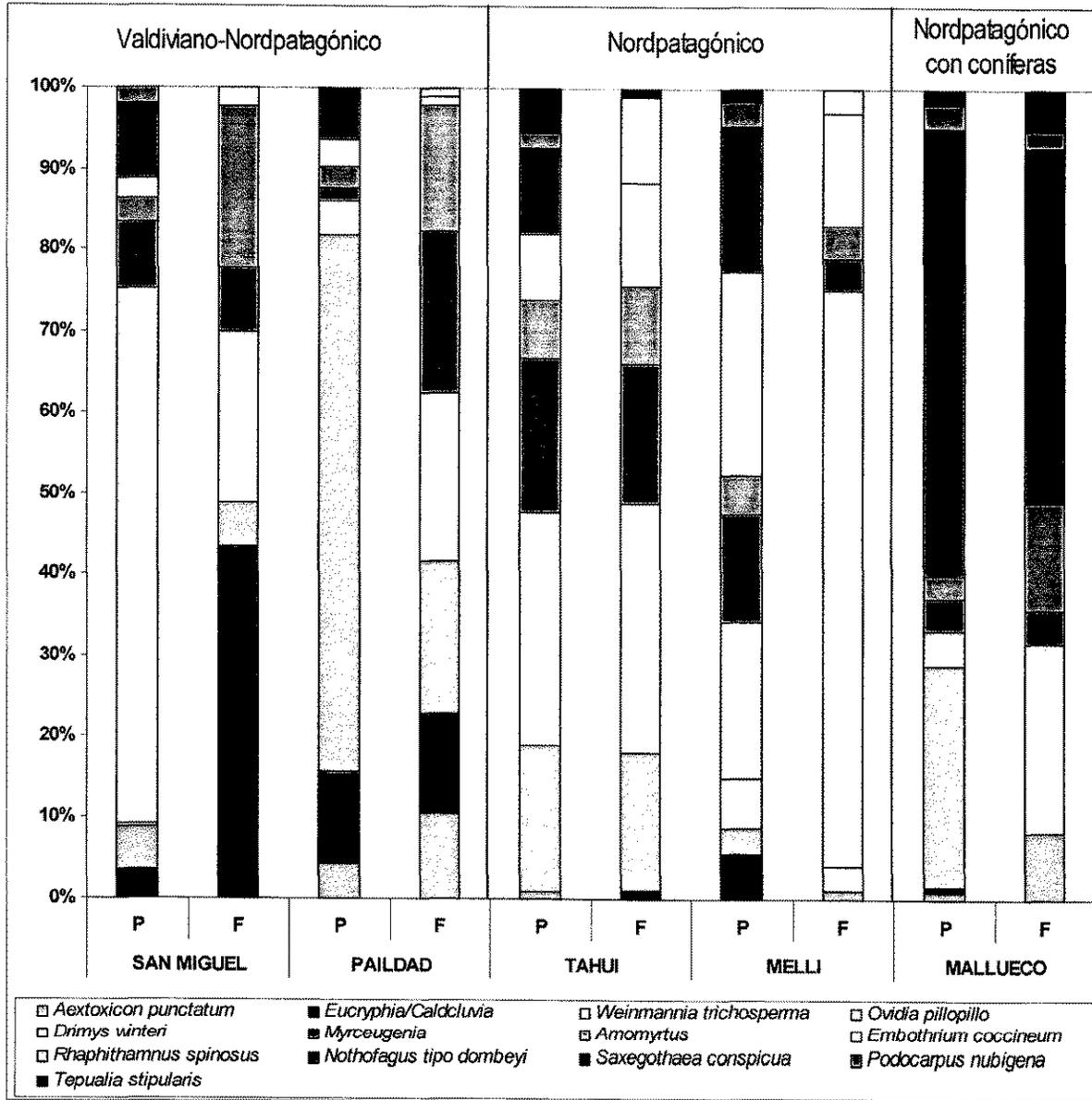


Figura 3: Relación lluvia de polen/vegetación. Se compara los porcentajes polínicos registrados en la lluvia de polen (P) con las frecuencias relativas en la vegetación (F) de cada localidad estudiada.

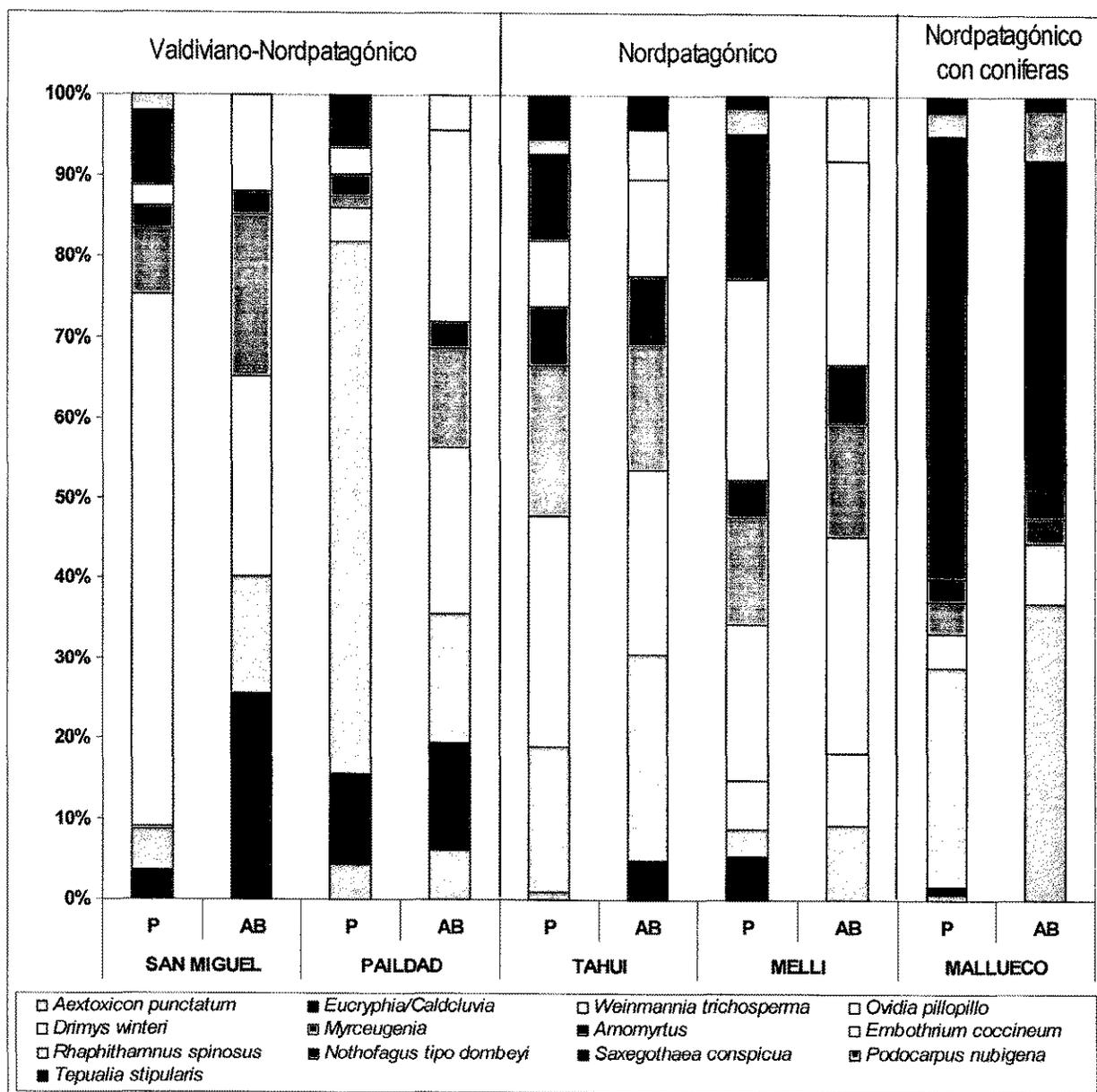


Figura 4: Relación lluvia de polen/vegetación. Se compara los porcentajes polínicos registrados en la lluvia de polen (P) con las áreas basales relativas de troncos (AB) de cada especie en las localidades estudiadas.

También se observa en las figuras 3 y 4 las variaciones entre los valores de frecuencia arbórea, área basal y sus respectivos porcentajes polínicos de las especies estudiadas. La sobre- y subrepresentación de taxa en las frecuencias polínicas pueden ser

explicadas por productividad diferencial de polen entre las distintas especies. Las especies con mayor productividad de polen, como el taxa anemófilo *Nothofagus* tipo *dombeyi*, aparecen sobre-representadas en el espectro polínico. En contraste, especies entomófilas especializadas, como *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*, aparecen sub-representadas en el espectro polínico. Los índices de productividad de los distintos taxa de la vegetación del área de estudio se discuten a continuación.

En la Tabla 1 se muestran los resultados del análisis de regresión para la comparación entre los dos índices de productividad obtenidos: Polen v/s Frecuencia (P/F) y Polen v/s Área basal relativa (P/AB). Existe una correspondencia significativa sólo para el Índice Polen v/s Área basal relativa (P/AB) como lo muestran los valores de $p < 0,01$ en todos los sitios, a excepción para el bosque Valdiviano-Nordpatagónico que se desarrolla en Estero Paildad, donde ninguno de los dos índices entregó resultados significativos.

Tabla 1: Análisis de regresión lineal y probabilidad de F para la relación lluvia de polen/vegetación en cada localidad estudiada y el promedio de los 5 sitios (todos). Para cada localidad y promedio se realizó una regresión lineal entre el porcentaje de polen v/s la frecuencia arbórea y área basal relativa de las especies estudiadas.

Sitios	Constante	Pendiente	F	p
SAN MIGUEL	-0.526	Área basal*1.095	11.083	0.004
PAILDAD	0.689	Frecuencia*0.876	4.251	0.056
TAHUI	1.522	Área basal *0.728	23.352	0.000
MELLI	2.057	Área basal *0.63	23.176	0.000
MALLUECO	0.932	Área basal *0.932	33.429	0.000
TODOS	0.901	Área basal *0.839	53.135	0.000

En la figura 5 se grafican los resultados de la regresión lineal entre la relación porcentaje de polen y área basal relativa en cada localidad. Se observa una correlación positiva entre estos dos parámetros, excepto para Estero Paildad.

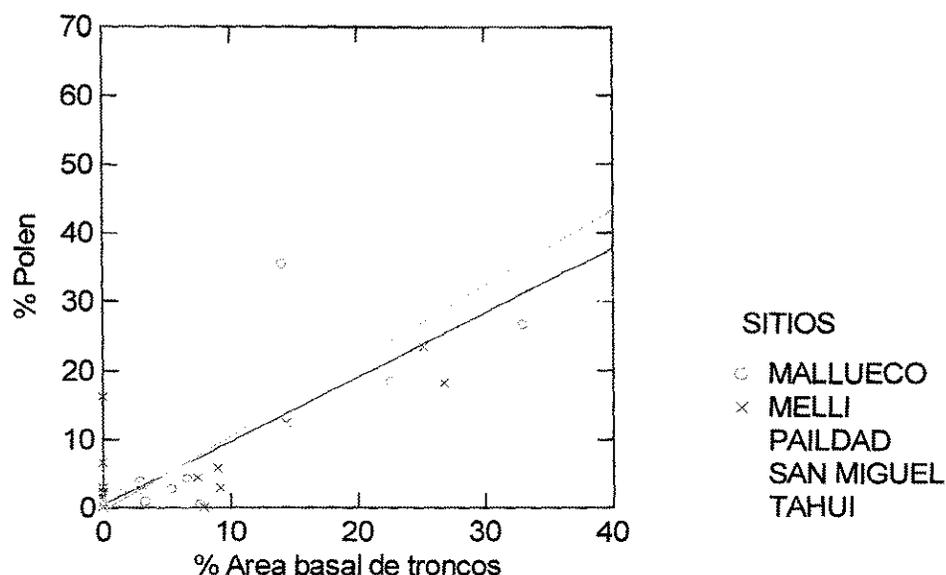


Figura 5: Regresión lineal entre los parámetros porcentaje de polen en la lluvia de polen actual y área basal relativa por especie en cada localidad estudiada.

De acuerdo al valor del Índice de Productividad P/AB se espera que las siguientes especies estén ausentes o subrepresentadas en la lluvia de polen (Tabla 2): *Rhaphithamnus spinosus*, *Laureliopsis philippiana*, *Pseudopanax laetevirens*, *Caldcluvia paniculata*, *Eucryphia cordifolia* y *Embothrium coccineum*. Entre las especies subrepresentadas destaca *Laureliopsis philippiana*, una especie de Monimiácea con exina frágil, por su baja representatividad en la lluvia polínica y *Rhaphithamnus spinosus*, presente en la vegetación con frecuencias bajas, no se registró en la lluvia de polen. Se

trataría de una especie omitófila de baja productividad polínica, además el gran tamaño de sus granos de polen podría evitar su mayor dispersión. *Pseudopanax laetevirens* es una especie de pequeña estatura y grosor, lo que podría corresponder con su baja representatividad en la lluvia de polen.

Entre los taxa con una equilibrada representación en la lluvia polínica figuran (Tabla 2): las especies de Mirtáceas (*Myrceugenia* y *Amomyrtus*), *Ovidia pillopilllo*, *Saxegothaea conspicua*, *Aextoxicon punctatum*, *Drimys winteri*, *Weinmannia trichosperma* y *Tepualia stipularis*.

Entre los taxa cuya abundancia está sobre-representada en la lluvia de polen destacan las especies asociadas al bosque Nordpatagónico con coníferas (Tabla 2), como *Lomatia ferruginea*, *Podocarpus nubigena* y *Nothofagus* tipo *dombeyi* (probablemente *N. nitida*), las dos últimas son especies anemófilas y con gran producción de polen. Las ericáceas, especies arbustivas que forman densos matorrales en sitios abiertos (chaurales) y son relativamente escasas bajo el dosel, probablemente representan polen foráneo hacia el interior del bosque, a juzgar por ser anemófilas y presentar altos índices de productividad.

Tabla 2: Relaciones de productividad (Lluvia de polen/Frecuencia: P/F y Lluvia de polen/Área basal: P/AB) para las 18 especies en los 5 sitios estudiados.

Las especies con índices entre 0 y 0,5 se encuentran sub-representadas; entre 0,6 y 1,4, equilibradamente representadas; y >1,5, sobre-representadas en la lluvia polínica.

Se incluyeron las especies *Amomyrtus luma* y *A. melli* en el taxa *Amomyrtus* tipo; en *Myrceugenia* tipo se incluyeron las especies *Myrceugenia planipes*, *M. exsucca*, *M. parvifolia* y *Luma apiculata*.

ESPECIE	Polen (% P)	Frecuencia (% F)	Área basal (% AB)	P/F	P/AB	
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	0.0	2.8	3.5	0.0	0.0	Sub- Representados
<i>Laureliopsis philippiana</i>	0.2	3.0	2.0	0.1	0.1	
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	0.3	0.2	1.5	1.4	0.2	
<i>Caldcluvia paniculata</i>	2.2	4.0	5.2	0.5	0.4	
<i>Eucryphia cordifolia</i>	1.8	6.4	3.3	0.3	0.5	
<i>Embothrium coccineum</i>	7.0	5.8	14.0	1.2	0.5	
<i>Myrceugenia</i> tipo	8.0	10.0	12.6	0.8	0.6	Equi- Representados
<i>Amomyrtus</i> tipo	3.6	11.8	4.8	0.3	0.7	
<i>Ovidia pillopollo</i>	1.3	0.6	1.8	2.1	0.7	
<i>Saxegothea conspicua</i>	4.2	7.2	4.5	0.6	0.9	
<i>Aextoxicon punctatum</i>	1.1	2.0	1.1	0.5	1.0	
<i>Drimys winteri</i>	22.2	32.4	19.8	0.7	1.1	
<i>Weinmannia trichosperma</i>	22.4	9.6	19.1	2.3	1.2	
<i>Tepualia stipularis</i>	1.5	1.2	1.1	1.3	1.4	
<i>Podocarpus nubigena</i>	1.8	0.4	1.1	4.4	1.7	Sobre- Representados
<i>Lomatia ferruginea</i>	1.7	1.0	0.9	1.7	1.9	
<i>Nothofagus dombeyi</i>	14.5	1.4	2.8	10.4	5.1	
<i>Gaultheria phyllireifolia</i>	6.2	0.2	0.8	30.9	7.3	

En la figura 6 se muestran los resultados del análisis de algoritmo UPGMA (Unweighted pair- group method using arithmetic averages) para comparar la lluvia de polen actual y el contenido polínico de los sedimentos superficiales (dos centímetros superiores) de Laguna Melli. Se observan tres agrupaciones principales. En el primer grupo se observa una mayor afinidad entre los espectros polínicos de las lagunas Melli y Tahui, correspondientes al bosque de los sectores bajos dominados por el elemento Nordpatagónico. Asimismo, se observa la cercanía del clado perteneciente a la lluvia de polen registrada en los sedimentos superficiales de laguna Melli (Testigo sup.), resultado que sugiere que la laguna integra, principalmente, la lluvia polínica atmosférica del bosque los sectores aledaños más perturbados. También en este primer grupo, pero con afinidades menores, se integra la lluvia de polen de Laguna Mallueco, con bosque Nordpatagónico dominado por coníferas, sugiriendo un mayor transporte a larga distancia de este último elemento, con especies mayormente sobre-representadas en la lluvia de polen. La mayor diferenciación entre espectros polínicos se observa en los tipos forestales de los sectores Estero Paildad y Punta San Miguel, los cuales exhiben una lluvia polínica dominada por indicadores de bosque mixto Nordpatagónico/Valdiviano.

De este resultado se puede concluir que: i) Los distintos tipos de bosque de la región estudiada se agrupan en la lluvia de polen de manera que los espectros polínicos reflejan bastante fielmente las diferentes composiciones de los sectores cercanos. ii) Una excepción es el bosque con coníferas de los sectores con mayor altitud, cuyo espectro polínico se relaciona con el espectro del bosque Nordpatagónico de los sectores bajos. Probablemente, debido al mayor transporte y productividad de los taxa. iii) Los sedimentos lacustres integran en mayor grado la vegetación local; circundante al lago.

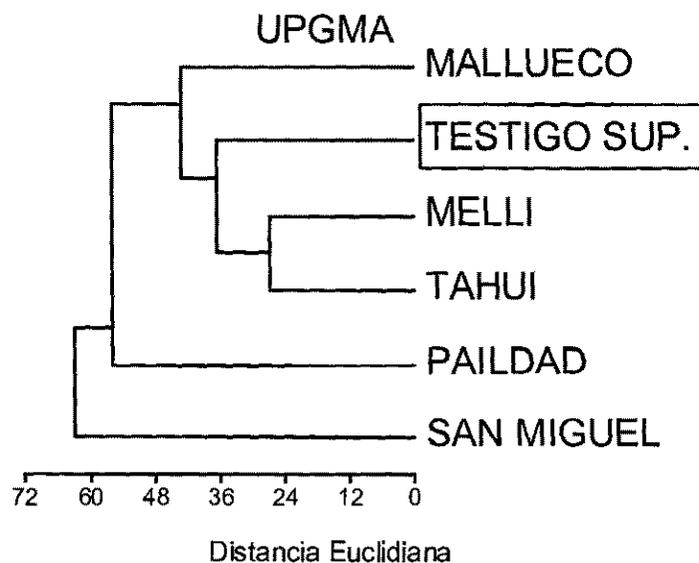


Figura 6: Análisis de conglomerados UPGMA de distancia Euclidiana para la lluvia de polen actual, en base a la muestra de suelo superficial, y los sedimentos lacustres modernos de Laguna Melli (TESTIGO SUP.).

4.2. Sedimentología-estratigrafía del registro Laguna Melli

En la figura 7 se muestra la columna estratigráfica del testigo 0005C que presenta 300 cm de longitud y superpuesto el testigo corto que contiene la interfase agua-sedimentos de 86 cm de longitud. Ambos testigos fueron obtenidos de un punto con profundidad intermedia en la laguna (500 cm de agua). Además en la figura se muestran los resultados obtenidos a partir de la pérdida por ignición para cuantificar el contenido de materia orgánica, inorgánica y carbonatos en el registro. Se incluyen las dataciones radiocarbónicas en su posición estratigráfica y los quiebres entre los testigos superpuestos en la columna estratigráfica. En la base del testigo, entre 892 y 884 cm, se registran arenas gruesas, gravas y ripio que intergradan hacia sedimentos orgánicos lacustres (tipo Gyttja) que se mantienen homogéneos hasta la superficie. Entre 875 y 870 cm se registra un nuevo pulso de arenas gruesas, similar a la litología de una ceniza volcánica,

probablemente se trate de retrabajo al interior del testigo. Entre 844 y 832 cm se registra una tefra volcánica extensamente documentada en la Región de los Lagos y ha sido fechada en 9600 ¹⁴C años AP por correlación cronoestratigráfica (Moreno, 2000; Moreno, 2004). Los valores obtenidos en el análisis de pérdida por ignición muestran cantidades variables en el contenido de materia orgánica e inorgánica, exhibiendo una tendencia de aumento sostenido en la cantidad de materia orgánica desde 9600 ¹⁴C años AP (10,950 años cal. AP) hasta 3635 ¹⁴C años AP (3960 años cal. AP), después de esta fecha los niveles de materia orgánica se mantienen establemente altos. En contraste, solamente se observan altos niveles de materia inorgánica a inicios de la depositación de los sedimentos (13,820 ¹⁴C años AP; 16,610 años cal. AP), luego un pulso en torno a 13,190 ¹⁴C años AP (15,890 años cal. AP) y durante la depositación de la tefra. Los bajos niveles de carbonatos (<8%) contenidos en los sedimentos, avalan la confiabilidad de los fechados radiocarbónicos obtenidos a continuación.

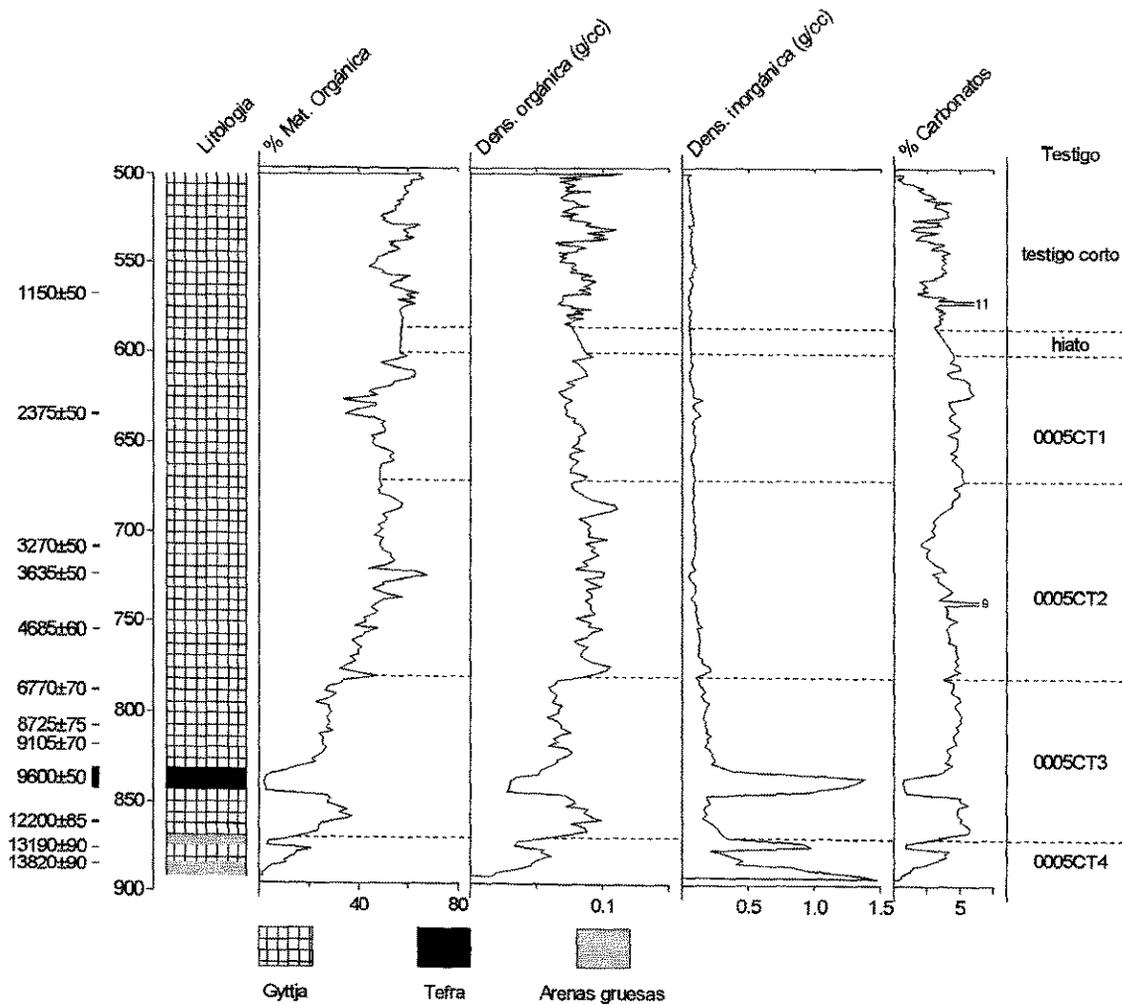


Figura 7: Columna estratigráfica del testigo 0005C y sedimentos superficiales en Laguna Melli (short core): arenas gruesas, gytja y material volcánico. Se grafican los valores de porcentaje de materia orgánica, densidad seca de materia inorgánica e inorgánica y porcentaje de carbonatos. A la derecha se muestran las dataciones radiocarbónicas en su posición estratigráfica.

4.3. Cronología de los sedimentos en Laguna Melli

La cronología del registro sedimentario de Laguna Melli se basa en doce edades radiocarbónicas AMS a partir de macrorrestos vegetales y carbón orgánico contenidos en los sedimentos (Tabla 3, Fig. 8). Las dataciones radiocarbónicas fueron calibradas a través del programa Calib 4.3b (Stuiver *et al.*, 1998) y a partir de éstas se desarrollaron dos modelos de edad, radiocarbónica y calendario, para asignar edades interpoladas a los niveles polínicos. Se utilizó una edad cronoestratigráfica basal de 14,700 ^{14}C años AP (17,590 años cal. AP) (Moreno, comm. pers.) en base a las dos fechados AMS basales de laguna Lepué, ubicada en el área de estudio (Fig. 1). Además, se muestra en la figura 6 la depositación de la ceniza volcánica de 12 cm de espesor, ubicada a 832 cm de profundidad y fechada en 9600 ^{14}C años AP (10,950 años cal. AP) en la Región de los Lagos (Moreno, 2000; Moreno, 2004). Se pueden apreciar también en la figura las distintas tasas de sedimentación (pendientes de la curva) que caracterizaron los períodos Tardiglacial (14,700 - 10,000 años ^{14}C AP), Holoceno temprano – medio (10,000 - 3500 años ^{14}C AP) y Holoceno tardío (últimos 3500 años ^{14}C).

Tabla 3: Dataciones radiocarbónicas y su calibración en años calendario del registro Laguna Melli. (Gyttja = barro orgánico lacustre)

Laboratorio	Testigo	Profundidad (cm)	Material	Años ¹⁴ C AP	error	Años cal. AP	error
ETH-27272	Testigo corto	568.5	Gyttja	1150	50	1080	70
ETH-25894	0005CT1	635.5	Gyttja	2375	50	2500	140
ETH-25248	0005CT2	709.5	Gyttja	3270	50	3500	70
ETH-25895	0005CT2	724.5	Gyttja	3635	55	3960	90
ETH-27273	0005CT2	755.5	Macrorrestos	4685	60	5440	90
ETH-25896	0005CT3	788.5	Gyttja	6770	70	7620	50
ETH-27274	0005CT3	808.5	Macrorrestos	8725	75	9740	130
ETH-25249	0005CT3	818.5	Gyttja	9105	70	10290	80
Correlación	0005CT3	832	Ceniza	9600	50	10950	140
ETH-25250	0005CT3	862.5	Gyttja	12200	85	14470	390
ETH-25251	0005CT4	876.5	Gyttja	13190	90	15890	230
ETH-25252	0005CT4	884.5	Gyttja	13820	90	16610	230
Correlación	0005CT4	892 (base)	Gyttja	14700		17590	

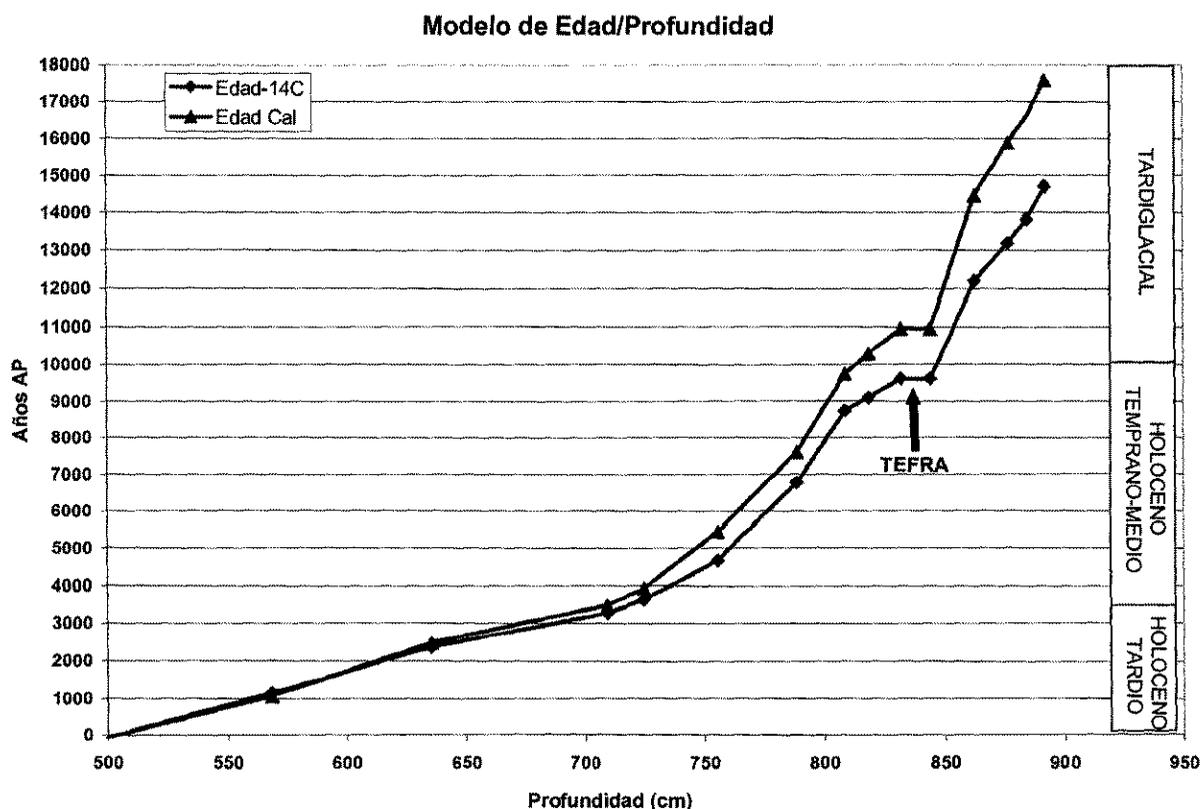


Figura 8: Modelo de Edad/Profundidad del registro Laguna Melli. Se grafican en azul el modelo para las dataciones radiocarbónicas y en color rojo en años calendario, a partir del programa Calib 4.3b (Stuiver *et al.*, 1998). La flecha negra indica el punto estratigráfico donde se ubica una tefra volcánica de 12 cm de espesor.

4.4. Estratigrafía polínica

4.4.1. Diagrama de porcentaje polínico

En la figura 9 se observa la estratigrafía polínica del registro obtenido en Laguna Melli. El porcentaje promedio de cada taxón es expresado en paréntesis cuando sea pertinente. El diagrama ha sido dividido en seis grandes zonas polínicas, de acuerdo al

análisis de conglomerados Coniss. Desde la base al techo la descripción de cada zona polínica es la siguiente:

Zona Melli-I:

Abarca el registro comprendido entre 892 y 878 cm, y ha sido fechada entre 14,700-13,300 años ^{14}C AP (17,500-16,000 años cal. AP). Se observa la dominancia del polen no arbóreo (promedio de la zona (χ):70%), principalmente Poáceas (χ :37%), *Empetrum/Ericaceae* (χ :17%), Asteráceas (χ :7%) y dos taxa de cojines característicos de tundras Magallánicas, como *Donatia fascicularis* (χ :3%) y *Astelia pumila* (χ :1%). Se registran abundantes esporas de helechos (*Blechnum*-tipo, χ :49%). Entre los indicadores arbóreos, el único taxón bien representado es *Nothofagus* tipo *dombeyi*, con máximos de 23% (χ :18%).

Zona Melli-II:

Esta zona abarca las profundidades entre 877-847 cm, con un rango temporal desde 13,200-10,000 años ^{14}C AP (16,000 y 11,400 años cal. AP) y ha sido dividida en dos fases polínicas. La primera fase, Me-IIa, transcurre entre 13,200 y 12,100 años ^{14}C AP (16,000 y 14,500 años cal. AP), entre 877 y 862 cm de profundidad en el testigo. A partir de la base de la zona el polen arbóreo domina, en concomitancia con la disminución de los taxa herbáceos que dominaron la zona anterior. Se caracteriza por la relativa disminución de *Nothofagus* tipo *dombeyi* (χ :8%) y la expansión de elementos de bosque nordpatagónico, como las Mirtáceas: tipo *Amomyrtus* χ :16% (*A. melli* y *A. luma*) y tipo *Myrceugenia* χ :14% (*M. planipes*, *M. exsucca*, *M. parvifolia*, *Luma apiculata*), asociadas a *Hydrangea serratifolia* (χ :7%) y *Lomatia ferruginea* (χ :5%). Entre otros componentes arbóreos nordpatagónicos se registran trazas de coníferas (*Saxegothaea*

conspicua y *Podocarpus nubigena*), *Drimys winteri*, *Weinmannia trichosperma* y *Tepualia stipularis*. Ninguno de estos taxa sobrepasa el 2%. En el polen no arbóreo, se registran taxa de humedales, turberas y tundras, como *Myrteola nummularia* (χ :5%) y trazas de *Donatia fascicularis* (χ :1%). Entre las esporas, se observa el reemplazo de *Blechnum*-tipo por la acuática *Isoetes* (χ :18%).

La segunda fase (Me-IIb) transcurre entre 861 y 847 cm, fechada entre 12,200-10,000 años ^{14}C AP (14,500-11,400 años cal. AP), muestra la expansión de *Hydrangea serratifolia* (χ :21%) y abrupto descenso de Mirtáceas (χ :14%). Estos cambios se asocian al aumento en abundancias de indicadores arbóreos, tales como las coníferas (*Podocarpus nubigena*, χ :5% y *Saxegothaea conspicua*, χ :2%). Se observan trazas de *Drimys winteri* y *Tepualia stipularis*. Entre los taxa no arbóreos se observa un aumento de Poaceae (χ :10%) y trazas de Asteraceae, *Donatia fascicularis*, *Astelia pumila* y *Empetrum/Ericaceae*, en concomitancia con el descenso de *Myrteola nummularia* e *Isoetes*, los cuales desaparecen al final de la fase.

Zona Melli-III:

Transcurre entre 846 y 805 cm, con edades entre 10,000-8300 años ^{14}C AP (11,400-9300 años cal. AP). Al comienzo de esta zona se observa una tefra de 12 cm de espesor (entre 832-844 cm). En esta zona se registra el mayor cambio florístico del registro, el cual está marcado por la fuerte expansión del taxón arbóreo *Weinmannia trichosperma* (χ :40%), en concomitancia con la práctica desaparición de todos los taxa arbóreos y no arbóreos presentes en la zona anterior. Sólo especies de Poaceae alcanzan valores de importancia (χ :12%), asociado a *Hydrangea serratifolia* (χ :11%), *Ugni molinae* (χ :5%), Mirtáceas (χ :5%), *Nothofagus* tipo *dombeyi* (χ :3%) y

Aextoxicon/Escallonia (χ :2%). Además se registran trazas de *Podocarpus nubigena* y *Tepualia stipularis*. Destaca la representación de esporas del helecho *Blechnum*-tipo (χ :2,6%) y *Lophosoria quadripinnata* (χ :1,7%).

Zona Melli-IV:

La zona transcurre entre 804 y 773 cm, con edades entre 8300-5800 años ^{14}C AP (9300-6500 años cal. AP). Su inicio se caracteriza por la expansión del bosque Valdiviano, *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata* (χ :20%, cada una), asociados a una abrupta disminución de *Weinmannia trichosperma* (χ :12%) y práctica desaparición de los taxa herbáceos. Como especies leñosas asociadas destacan *Hydrangea serratifolia* (χ :16%), Mirtáceas (χ :5%), trazas de *Nothofagus* tipo *dombeyi* y *Pseudopanax laetevirens*.

Zona Melli-V:

Transcurre entre 772-568 cm y ha sido fechada entre 5800-1500 años ^{14}C AP (6500-1400 años cal. AP). Se distinguieron dos fases: La primera fase polínica (Me-Va) entre 771 y 719 cm, con edades entre 5800-3500 años ^{14}C AP (6500-3700 años cal. AP). Se caracteriza por la disminución de los indicadores de bosque Valdiviano (*Eucryphia* y *Caldcluvia*, χ :11% y 16% respectivamente) y el incremento de una serie de taxa característicos del bosque Nordpatagónico, representados por *Hydrangea serratifolia* (χ :13%), *Nothofagus* tipo *dombeyi* (χ :8%), Mirtáceas (principalmente del tipo *Myrceugenia*, χ :11% y tipo *Amomyrtus*, χ :4%) y *Weinmannia trichosperma* (χ :9%). Se observa además trazas de *Saxegothaea conspicua*, *Podocarpus nubigena*, *Drimys winteri*, *Pseudopanax laetevirens* y *Tepualia stipularis*. Se registra un incremento de los indicadores no arbóreos como las Poáceas (χ :7%) y *Ugni molinae* (χ :2%).

En la segunda fase (Me-Vb: entre 715-600 cm), con edades entre 3500-1500 años ^{14}C AP (3700-1400 años cal. AP) aumentan relativamente los valores del polen no arbóreo, principalmente las Poáceas (χ :15%), *Ugni molinae* (χ :4%) y *Myrteola nummularia* (χ :2%). Entre los indicadores arbóreos se observa un aumento de las Mirtáceas (*Myrceugenia*-tipo χ :15% y *Amomyrtus*-tipo χ :5%) y *Drimys winteri* (χ :2%), asociados a *Hydrangea serratifolia* (χ :10%), *Caldcluvia paniculata* (χ :9%), *Eucryphia cordifolia* (χ :7%), *Nothofagus* tipo *dombeyi* (χ :6%), *Weinmannia trichosperma* (χ :4%). Trazas de *Saxegothea conspicua*, *Podocarpus nubigena*, *Pseudopanax laetevirens*, *Tepualia stipularis* y *Laureliopsis philippiana*.

Zona Melli VI:

Abarca los 86 cm sedimentos más superficiales (entre 500-586 cm). Esta zona registra los últimos 1,500 años ^{14}C (1400 años cal.) y se caracteriza por la reexpansión de *Weinmannia trichosperma* (χ :12%) y la disminución de todos los taxa de la zona anterior, especialmente las Mirtáceas (χ :9%) e *Hydrangea serratifolia* (χ : 8%).

En la Tabla 4 se muestra un resumen con los 3 taxa dominantes (polen arbóreo y no arbóreo) en el porcentaje polínico promedio de cada zona polínica, el porcentaje acumulado de estos taxa codominantes, los rangos de profundidad y de edad radiocarbónica y calendario. Valores altos en la suma de los porcentajes promedios (como en las zonas Melli-I-III-IV) implican bajos porcentajes para los restantes taxa. En contraste, las zonas que presentan menores porcentajes promedios, reflejan una representación mayor de todos los taxa del registro polínico, hecho que se relaciona con un aumento en la riqueza de especies durante estos lapsos (Melli II-V-VI).

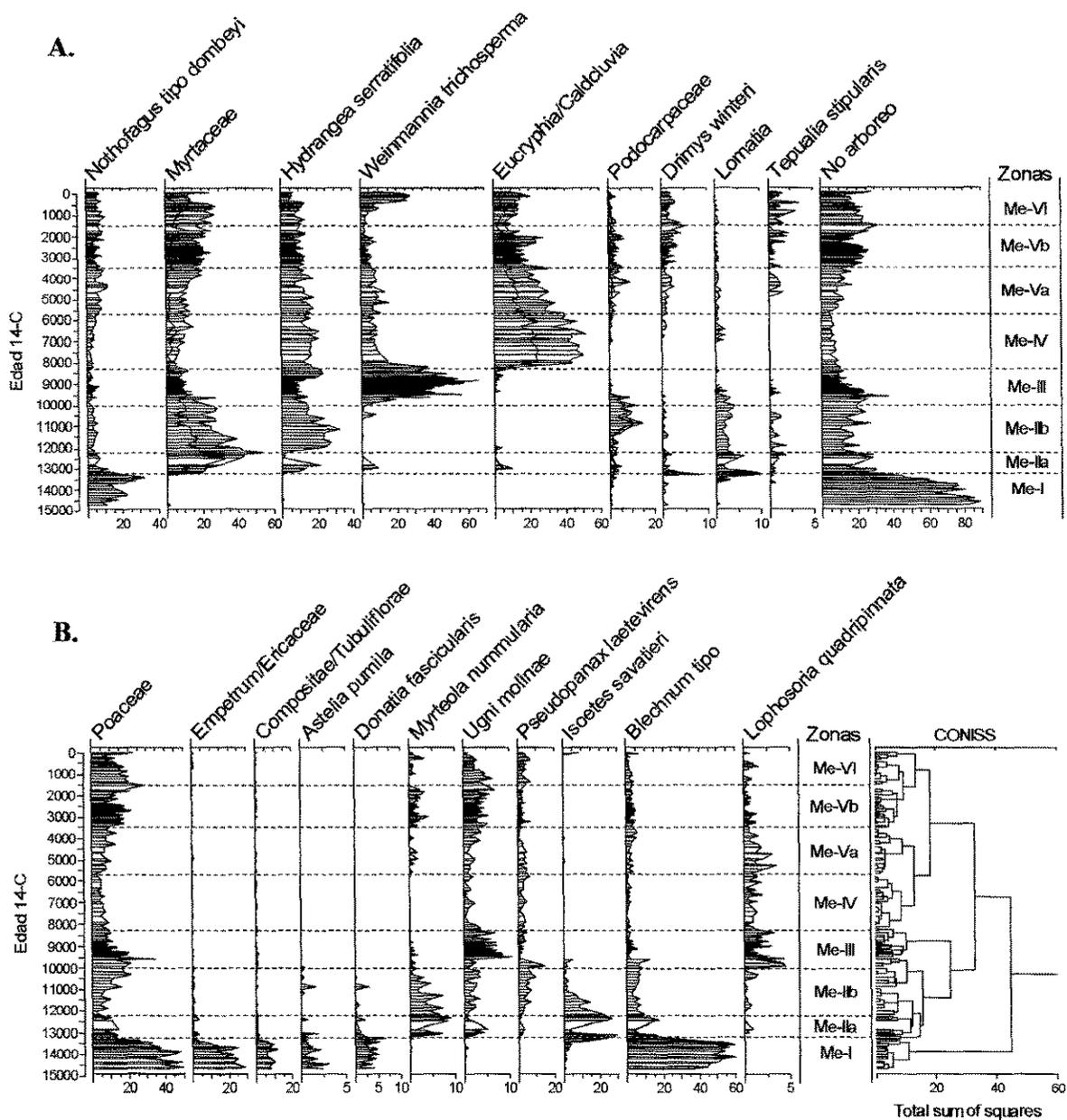


Figura 9: Diagramas de porcentaje polínico del registro Laguna Melli en edad radiocarbónica. **A.** En el panel superior se grafican los taxa arbóreos mejor representados, algunos taxa fueron graficados sumados: las mirtáceas del tipo-*Amomyrtus* (*A. melli* y *A. luma*) y tipo-*Myrceugenia* (*M. planipes*, *M. exsucca*, *M. parvifolia* y *Luma apiculata*), bajo el taxón Myrtaceae, las especies *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*, bajo el taxón *Eucryphia/Caldcluvia* y *Saxegothaea conspicua* y *Podocarpus nubigena*, bajo el taxón Podocarpaceae. **B.** En el panel inferior se observan los taxa no arbóreos y esporas de helechos. Se observa además el dendrograma Coniss que avala las zonas polínicas del registro.

Tabla 4: Resumen de los tres taxa dominantes en cada zona polínica (polen arbóreo y no arbóreo), representados por la suma de sus porcentajes promedios al interior ésta (Σ %).

ZONAS	PROF. (cm)	EDAD ¹⁴ C AP	EDAD CAL. AP	TAXA DOMINANTES	Σ %
Melli I	892-878	14,700-13,200	17,500-16,000	Poaceae – <i>Nothofagus</i> tipo <i>dombeyi</i> – Ericaceae	72.5
Melli IIa	877-862	13,200-12,200	16,000-14,500	Myrtaceae – Poaceae – <i>Nothofagus</i> tipo <i>dombeyi</i>	47.8
Melli IIb	861-847	12,200-10,000	14,500-11,400	<i>Hydrangea</i> – Myrtaceae – Poaceae	58.9
Melli III	846-805	10,000-8300	11,400-9300	<i>Weinmannia</i> – Poaceae – <i>Hydrangea</i>	62.7
Melli IV	804-773	8300-5800	9300-6500	<i>Eucryphia/Caldcluvia</i> – <i>Hydrangea</i> – <i>Weinmannia</i>	67.8
Melli Va	772-719	5800-3500	6500-3700	<i>Eucryphia/Caldcluvia</i> – <i>Hydrangea</i> – Myrtaceae	51.2
Melli Vb	718-587	3500-1500	3700-1400	Poaceae – Myrtaceae – <i>Hydrangea</i>	39.8
Melli VI	586-500	1500-pte.	1400-pte.	Poaceae – Myrtaceae – <i>Weinmannia</i>	41.2

4.4.2. Diagrama de Influjo polínico

En general, se observa una buena correspondencia entre los valores de influjo (Fig. 10) y la distribución de los porcentajes polínicos ya reseñados, a excepción del lapso anterior a 10,000 años ¹⁴C AP (11,400 años cal. AP), cuando se observan muy bajos valores de influjo para todos los taxa. Este lapso corresponde a las zonas Me-I y Me-II, entre 14,700 y 10,000 años ¹⁴C AP (17,500 y 11,400 años cal. AP). Sin embargo, los taxa no arbóreos *Empetrum*/Ericaceae, Compositae, Tundras Magallánicas (*Astelia pumila* y *Donatia fascicularis*) y las esporas de *Isoetes* y tipo-*Blechnum*, presentan

durante este período sus mayores valores de influjo de toda la secuencia, en correspondencia con altos porcentajes polínicos; sugiriendo la dominancia de vegetación abierta durante la colonización del área luego del retroceso glacial.

En la zona Me-III, entre 10,000 y 8300 años ^{14}C AP (11,400 y 9300 años cal. AP) se observa un importante aumento en el influjo de *Weinmannia trichosperma*, en correspondencia con elevados valores de porcentaje polínico del taxón, asociado a trazas de *Ugni molinae*, *Tepualia stipularis*, Compositae y Poaceae. En la zona Me-IV, entre 8300 y 5800 años ^{14}C AP (9300 y 6500 años cal. AP) se observa un aumento en el influjo de *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*, en correspondencia con los elevados valores de porcentaje polínico de ambos taxa.

La zona Me-V está singularizada por un marcado aumento en el influjo polínico de todos los taxa (Fig. 10), siendo el punto más alto en torno a 3000 años ^{14}C AP (~3200 años cal. AP). Este aumento notable en influjo polínico de todos los taxa del registro puede indicar un aumento en la productividad vegetal, así mismo puede estar representando un cambio importante en el ambiente deposicional al interior del lago.

En el techo del registro (Me-VI) correspondiente a los últimos 1,500 años ^{14}C (1,400 años cal.), disminuyen levemente los influjos de la mayoría de los taxa arbóreos y no arbóreos, a excepción de *Weinmannia trichosperma*, *Caldcluvia paniculata*, *Tepualia stipularis* y esporas de la acuática *Isoetes*, probablemente *savatieri*.

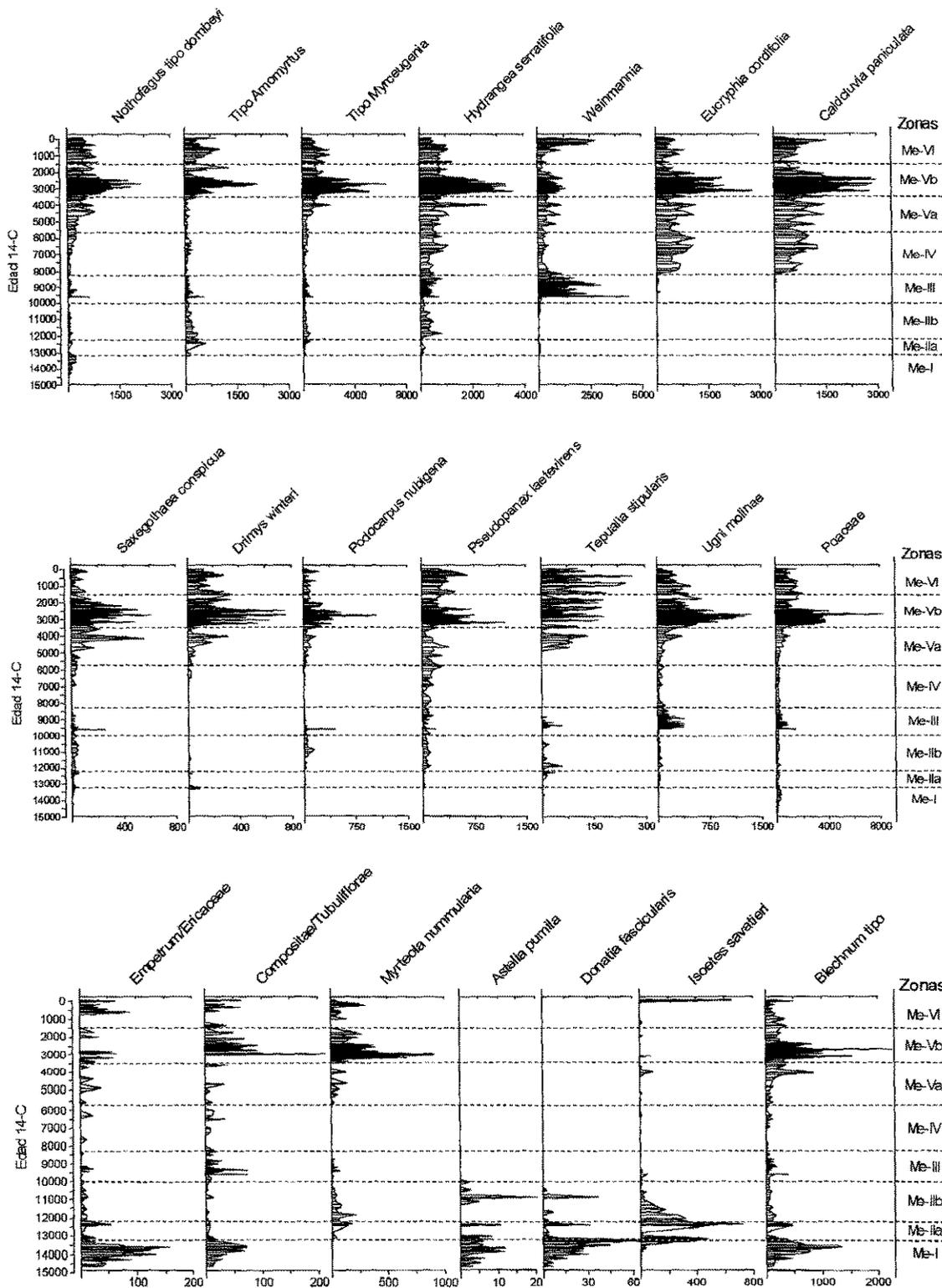


Figura 10: Diagramas de influjo polínico (granos/cm²/año) del registro Laguna Melli en edad radiocarbónica. Notar diferencias en la escala de cada taxa.

4.4.3 Influjo de micropartículas de carbón fósil

La estratigrafía de carbón fósil (Fig. 11) muestra tres pequeños máximos entre 12,200 – 10,000 años ^{14}C AP (14,500 – 11,400 años cal. AP). El mayor influjo de carbón fósil registrado en la columna se observa entre 10,000 – 8300 años ^{14}C AP (11,400 – 9300 años cal. AP), en correspondencia con la zona Me-III que se caracteriza también por la abrupta expansión de *Weinmannia trichosperma* y del helecho *Lophosoria quadripinnata*. Dos nuevos máximos de carbón fósil se observan en las zonas Me-Vb y Me-VI, después de 3500 años ^{14}C AP (3700 años cal. AP). Estos resultados sugieren la presencia de incendios cercanos a Laguna Melli a partir de 12,200 años ^{14}C AP (14,500 años cal. AP). La expansión del tino, *Weinmannia trichosperma*, sería gatillada por un aumento de las perturbaciones locales ocasionadas por eventos de fuego. Este episodio coincide con la depositación de una tefra durante el comienzo del Holoceno, momento que se caracteriza por un importante cambio florístico expresado en el descenso y/o desaparición de taxa característicos del bosque Nordpatagónico con coníferas.

A partir de 3500 años ^{14}C AP (3700 años cal. AP) se observan un aumento en el influjo de carbón fósil, asociado a un aumento en las frecuencias e influjo de Poaceae, los cuales estarían revelando un cambio importante en la vegetación, posiblemente por el aumento de eventos de fuego y el impacto de asentamientos humanos cercanos a Laguna Melli. Asimismo, el último máximo de carbón fósil podría reflejar las altas tasas de deforestación en el sector de Laguna Melli durante épocas recientes.

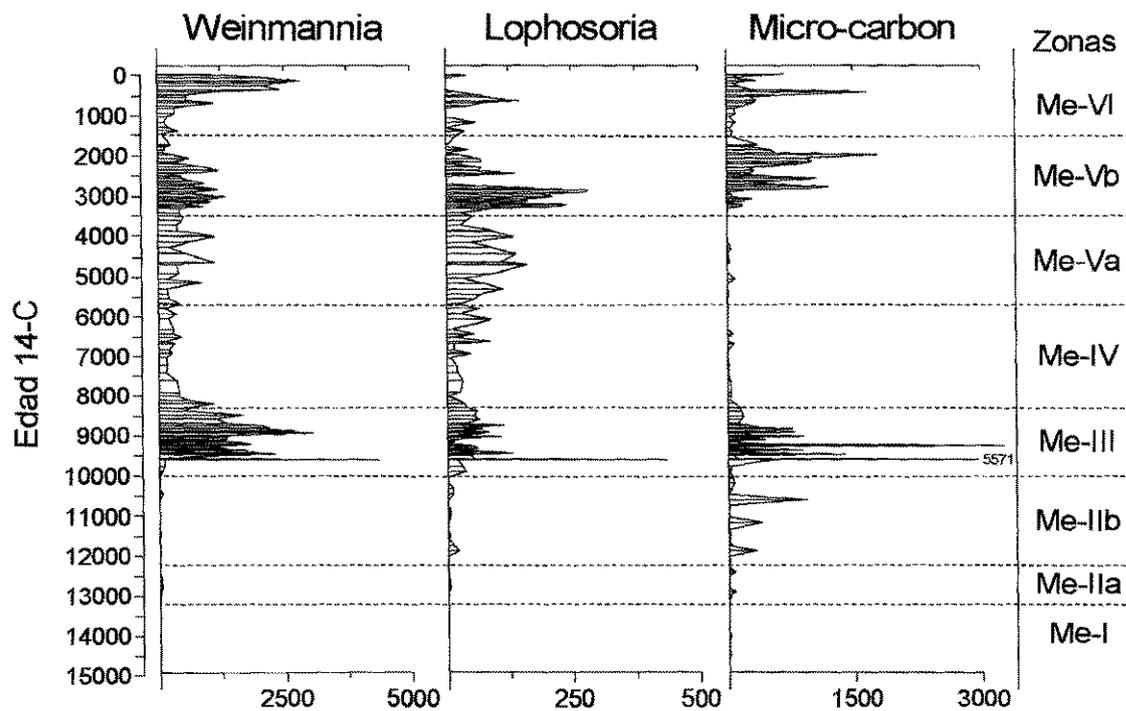


Figura 11: Diagrama de flujo de micropartículas de carbón fósil en edad radiocarbónica. Se grafican además taxa que presentan una estratigrafía similar: *Weinmannia trichosperma* y *Lophosoria quadripinnata*.

4.4.4. Tasas de cambio de la vegetación

La curva tasas de cambio de la vegetación permite evaluar la magnitud/rapidez con que ocurren los cambios de ensambles florísticos en el tiempo. En la figura 12 se registran 6 máximos asociados a cambios rápidos e importantes de la vegetación. i) El mayor y primer cambio se observa a 13,200 años ^{14}C AP (16,000 años cal. AP) con la instauración del bosque en el área, hecho evidenciado por la abrupta disminución de las herbáceas (Poáceas) y expansión de especies arbóreas de Mirtáceas. ii) Asimismo, se ve reflejado en las tasas de cambio el descenso de esta familia; las Mirtáceas disminuyen hacia 12,200 años ^{14}C AP (14,500 años cal. AP), tiempo en que re-expande la liana arbórea *Hydrangea serratifolia*, asociada a las coníferas de la familia Podocarpaceae (*Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua*).

iii) Un tercer máximo ocurre a la par con la abrupta expansión de *Weinmannia trichosperma*, a los 10,000 ^{14}C años AP (11,400 años cal. AP) y posteriormente, iv) el auge de los elementos valdivianos en la región: *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata* a partir de 8300 años ^{14}C AP (9300 años cal. AP).

v) En torno a 3500 años ^{14}C AP (3600 años cal. AP) se observa un cambio en la vegetación asociado a la reexpansión de Mirtáceas y Poaceae, momento en el cual las tasas de cambio se mantienen relativamente altas en el registro. vi) El último máximo del registro, situado a 540 años ^{14}C AP (500 años cal. AP), refleja la reexpansión de *Weinmannia trichosperma*, el cual posiblemente puede estar relacionado con una mayor perturbación humana en la región.

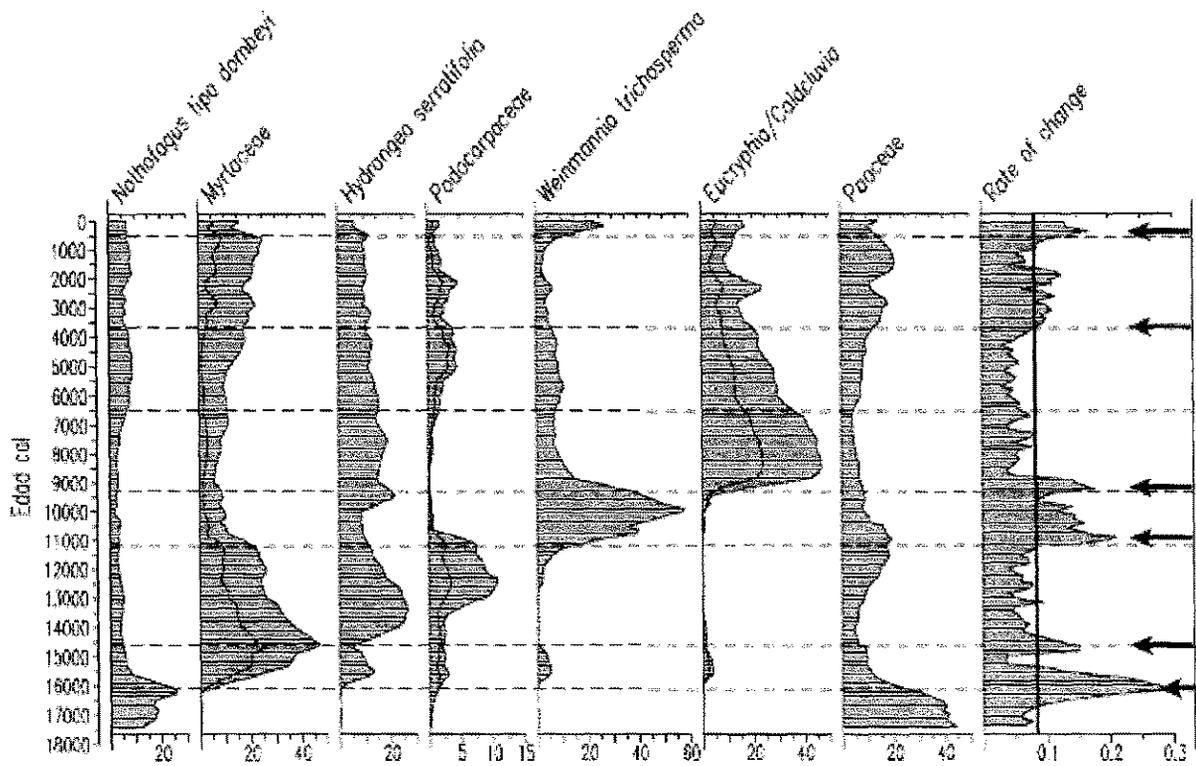


Figura 12: Tasas de cambio de la vegetación. Se grafican conjuntamente los porcentajes de frecuencia de los taxa mejor representados en el registro de Laguna Melli, el nivel basal de cambios como línea negra y con flechas negras se indican los máximos de tasas de cambio. Notar la diferencia en la edad en años calendario.

4.5. Interpretación paleoclimática del registro Laguna Melli

La cronología, estratigrafía y análisis de polen y carbón fósil del registro Laguna Melli permiten afirmar la rápida instauración de la vegetación no arbórea cercana al sitio de estudio luego del retroceso glacial. Tres pulsos de calentamiento se registran durante la transición glacial-postglacial: 14,700 – 13,200 – 10,000 años ^{14}C AP (17,500 – 16,000 – 11,400 años cal. AP). Los altos porcentajes de polen no arbóreo entre 14,700 y 13,200 años ^{14}C AP (17,500 y 16,000 años cal. AP) sugieren un paisaje abierto, con predominio de tundras, turberas y praderas húmedas de Ericáceas, Poáceas y helechos. Los altos niveles de densidad y porcentaje de sedimentos inorgánicos y la presencia del elemento subantártico (cojines de tundras magallánicas), sugieren altos niveles de precipitación y bajas temperaturas. Actualmente, la formación de tundras magallánicas se desarrolla en las cimas de la Cordillera de la Costa de la isla y Región de los Canales, por lo que su presencia a nivel del mar, entre 14,700 y 13,200 años ^{14}C AP (17,500 y 16,000 años cal. AP), evidencia el descenso altitudinal y avance latitudinal que experimentó esta formación vegetal durante este período y posiblemente durante el UMG.

El mayor cambio florístico (rapidez/magnitud) observado en el parámetro tasas de cambio, ocurre a 13,200 años ^{14}C AP (16,000 años cal. AP) y corresponde al cierre del dosel arbóreo por la instauración de las Mirtáceas, familia arbórea dominante actualmente en los bosques templados. Este evento sugiere un aumento de las temperaturas, asociado con la disminución de las precipitaciones, en comparación con el UMG. De todos modos, un clima húmedo domina el lapso, ya que posteriormente, se registra la expansión de las coníferas *Saxegothaea conspicua* y *Podocarpus nubigna*, *Tepualia stipularis*, trazas de

tundras magallánicas y del helecho acuático sumergido *Isoetes savatieri*, entre 12,200-10,000 años ¹⁴C AP (14,500 - 11,400 años cal. AP).

Desde el inicio del Holoceno a partir de 10,000 años ¹⁴C AP (11,400 años cal. AP) se registra una tendencia hacia condiciones más cálidas y secas, proceso evidenciado por la desaparición de los elementos adaptados al frío, como los del bosque Nordpatagónico con coníferas, turberas, tundras y acuáticas y su reemplazo por árboles más termófilos, indicadores de bosque Nordpatagónico, tal como *Weinmannia trichosperma*, seguido del auge de indicadores de bosque Valdiviano, como *Caldcluvia paniculata* y *Eucryphia cordifolia*. Los elevados valores de porcentajes e influjo de estos taxa valdivianos, sub-representados en la lluvia de polen actual, sugieren cambios sustanciales del paisaje forestal, en comparación con la vegetación moderna del área de estudio. Actualmente son muy escasos bosques exclusivos de tino, asociado a arbustos de sitios abiertos, como *Ugni molinae* y hierbas como las Poáceas, por lo que las condiciones ambientales debieron ser bastante singulares. Eventualmente, el importante aumento en las frecuencias de incendios locales cercanos a laguna Melli entre 10,000 y 8300 años ¹⁴C AP (11,400 - 9300 años cal. AP) y la depositación de la ceniza volcánica a nivel regional habrían retrotraído al bosque a etapas de colonización temprana. Esta hipótesis es coherente con la abrupta expansión de *Weinmannia trichosperma*, taxa pionero, sombra intolerante y característico de sitios con perturbación a gran escala.

Las especies indicadores de bosque Valdiviano *Caldcluvia paniculata* y *Eucryphia cordifolia* expandieron en el área de estudio de manera abrupta a 8300 años ¹⁴C AP (9300 años cal. AP), a juzgar por las elevadas tasas de cambio. Considerando que estos taxa se encuentran sub-representados en la lluvia de polen actual, su abundancia en

los espectros de polen fósil que representa un importante cambio florístico del bosque, con respecto al paisaje actual. El centro de la Isla Grande de Chiloé representa actualmente el límite austral de distribución del bosque valdiviano, encontrándose sólo pequeñas poblaciones discontinuas de ulmo, *Eucryphia cordifolia*, cercanas al área de estudio. Por lo tanto, el lapso entre 10,000 y 5800 años ^{14}C AP (11,400 y 6500 años cal. AP) representaría el período más cálido y seco de los últimos 14,700 años ^{14}C AP (17,500 años cal. AP).

A partir de 5800 años ^{14}C AP (6500 años cal. AP) se observa una tendencia de disminución de los indicadores valdivianos y expansión del bosque Nordpatagónico dominado por Mirtáceas, *Drimys winteri* y coníferas tales como *Saxegothaea conspicua* y *Podocarpus nubigena*, junto a bajas abundancias del elemento valdiviano. Este hecho sugiere reinstauración de condiciones más lluviosas y frías en el área de estudio. A partir de 3500 años ^{14}C AP (3600 años cal. AP) los indicadores polínicos exhiben alta variabilidad, mayores tasas de cambio, incrementos de la diversidad de taxa polínicos (porcentaje acumulado de los tres taxa dominantes del registro) y máximos valores de influjo. Estas condiciones revelan una mayor variabilidad climática que posibilitaría la mezcla de elementos de distintos hábitat, tanto valdivianos como nordpatagónicos. Tales condiciones climáticas, asociadas a un aumento en la frecuencia de incendios en la región y a la presencia de taxa característicos de perturbación humana como *Weinmannia trichosperma*, Asteráceas y Poáceas, se encuentran relacionadas con la recurrencia de veranos más secos, que permitiría la coexistencia de taxa con requerimientos climáticos y ecológicos diferentes.

5. DISCUSIÓN

Los grandes cambios vegetacionales registrados en Chile central-sur durante el tardiglacial y Holoceno (últimos 14,700 años ^{14}C AP) evidencian el impacto asociado a variaciones en el régimen de lluvias debido a fluctuaciones del cinturón de vientos del oeste durante el pasado (Abarzúa *et al.*, 2004; Ashworth *et al.*, 1991; Caviedes, 1972; Heusser, 1984, 1989; Lamy *et al.*, 2001; Maldonado & Villagrán, 2002; McCulloch *et al.*, 2000; Moreno, 2004; Moreno & León, 2003; Villa-Martínez *et al.*, 2003; Villagrán, 1985, 2001). El registro de Laguna Melli, Isla Grande de Chiloé sugiere un patrón de cambios a escala multimilenial del CVW: 1) Entre 14,700 y 10,000 años ^{14}C AP (17,500 – 11,400 años cal. AP) prevalecieron regímenes muy lluviosos, asociados a una intensificación y posición desplazada hacia el norte del CVW. 2) Entre 10,000 y 5800 años ^{14}C AP (11,400 – 6500 años cal. AP) las precipitaciones fueron menores que las actuales, en concomitancia con un estrechamiento y/o desplazamiento hacia el sur del CVW, en al menos 2 grados de latitud, considerando que su actual centro de influencia alcanza los 38°S. 3) A partir de 5,800 años ^{14}C AP (6500 años cal. AP) aumentan nuevamente las precipitaciones y hacia 3500 años ^{14}C AP (3600 años cal. AP) se establecerían las condiciones modernas asociadas a un CVW en su posición actual y un aumento sustancial en la variabilidad climática.

En la Isla Grande de Chiloé, los registros palinológicos de Laguna Tahui (Abarzúa *et al.*, 2004, Fig. 11) y Laguna Pastahué (Villagrán, 1985) son concordantes con el escenario paleoclimático-vegetacional inferido para Laguna Melli. Los tres registros muestran la rápida expansión de la vegetación, luego del retroceso de los glaciares,

establecido alrededor de ~14,700 años ^{14}C AP (Denton *et al.*, 1999a), evento asociado a un incremento de 5-6° C de las temperaturas de la región. El clima imperante durante la etapa pionera de colonización puede ser interpretado como húmedo y todavía frío, como lo sugiere la presencia de taxa de tundras magallánicas y predominio de vegetación abierta. Actualmente, esta formación vegetal se desarrolla en sitios donde existen fuertes tormentas de viento, precipitaciones que exceden los 4000 mm anuales y temperaturas medias anuales que no sobrepasan los 8°C. La presencia de tundras en el sur de Chiloé, durante 14,700 y 13,200 años ^{14}C AP (17,500 - 16,000 años cal. AP), testimonia los descensos altitudinales y avances latitudinales que experimentó esta formación vegetal desde el UMG, cuando cubrió los sectores bajos no glaciados de la Región de los Lagos (Heusser *et al.* 1999; Moreno *et al.*, 1999; Villagrán, 1988, 1990, 2001).

El retroceso de la vegetación abierta y la instauración del bosque Nordpatagónico, dominado por Mirtáceas a los 13,200 años ^{14}C AP (14,500 años cal. AP) ha sido observada en los registros de la Isla Grande de Chiloé y corresponde al mayor cambio florístico registrado durante el período estudiado. Este evento se encuentra asociado a una sostenida tendencia de aumento de los porcentajes de materia orgánica en el registro obtenido en laguna Melli y en laguna Tahui. Si la tendencia de calentamiento iniciada al término de la edad glacial fue sostenida durante todo el Tardiglacial o hubo pequeñas reversiones de las temperaturas es un tema controversial en la literatura paleoclimática (Ashworth & Markgraf, 1989; Ariztegui *et al.*, 1997; Bennett *et al.*, 2000; Heusser, 1989; Mercer, 1976, Moreno, 2000, 2004; Moreno & León, 2003). En Chiloé, los registros de las lagunas Melli, Tahui y Pastahué no exhiben cambios sustanciales en los porcentajes e influjos polínicos de los taxa durante este tiempo. Un pequeño incremento en las

frecuencias de dos coníferas (*Podocarpus nubigena*, hasta 11%, χ :4,5%; *Saxegothaea conspicua*, hasta 4%, χ :2,2%), no asociado a incrementos de sus respectivos influjos, pareciera ser un argumento insuficiente como para postular reversiones, además considerando que ambas coníferas son componentes importantes del sotobosque del tipo forestal Nordpatagónico moderno y la especie dominante (*P. nubigena*) se encuentra sobre-representada en la lluvia de polen. Alternativamente, la relativamente tardía representación de ambas coníferas puede representar una consecuencia del proceso sucesional en la dinámica forestal, por tratarse de especies sombra tolerantes (Veblen & Ashton, 1978; Veblen & Alaback, 1996), cuando el bosque adquiere dosel cerrado, como lo sugiere la tendencia de disminución del polen no arbóreo y el aumento de polen de lianas de bosque, como *Hydrangea serratifolia*, que regeneran bajo dosel.

Las condiciones frío/húmedas características de la transición glacial-postglacial, asociadas a un CVW intensificado y desplazado hacia el norte, contrastan fuertemente con el importante cambio de la vegetación y el clima registrado a partir de 10,000 años ^{14}C AP (11,400 años cal. AP). La rápida expansión de *Weinmannia trichosperma* asociada a un aumento importante en la frecuencia de incendios locales, revela un cambio del paisaje a nivel regional, como lo evidencia su ocurrencia en variados registros de la Región de los Lagos (Heusser, 1994; Villagrán 1985; Moreno, 2000, 2004, Moreno & León, 2003), además de la consideración de que se trata de un taxa equilibradamente representado en la lluvia de polen. Las posibles fuentes de ignición fueron tormentas eléctricas, volcanismo y temprana ocupación humana. Los registros de micropartículas de carbón fósil de la Región de los Lagos muestran un aumento considerable en la frecuencia de incendios locales cercanos a ~10,000 años ^{14}C AP (11,400 años cal. AP),

asimismo los registros palinológicos evidencian importantes cambios vegetacionales, asociados a la expansión de *Weinmannia trichosperma*. Estas evidencias sugieren para el límite Pleistoceno-Holoceno una variación sustancial del clima de la región, asociados principalmente a temperaturas en ascenso y disminución de las precipitaciones que favorecerían la ocurrencia de incendios locales (Heusser, 1966; Heusser, 1994; Heusser *et al.*, 1999; Moreno & León, 2003; Moreno, 2004). Otra evidencia, no excluyente, para la instauración de un bosque de *Weinmannia trichosperma* durante el comienzo del Holoceno es la depositación de la tefra de 9600 años ¹⁴C AP, documentada en amplias áreas de la región de los Lagos. El impacto de una erupción volcánica en la vegetación es de tipo catastrófico, modificando principalmente las condiciones edáficas y consecutivamente la composición de la vegetación (Veblen & Ashton, 1978). El efecto de tipo ecológico de la depositación de una ceniza volcánica se superpondría con la variación del clima comenzada 400 años antes, amplificando su señal y modulando un cambio del paisaje de gran magnitud. El establecimiento del bosque de tino presenta características intrínsecas que favorecerían su persistencia y dominancia: puede cambiar los regímenes de perturbación favoreciendo la inflamabilidad e incendios, regenera en claros, principalmente en sitios perturbados e incluso es la angiosperma más longeva del bosque templado (hasta ~730 años) (Lusk, 1996, 1999).

Un escenario vegetal pionero de esta naturaleza también habría favorecido una mayor recurrencia de incendios locales provocados por el hombre. La temprana presencia de asentamientos humanos en la región es un tema en discusión dado a los escasos datos arqueológicos existentes. Sólo el sitio Monte Verde en Llanquihue (Pino & Dillehay, 1988) tiene una edad de 12,500 años ¹⁴C AP. Sin embargo, las perturbaciones

vegetacionales ocasionadas por incendios a partir de ~12,000 años ^{14}C AP (14,500 años cal. AP) en Laguna Melli podrían evidenciar esta fuente de ignición, aunque los sitios arqueológicos descritos a la fecha para la Región de los Lagos son relativamente recientes, con edades basales de 5500 años ^{14}C AP en Piedra Azul, Seno de Reloncavi (Gaete *et al.*, 2000) y 5000 años ^{14}C AP en Puente Quilo, NW Isla Grande de Chiloé (Ocampo y Rivas, 2003).

Los elementos más termófilos del bosque valdiviano: *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata* expanden a partir de 8300 años ^{14}C AP (9300 años cal. AP) en Laguna Melli (42°46' S), concordantemente con Laguna Tahui (42°50' S). También ha sido registrada, aunque con cronologías diferentes, en un registro situado al sur, Puerto Carmen (43°15' S, Villagrán, 1990) y en otros registros del norte de Chiloé (Laguna Pastahué, 42°22' S, Villagrán, 1985) y Llanquihue (Huelmo 41°31' S y Lago Condorito 41°45' S; Moreno & León, 2003; Moreno, 2004). La extensión hacia el sur del área de distribución del bosque Valdiviano (representado por *Eucryphia/Caldcluvia*), abarcando el extremo sur de la Isla Grande de Chiloé, durante 8300 y 5800 años ^{14}C AP, revela condiciones más cálidas y menores precipitaciones.

El dramático cambio en la composición de la vegetación y del clima que documentan los espectros polínicos de la Región de los Lagos, durante 10,000 – 5800 años ^{14}C AP, es consistente con un debilitamiento de la influencia del CVW en la región y su concomitante desplazamiento hacia el sur (Lamy *et al.*, 2001). Probablemente, este evento estaría asociado a un reforzamiento de la influencia del Anticiclón del Pacífico Sur, con aumento de las temperaturas y aridez del verano en la región, tendencia que contrasta con el clima actual del área de estudio, dominada por el Bosque

Nordpatagónico. De acuerdo a nuestra hipótesis, si la Región de los Canales no exhibe cambios vegetales importantes durante la transición glacial-postglacial (Lumley & Switsur, 1993; Bennett *et al.*, 2000), significaría que no existieron diferencias importantes en las precipitaciones del período. Sin embargo, variaciones en la comunidad de Quironómidos presentes en los registros de la Región de los Canales (Massaferro & Brooks, 2002), revelarían variaciones en la productividad de los lagos y a cambios en la temperatura del aire, asociadas al movimiento hacia el sur del CVW y a un reforzamiento Anticiclón. Estas pequeñas variaciones de las precipitaciones y temperaturas pudieron afectar la región al sur de 44° S durante gran parte del Holoceno. Nuestros resultados para laguna Melli, nos permiten postular que la Región de los Lagos constituye el límite sur de la influencia de tipo mediterránea durante el lapso 10,000 y 5800 años ¹⁴C AP.

A partir de 5800 años ¹⁴C AP en la Isla Grande de Chiloé se registra una tendencia hacia condiciones relativamente más húmedas y frías, evidenciado por una mezcla de elementos nordpatagónicos en aumento y elementos valdivianos en descenso. Asimismo, se ha documentado en el registro de laguna Tahui una fase de transgresión lacustre hacia ~6000 años ¹⁴C AP (Abarzúa *et al.*, 2004) y avances neoglaciales en Chiloé continental hacia ~7000 años ¹⁴C AP (Moreno, comm. pers.). No obstante, a partir de 3500 años ¹⁴C AP se establece una situación de alta riqueza y diversidad de taxa, con altos valores de porcentaje e influjo de taxa con distintos requerimientos ecofisiológicos. La presencia conjunta de elementos Valdivianos, Nordpatagónicos, turberas, praderas constituyen una mezcla singular, sin precedentes en períodos anteriores, y sugieren un aumento importante en la heterogeneidad ambiental y climática (Lusk, 1996). Estas condiciones climáticas y vegetacionales sugieren un CVW desplazado hacia su condición actual, con

montos de precipitaciones y de temperaturas cercanos a los que se desarrollan hoy en el área de estudio. En tal escenario habría tenido injerencia un régimen de perturbaciones locales, con mayor frecuencia de incendios cercanos a la laguna Melli, provocando cambios en las asociaciones vegetales. Es posible que tal situación se encuentre relacionada con el inicio de un régimen de variabilidad climática de alta frecuencia y magnitud, como la asociada al fenómeno ENOS (El Niño - Oscilación del Sur) y/o mayor incidencia de veranos secos favorables a fuego. De acuerdo a la literatura, ENOS se habría instaurado alrededor de 6000 años ^{14}C AP e intensificado a partir de 3000 años ^{14}C AP (Rodbell *et al.*, 1999; Sandweiss *et al.*, 2001; Moy *et al.*, 2002; Villa-Martínez *et al.*, 2003). De acuerdo a Montecinos & Aceituno (2003), en la Región de los Lagos ENOS se expresa en un aumento en la sequía estival durante los años Niño.

Se puede concluir que las condiciones climáticas que influyen en la distribución moderna del bosque chilote se habrían instaurado durante los tres últimos milenios del Holoceno. Las elevadas tasas de cambio de la vegetación características del último milenio muestran similitudes con las observadas durante la transición Pleistoceno-Holoceno, lapso asociado a importantes perturbaciones ocasionadas por fuego y vulcanismo. Actualmente, el bosque remanente en la Isla Grande de Chiloé se encuentra fuertemente perturbado por efecto humano. La excesiva extracción de leña para combustible y el fuego ha modificado considerablemente el paisaje ejerciendo un fuerte impacto en las comunidades y asociaciones vegetales modernas.

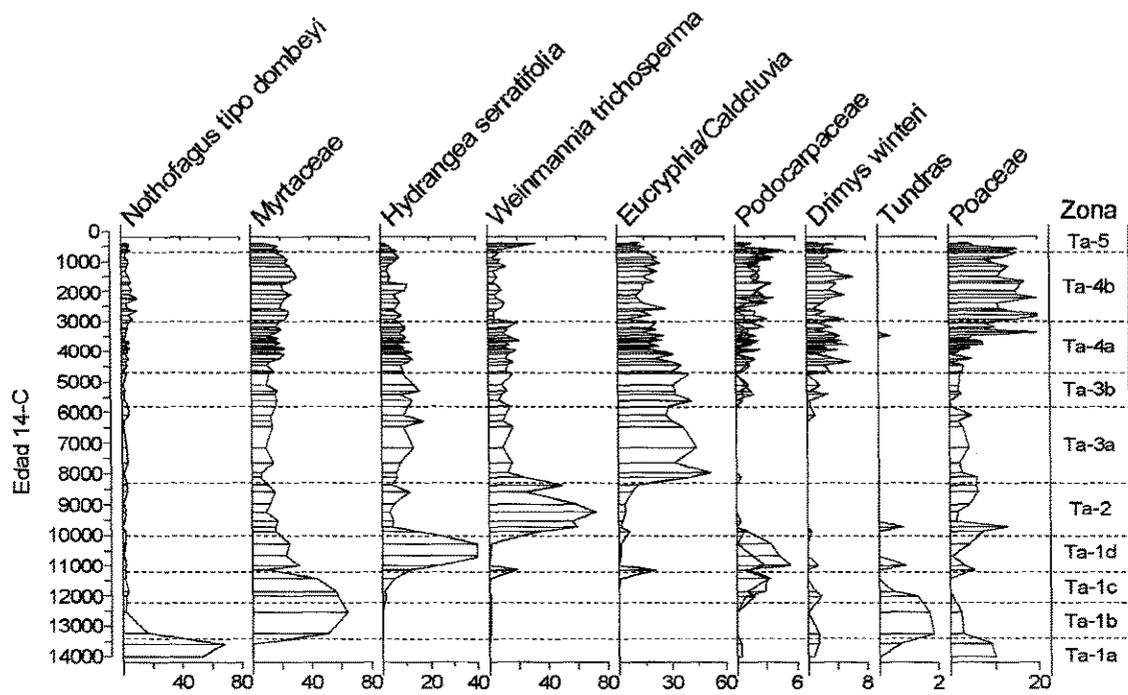


Figura 13: Diagrama resumido de porcentajes polínicos de taxa arbóreos y no arbóreos en Laguna Tahui (Abarzúa *et al.*, 2004).

CONCLUSIONES

El registro de alta resolución temporal en Laguna Melli, ubicada en el límite sur del bosque Valdiviano, y su comparación con otros registros de la Región de los Lagos, permiten reconstruir la historia de los bosques templado-lluviosos del sur de la Isla Grande de Chiloé desde el término de la última glaciación, y relacionarla con cambios climáticos y perturbaciones de diferentes magnitudes y escalas temporales.

- La composición de especies y abundancias de la vegetación del área de estudio se encuentra bien representada en la lluvia de polen contenida en los suelos y sedimentos superficiales de Laguna Melli, de manera que es posible hacer inferencias sobre los cambios vegetales y climáticos pasados sobre la base de los espectros polínicos fósiles.
- La vegetación no arbórea de turberas y tundras, asociada a bosquetes de *Nothofagus*, expandió rápidamente a partir de 14,700 años ¹⁴C AP, bajo condiciones climáticas muy frías y lluviosas, asociadas a un CVW desplazado hacia el norte.
- A partir de 13,200 años ¹⁴C AP ocurre un aumento sustancial del dosel arbóreo y la dominancia de los elementos de bosque Nordpatagónico/Subantártico en la región.
- La abrupta expansión de *Weinmannia trichosperma* entre 10,000 y 8300 años ¹⁴C AP se encuentra asociada al marcado aumento de las perturbaciones ocasionadas por incendios y a un evento volcánico de tipo catastrófico a escala regional.

- La expansión de los taxa valdivianos *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*, entre 8300 y 5800 años ¹⁴C AP, se encuentran relacionados con un CVW desplazado hacia el sur y, probablemente, con una fuerte sequía estival generada por el reforzamiento del Anticiclón del Pacífico. El período entre 10,000 y 5800 años ¹⁴C AP representaría el evento más cálido-seco del último ciclo glacial-postglacial marcado por mayor influencia de un clima de tipo mediterráneo hacia el sur de la Isla Grande de Chiloé.
- Una tendencia hacia condiciones relativamente más frías y lluviosas se desarrolló a partir de 5800 años ¹⁴C AP. Hacia 3500 años ¹⁴C AP incrementó la diversidad vegetal y las perturbaciones ocasionadas por fuego. Probablemente, este escenario se relacione con el comienzo de variabilidad de las precipitaciones de alta frecuencia y magnitud de tipo El Niño.
- La actual composición florística y distribución de los bosques australes de Sudamérica es consecuencia de cambios climáticos recientes, asociados principalmente a la posición del CVW, a la influencia del Anticiclón del Pacífico y al inicio de variabilidad climática de tipo El Niño.

7. REFERENCIAS

- Abarzúa, A.M., Villagrán, C. & Moreno, P.I., 2004, "Deglacial and postglacial climate history in east-central Isla Grande de Chiloé, southern Chile (43°S)", aceptado en *Quaternary Research*.
- Aravena, J.C., Carmona, M.R., Pérez, C.A. & Armesto, J., 2002, "Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence in northern Chiloé Island, Chile", *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 339-360.
- Ariztegui, D., Bianchi, M.M., Masferro, J., Lafargue, E. & Niessen, F., 1997, "Interhemispheric synchrony of late-glacial climatic instability as recorded in proglacial Lake Mascardi, Argentina", *Journal of Quaternary Science* 12(4): 333-338.
- Andersen B.G, Denton, C.J. & Lowell, T.V., 1999, "Glacial geomorphologic maps of Llanquihue drift in the area of southern Lake District, Chile", *Geografiska Annaler*, Vol. 81A, No. 2: 155-166.
- Ashworth, A. & Markgraf, V., 1989, "Climate of the Chilean channels between 11,000 to 10,000 yr B.P. based on fossil beetle and pollen analyses", *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 61-74.
- Ashworth, A., Markgraf, V. & Villagrán, C., 1991, "Late Quaternary climatic history of the Chilean Channels based on fossil pollen and beetle analyses, with an analysis of the modern vegetation and pollen rain", *Journal of Quaternary Science* 6 (4): 279-291.
- Bennett, K.D., Haberle, S.G. & Lumley, H., 2000, "Last Glacial-Holocene Transition in Southern Chile", *Science* 290: 325-328.
- Carrillo, R.F., 1990, "Relación lluvia de polen/vegetación en la Cordillera de Piuchué, Isla Grande de Chiloé", Tesis, *Universidad Austral de Chile*, Valdivia, Chile.
- Caviedes, C.N., 1972, "Geomorfología del Cuaternario del valle Aconcagua, Chile Central", *Freiburger geographische* 11: 153.
- Cottam, G. & Curtis, J., 1956, "The use of distance measures in phytosociological sampling", *Ecology*, 37, 451 – 460.

- Denton, G.H., Heusser, C.J., Lowel, T.V., Moreno, P.I., Andersen, B.G., Heusser, Linda E., Schlüchter, C. & Marchant, D.R., 1999a, "Interhemispheric linkage of paleoclimate during the Last Glaciation", *Geografiska Annaler* 81 A:107-153.
- Denton, G.H., Lowel, T.V., Heusser, C.J., Schlüchter, C., Andersen, B.G., Heusser, Linda E., Moreno, P.I. & Marchant, D.R., 1999b, "Geomorphology, stratigraphy, and radiocarbon chronology of Llanquihue drift in the area of the southern Lake District, Seno de Reloncavi, and Isla Grande de Chiloé", *Geografiska Annaler* 81 A: 167-230.
- Di Castri, F. & Hajek, E.R., 1976, "Bioclimatología de Chile", *Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile, Santiago*.
- Fægri, K. & Iversen, J., 1989, *Textbook of pollen analysis*, John Wiley & Sons Ltd., London, United Kingdom. 327pp.
- Jacobson, G.L.J., Webb, T.I. & Grimm, E.C., 1987, "Patterns and rates of vegetation change during the deglaciation of eastern North America", In *North America During Deglaciation*, Ruddiman WF, Wright HEJ (eds.). The Geology of North America. Geological Society of America. Boulder Co: USA; 277–288.
- Gaete, N., Navarro X., Constantinescu, F., Mera, R., Selles, D., Solari, M.E., Vargas, M.L., Oliva, D. & Durán, L., 2000, "Una Mirada al Modo de Vida Canoero del Mar Interior desde Piedra Azul", Precirculado Simposio Ocupaciones Iniciales de Cazadores Recolectores en el Sur de Chile (Fuego Patagonia y Araucanía), XV *Congreso de Arqueología Chilena*, Arica 2000.
- Grabandt, R.A.J., 1985, "Pollen rain in relation to vegetation in the Colombian Cordillera Oriental", *Amsterdam*, 1-109.
- Grimm, E., 1987, "CONISS: a fortran 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares", *Computers and Geosciences* 219: 1429-1432.
- Hall, S., 1981, "Deteriorated pollen grains and the interpretation of Quaternary pollen diagrams", *Review of Palaeobotany and Palinology* 32: 193-206.
- Heusser, C.J. & Flint, R.F., 1977, "Quaternary glaciations and environments of northern Isla Grande de Chiloé, Chile", *Geology* 5, 305-308.

- Heusser, C.J., Heusser, L.E. & Lowel, T.V., 1999, "Paleoecology of the southern Chilean Lake District- Isla Grande de Chiloé during middle-Late Llanquihue glaciation and deglaciation", *Geografiska Annaler Series A- Physical Geography* 81: 231-284.
- Heusser, C.J., 1966, "Late-Pleistocene pollen diagrams from the Province of Llanquihue, southern Chile", *Proceedings of the American Philosophical Society* 110: 269-305.
- Heusser, C.J., 1971, "Pollen and spores of Chile, Modern Types of the Pteridophyta, Gymnospermae, and Angiospermae", *The University of Arizona Press, USA*.
- Heusser, C.J., 1984, "Late Quaternary climates of Chile", en: *Late Cenozoic Paleoclimates of the Southern Hemisphere* (J.C. Vogel, Ed): 59-83, Balkema, Rotterdam.
- Heusser, C.J., 1989, "Southern Westerlies during the Last Glacial Maximum", *Quaternary Research*, 31: 423-425.
- Heusser, C.J., 1991, "Biogeographic evidence for Late Pleistocene paleoclimate of Chile", *Bamberg Geographische Schriften*, 11: 257-270.
- Heusser, C.J., 1994, "Paleoindians and fire during the late Quaternary in southern South America", *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 435-443.
- Hoganson, J.W. & Ashworth, A.C., 1992, "Fossil beetle evidence for climatic change 18,000-10,000 years B.P. in South-Central Chile", *Quaternary Research* 37: 101-116.
- Holdgate, M.W., 1961, "Vegetation and soils in the south Chilean islands", *Journal of Ecology*, 49 (3).
- Hollin, J.T & Schilling, D.H., 1981, "Late Wisconsin-Weichselian mountain glaciers and small ice caps", In: Denton, G.H. & Hughes, T.J. (eds), *The Last Great Sheets*, 179-206. Wiley, New York.
- Lamy, F., Hebbelm, D., Rohl, U. & Wefer, G., 2001, "Holocene rainfall variability in southern Chile: a marine record of latitudinal shifts of the southern Westerlies", *Earth and Planetary Science Letters* 185: 369-382.

- Lumley, S. & Switsur, R., 1993, "Late Quaternary chronology of the Taitao Peninsula, southern Chile", *Journal of Quaternary Science* 8 (2): 161-165.
- Lusk, C., 1996, "Gradient analysis and disturbance history of temperate rain forest of the coast range summit plateau, Valdivia, Chile", *Revista Chilena de Historia Natural*, 69: 401-411.
- Lusk, C., 1999, "Long-lived light-demanding emergents in southern temperate forest: the case of *Weinmannia trichosperma* (Cunoniaceae) in Chile", *Plant Ecology* 140: 111-115.
- Maldonado, A. & Villagrán, C., 2002, "Paleoenvironmental Changes in the Semiarid Coast of Chile (~32S) during the Last 6200 cal Years Inferred from a Swamp-Forest Pollen Record", *Quaternary Research* 58: 130-138.
- Massaferro, J. & Brooks, S.J., 2002, "Response of chironomids to Late Quaternary environmental change in the Taitao Peninsula, southern Chile", *Journal of Quaternary Science* 17: 101-111.
- Markgraf, V., 1989, "Reply to C. J. Heusser's 'Southern Westerlies during the last maximum', *Quaternary Research* 31: 426-432.
- Markgraf, V., 1991, "Late Pleistocene environmental and climatic evolution in southern South America", *Bamberg Geographische Schriften Bd.* 11: 271-281.
- Mercer, J. H., 1976, "Glacial History of Southernmost South America", *Quaternary Research* 6, 125-166.
- Montecinos, A. & Aceituno, P., 2003, "Seasonality of the ENSO-related rainfall variability in central Chile and associated circulation anomalies", *American Meteorological Society* 16: 281-296.
- Moreno, P.I., Lowell, T.V., Jacobson, G.L. & Denton, G.H., 1999, "Abrupt vegetation and climatic changes during the Last Glacial Maximum and last termination in the Chilean lake district: a case study from Canal de la Puntilla (41°S)", *Geographiska Annaler* 81 A: 285-311.
- Moreno, P.I., 2000, "Climate, fire and vegetation between about 13,000 and 9200 ¹⁴C yr B.P. in the Chilean lake district", *Quaternary Research* 54: 81-89.

- Moreno, P.I. & León, A.L., 2003, "Abrupt vegetation changes during the last glacial-Holocene transition in mid-latitude South America", *Journal of Quaternary Science* 18 (8): 787-800.
- Moreno, P.I., 2004, "Millennial-scale climate variability in northwest Patagonia over the last 15000 yrs", *Journal of Quaternary Science* 19(1): 35-47.
- Moy, C.M., Seltzer, G.O., Rodbell, D.T., & Anderson, D.M., 2002, "Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch". *Nature* 420: 162-165.
- Oberdorfer, E., 1960, "Pflanzensoziologische Studien in Chile - Ein Vergleich mit Europa", *Flora et Vegetatio Mundi* 2: 1-208.
- Ocampo, C. & Rivas, P., 2003, "Nuevos datos sobre el poblamiento temprano de los extremos geográficos de los Canales patagónicos: Isla de Chiloé e Isla Navarino", *Chungara* 2003, Número dedicado a las Actas del XV Congreso Chileno de Arqueología del año 2000 realizado en Arica. Págs. 1-29.
- Peralta, M., 1976, "Uso, clasificación y conservación de suelos", *Servicio Agrícola y Ganadero, Ministerio de Agricultura*, Santiago, Chile.
- Pérez, C.A., Hedin L.O. & Armesto J.J., 1998, "Nitrogen mineralization in two unpolluted old-growth forests of contrasting biodiversity and dynamics", *Ecosystems* 1, 361-73.
- Pino, M. & Dillehay, T.D., 1988, "Monte Verde, South Central Chile: Stratigraphy, Climate Change, and Human Settlement", *Geoarchaeology* 3(3): 177-191.
- Porter, S., 1981, "Pleistocene Glaciation in the Southern Lake District of Chile", *Quaternary Research* 8, 2-31.
- Rabassa, J. & Clapperton, C.M., 1990, "Quaternary Glaciations of the Southern Andes", *Quaternary Science Reviews* 9, 153-174.
- Rodbell, D.T., Seltzer, G.O., Anderson, D.M., Abbott, M.B., Enfield, D.B., & Newman, J.H., 1999, "An ~15,000-year record of El Niño-driven alleviation in southwestern Ecuador", *Science* 283, 516-520.
- Romero, H., 1985, "Geografía de los climas", *Instituto Geográfico Militar de Chile*, Tomo XI.

- Sandweiss, D.H., Maasch, K.A., Burger, R.L., Richardson, J.B., Rollins, H.B. & Clement, A., 2001, "Variation in Holocene El Niño frequencies: Climate records and cultural consequences in ancient Peru", *Geology* 29, 603-606.
- Schmithüsen, J., 1956, "Die raumliche Ordnung der chilenischen Vegetation", *Boner Geogr. Abh.* 17: 3-86.
- Schnetter, R., 1971, "Estudio de la sedimentación actual del polen en Santa Marta, Colombia, S. A.", *Caldasia* 11 (51): 93-98.
- Stuiver, M., Reimer, P. J., Bard, E., Beck, J. W., Burr, G. S., Hughen, K. A., Kromer, B., McCormac, F. G., v.d. Plicht, J. & Spurk, M., 1998, "INTCAL98 Radiocarbon Age Calibration, 24,000-0 cal BP", *Radiocarbon* 40, 1041-1083.
- Tinner, W & Hu, F.S., 2003, "Size parameters, size-class distribution and area-number relationship of microscopic charcoal: relevance for fire reconstruction", *The Holocene* 13 (4): 499-505.
- Veblen, T.T. & Alaback, P.B., 1996, "A Comparative Review of Forest Dynamics and Disturbance in the Temperate Rainforest of North and South America" in *High-Latitude Rainforests and Associated Ecosystems of the West Coast of the Americas*, Ecological Studies 116: cAP 9.
- Veblen, T.T., & Ashton, D.H., 1978, "Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes", *Vegetatio* 36, 149-167.
- Viet, H & Garleff, K., 1996, "Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile Central-Sur", en *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*, Editoria Universitaria, cAP2.
- Villa-Martinez, R., Villagrán, C & Jenny, B., 2003, "The last 7500 cal yr B.P. of westerly rainfall in Central Chile inferred from a high-resolution pollen record from Laguna Aculeo (34°S)", *Quaternary Research* 60: 284-293.
- Villagrán, C., 1980, "Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Perez Rosales Nationalpark (Chile)", Tesis, *Dissertationes Botanicae*, Band 54, Gettingen, Deutschland.

- 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., 1988, "Late Quaternary Vegetation of Southern Isla Grande de Chiloé, Chile", *Quaternary Research* 29: 294-306.
- Villagrán, C., 1990, "Glacial climates and their effects on the history of the vegetation of Chile: A synthesis based on palynological evidence from Isla de Chiloé". *Review of palaeobotany and Palynology* 65: 17-24.
- Villagrán, C., 1991, "Historia de los Bosques Templados del Sur de Chile Durante el Tardiglacial y Postglacial". *Revista chilena de Historia Natural* 64 (3): 447-460.
- Villagrán, C., 1993, "Una interpretación climática del registro palinológico del último ciclo glacial-postglacial en Sudamérica", *Bull. Inst. Fr. Études andines* 22 (3): 243-258.
- Villagrán, C., 2001, "Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur: la hipótesis glacial de Darwin", *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 793-803.
- Walker, I.R., 1987, "Chironomidae (Diptera) in paleoecology", *Quaternary Science Review* 6: 29-40.