

UCH-FC
MAG-EBE
A 454'
C.S



**REGISTRO PALEOECOLÓGICO DEL EFECTO DE LOS REGIMENES DE
PERTURBACIÓN SOBRE EL BOSQUE TEMPLADO DEL SUR DE CHILE,
EN UN CONTEXTO DE CAMBIO CLIMÁTICO DURANTE EL
HOLOCENO**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

En cumplimiento de los requisitos

Para optar al Grado de

Magister en Ciencias Biológicas con mención en

Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

IGNACIO ALONSO JARA PARRA

Noviembre, 2010

Director de Tesis

Patricio Moreno Moncada



✍

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de magister presentada por el candidato

IGNACIO ALONSO JARA PARRA

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el 14 de Julio de 2010.

Director de Tesis:

Dr. Patricio Moreno M.

.....

Comisión de Evaluación de la tesis:

Dr. Luis Felipe Hinojosa O.

.....

Dr. Mauro E. Gonzalez G.

.....





El presente trabajo es el resultado de un proyecto de investigación financiado por el Fondo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (FONDECYT) a través del Programa de Apoyo a la Investigación Científica (PAIC) del Departamento de Física de la Universidad de Chile. El autor desea agradecer a los miembros del Comité de Evaluación de la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT) por haber aceptado el proyecto de investigación y a los miembros del Departamento de Física de la Universidad de Chile por haber proporcionado las facilidades necesarias para el desarrollo de este trabajo.

Este trabajo se realizó en el Departamento de Física de la Universidad de Chile, durante el año 1985. El autor desea agradecer a los miembros del Departamento de Física de la Universidad de Chile por haber proporcionado las facilidades necesarias para el desarrollo de este trabajo.

El autor desea agradecer a los miembros de su familia y amigos por haberlo apoyado durante el desarrollo de este trabajo. Este trabajo se realizó en el Departamento de Física de la Universidad de Chile, durante el año 1985. El autor desea agradecer a los miembros del Departamento de Física de la Universidad de Chile por haber proporcionado las facilidades necesarias para el desarrollo de este trabajo.

Dedicado mi familia y amigos...

Este trabajo se realizó en el Departamento de Física de la Universidad de Chile, durante el año 1985. El autor desea agradecer a los miembros del Departamento de Física de la Universidad de Chile por haber proporcionado las facilidades necesarias para el desarrollo de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS



Quiero agradecer a mi tutor el Dr. Patricio Moreno por sus enseñanzas, apoyo y por la disposición a trabajar conmigo durante más de 3 años.

Extiendo mi agradecimiento a la comisión evaluadora compuesta por el Dr. Felipe Hinojosa y el Dr. Mauro González por entregarme los comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo.

De la misma manera quiero agradecer al Dr. Rodrigo Villa y a todos mis compañeros del laboratorio de por sus constantes consejos, auxilios y por su compañía durante todo este gratificante proceso. También agradezco a los académicos David Véliz y Gustavo Villarosa por sus contribuciones a esta tesis y en especial a la Dr. Cathy Whitlock por brindarme la oportunidad de trabajar en su laboratorio. De la misma manera no quiero dejar de mencionar a Rainier Carreño por sus aportes en el diseño de imágenes.

También quiero mencionar al Instituto de Ecología y Biodiversidad y a Proyecto Fondecyt 1070991 en lo relacionado al financiamiento.

Quisiera agradecer mis compañeros y amigos por la constante motivación y por contagiarme con su alegría y optimismo.

Agradezco especialmente a mis padres, hermana y familiares por toda una vida de incondicional apoyo y cariño.

INDICE DE CONTENIDOS



DEDICATORIA.....	ii
BIOGRAFÍA.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
ÍNDICE DE CONTENIDOS.....	iv
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
ÍNDICE DE TABLAS.....	vii
RESUMEN.....	viii
ABSTRACT.....	x
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Paleoecología y Paleoclimatología de la Región de Los Lagos desde el Último Máximo Glacial.....	2
1.2. Perturbación volcánica y dinámica forestal en la Región de Los Lagos.....	6
1.3. Fitogeografía Postglacial.....	10
1.4. Presentación del Trabajo y Preguntas.....	12
1.5. Hipótesis de Trabajo.....	14
2. ÁREA DE ESTUDIOS.....	17
3. MÉTODOS.....	24



3.1. Vegetación Actual.....	24
3.2. Obtención de los testigos.....	25
3.3. Estratigrafía y cronología.....	25
3.4. Análisis palinológico.....	27
3.5. Análisis de partículas de carbón.....	30
3.6. Análisis de la serie temporal de carbón.....	31
4. RESULTADOS.....	34
4.1. Vegetación actual.....	34
4.2. Estratigrafía y cronología.....	36
4.3. Análisis de polen y carbón.....	40
4.4. Influencia volcánica sobre la vegetación.....	46
5. DISCUSIÓN.....	53
5.1. Estratigrafía y cronología.....	53
5.2 Registro de eventos eruptivos.....	53
5.3 Registro de polen y carbón.....	56
5.4. Comparaciones con otros sitios de la Región de Los Lagos.....	61
5.5. Influencia volcánica sobre la vegetación	70
5.6. Influencia climática sobre la actividad de fuego.....	79
5.7 Influencia volcánica sobre paleoincendios.....	83
6. CONCLUSIONES.....	84
7. BIBLIOGRAFÍA.....	88

ÍNDICE DE FIGURAS



Figura 1. Área de estudio.....	19
Figura 2. Principales taxa en el Parque Nacional Puyehue.....	35
Figura 3. Columna estratigráfica del registro de Lago Pichilafquén.....	37
Figura 4. Modelo de edad del registro de Lago Pichilafquén.....	40
Figura 5. Diagrama de porcentajes de los principales taxa Arbóreos.....	48
Figura 6. Porcentaje de las especies herbáceas, acuáticas, helechos y taxa exóticos.....	49
Figura 7. Registro carbón macro y microscópico.....	50
Figura 8. Influencia volcánica sobre la vegetación.....	51
Figura 9. Comparación entre la abundancia del taxón <i>Nothofagus</i> tipo <i>obliqua</i> en varios sitios de la Región de Los Lagos.....	69
Figura 10. Comparación entre los registro de Lago Pichilafquén y Lago Condorito.....	71



Figura 11. Resumen taxa más importantes del registro de Lago Pichilafquén.....	75
Figura 12. Influencia volcánica sobre paleoincendios.....	82

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Edades radiocárbonicas obtenidas de Lago Pichilafquén.....	38
Tabla 2. Niveles de tefras presentes en Lago Pichilafquén.....	39
Tabla 3. Análisis estadístico sobre el efecto de eventos eruptivos sobre la abundancia de algunos taxa.....	52

1. RESUMEN

En esta tesis se presenta un análisis de polen y carbón fósil de alta resolución temporal realizado sobre el registro sedimentario de Lago Pichilafquén (40°44'S, 72°29'O; 218 msnm), una pequeña cuenca sin afluentes ubicada en el piedemonte andino al noreste de la Región de Los Lagos chilena. Este trabajo permite evaluar la influencia de la variabilidad climática y la actividad volcánica sobre la composición y dinámica de los Bosques Templados del sur de Chile durante los últimos 15.300 años.

El registro palinológico revela la mantención de condiciones relativamente frías y húmedas entre 15,3-12,7 ka (ka=1.000 años calendario antes del presente), con condiciones particularmente frías entre 13,7-12,7 ka. Entre 12,7-10,2 ka se mantienen bajas temperaturas con posibles disminuciones en las precipitaciones o un incremento en la estacionalidad de éstas. A partir de 10,2 ka comienza un periodo de incremento en las temperaturas y disminución de las precipitaciones que perdura hasta 7,2 ka. A partir de 7,2 ka el registro de polen sugiere que el régimen de perturbaciones volcánicas se relaciona con los principales cambios en la vegetación. Entre 2,6-0,8 ka se registra un sostenido periodo de enfriamiento e incrementos de la humedad. El periodo de colonización europea está marcado por una drástica disminución en la cobertura arbórea y por la expansión de taxa exóticos.

Durante todo el registro, *Nothofagus* tipo *obliqua* se presenta en abundancia menor al 5%, demostrando la ausencia local de Bosque Deciduo de Baja Elevación y sugiriendo que, al menos en las zonas bajas próximas a Los Andes, su límite sur no sobrepasó los 40°S durante el Holoceno.

El registro de partículas de carbón muestra periodos con alta actividad de fuego entre 13-7 ka, 4-3 ka y 0,8 ka-presente, alternados por periodos con mínima actividad de fuego. Las similitudes de estos resultados con los registros regionales indican que la variabilidad climática a escala multi-milenial ha modulado la cronología, dirección y magnitud de los principales cambios en la vegetación y actividad de fuego postglacial alrededor del lago.

El registro estratigráfico revela la presencia de al menos 30 niveles piroclásticos (ceniza volcánica) de caída. La influencia de esta actividad volcánica sobre la vegetación se manifiesta en la asociación estratigráfica de al menos 7 eventos locales de fuego con niveles volcánicos. El taxón *Eucryphia/Caldcluvia* muestra incrementos luego de la ocurrencia de 8 eventos eruptivos durante los últimos 9.600 años. La dominancia de este taxón en el registro polínico entre 7-3 ka coincide con la presencia de múltiples niveles piroclásticos y con la ocurrencia de varios eventos de fuegos a escala local, y a su vez contrasta con la evidencia palinológica de otros sitios de la región. Estos resultados sugirieron que en los bosques de baja altitud de la Región de Los Lagos *Eucryphia/Caldcluvia* ha sido favorecido por los regímenes de perturbación volcánica y de fuego, tanto a escala milenial como a escala sub-centenal.

ABSTRACT

This thesis presents high-resolution records of fossil pollen and charcoal from Lago Pichilafquén (40°44'S, 72°29'O; 218 masl), a small closed-basin lake situated in the Andean foothills northeast of the Chilean Lake District. This study allows assessment of the influence of climatic variability and volcanic activity on the dynamics and composition of the temperate rainforests from southern Chile over the last 15,300 years.

The palynological record reveal the maintenance of relative cold and wet conditions between 15.3 and 12.7 ka (ka=1000 calendar years before present), with particularly cold conditions between 13.7 and 12.7 ka. Low temperatures persist between 12.7-10.2 ka with a decrease in precipitation or enhanced seasonality. We detect a warm pulse at 10.2 ka accompanied by a lowering in precipitation that lasts until 7.2 ka. From 7.2 ka the pollen record suggests that the disturbance regime was involved in the main changes in vegetation. This was followed by multi-millennial cooling and increase in precipitation between 2.6-0.8 ka. The European colonization period is marked by a substantial reduction in arboreal cover and the expansion of exotic taxa.

The abundance of the taxon *Nothofagus tipo obliqua* remains lower than 5%, indicating local absence of Lowland Deciduous Forest and suggesting that, at least in the lowlands adjacent to the Andes, its southern limit was located north of 40°S

during the Holocene. The charcoal record shows high-fire activity periods between 13-7, 4-3 and 0.8 ka-present, alternating with periods of low fire activity. The similarities of these results with the regional trend of fire activity indicate that mulimillennial-scale climate variability has modulated the chronology, direction and magnitude of the main postglacial vegetation and fire activity changes around the lake.

The stratigraphic record reveals the presence of at least 30 pyroclastic fall layers (volcanic ash). The influence of this volcanic activity on the vegetation is manifested by the stratigraphic associations of at least 7 local fire events with volcanic layers. The taxon *Eucryphia/Caldcluvia* increases after the occurrence of 8 eruptive events over the last 9,600 years. The dominance of this taxon between 7-3 ka in the pollen record is concurrent with multiple pyroclastic layers and several local fire events, and contrasts with palynological evidence from other sites in the region. These results suggest that *Eucryphia/Caldcluvia* has been favored by fire and volcanic disturbances at both millennial and sub-centennial time-scales in the lowland forests of the Chilean Lake District.

1. INTRODUCCIÓN

En la actualidad la composición y dinámica de las comunidades de bosque en sectores próximos a la Cordillera de Los Andes de Chile centro-sur (38-42°S) son el resultado de la presencia de marcados gradientes climáticos y de la ocurrencia de eventos de perturbación tales como incendios, erupciones volcánicas y deslizamientos en masa (Veblen y col., 1981; Heusser, 1993). Recientes estudios geocronológicos y sedimentarios desarrollados en el Lago y Volcán Puyehue (40°S) evidencian la frecuente ocurrencia de erupciones volcánicas durante los últimos 18.000 años (Singer y col., 2008; Villarosa y col., 2002; Bertrand y col., 2008). Sin embargo, a la fecha no se han realizado estudios detallados acerca de los efectos combinados del volcanismo y la variabilidad climática postglacial sobre la composición y dinámica de la vegetación regional.

Una manera de examinar los efectos de la variabilidad climática y la actividad volcánica sobre la vegetación, desde escalas temporales decadales a multi-mileniales, es a través del desarrollo de registros paleoecológicos en secuencias sedimentarias lacustres ubicadas en las cercanías de centros eruptivos activos. Las regiones de Los Lagos y de Los Ríos chilena (39-44°S) son áreas ideales para el desarrollo de este tipo de estudios debido a la disponibilidad de archivos sedimentarios, la presencia de múltiples centros eruptivos con actividad postglacial, la confluencia de varias comunidades de bosque templado-lluvioso del sur de Chile y debido a que la

distribución espacial de dichas comunidades refleja marcados gradientes norte-sur y este-oeste de temperatura y humedad (Villagrán, 1993; Heusser, 2003). Esta última característica es muy importante pues indica que la composición y estructura de la vegetación regional es sensible a cambios en las condiciones climáticas, permitiendo inferir variabilidad climática a diferentes escalas temporales a partir de cambios en registros palinológicos.

1.1. Paleoecología y Paleoclimatología de la Región de Los Lagos desde el Último Máximo Glacial

Diversos estudios palinológicos desarrollados principalmente en la Región de Los Lagos chilena (40-42°S) indican que cambios climáticos a escala multi-milenial han producido profundas alteraciones en la estructura y composición de las comunidades de bosque templado-lluvioso durante los últimos 15.000 años (Heusser, 1984; Villagrán, 1991; Moreno, 2004; Abarzúa y col., 2004). Más recientemente, una serie de registros paleoecológicos y sedimentarios desarrollados en esta región han permitido reconstruir un patrón milenial de cambios en temperatura y precipitaciones desde el Último Máximo Glacial (UMG, Moreno y León, 2003; Moreno 2004; Bertrand y col., 2007; Massferro y col. 2009). El patrón revelado por dichos estudios indica que un pulso de calentamiento ocurrido aproximadamente a los 17,5 ka (ka = 1.000 años calendario antes del presente) marcó el inicio el de la Última Terminación Glacial en la región (Denton y col., 1999; Moreno y col., 1999). Algunos sitios muestran una subsecuente reversión a este calentamiento, registrando una tendencia de enfriamiento comenzada en torno a 15 ka e intensificada a partir de

13,5 ka (Moreno y col. 2001; Moreno & León 2003; Hajdas y col., 2003). Un nuevo pulso de calentamiento se registra a partir de 11,7 ka y caracteriza el comienzo del Holoceno en la Región de Los Lagos (Moreno, 2004). Una posterior acentuación de esta tendencia es inferida a partir de una rápida expansión de los taxa termófilos *Eucryphia cordifolia* y/o *Caldcluvia paniculata* a los 10,2 ka (Abarzúa y Moreno, 2008; Moreno y León, 2003; Moreno, 2004). La dominancia de estos taxa en varios sitios indica un periodo especialmente cálido y seco entre 10,2-7,5 ka. Taxa higrófilos resistentes al frío como *Nothofagus dombeyi* junto a las coníferas *Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua* expanden entre 7-5 ka en algunos sitios de la región, indicando un nuevo incremento de humedad y disminución de la temperatura que se extiende por al menos 3500 años (Abarzúa et al 2004; Moreno, 2004, Vargas-Ramírez et al, 2008). Entre 5-2 ka, los registros paleoclimáticos regionales se vuelven más heterogéneos, mostrando múltiples oscilaciones a escala milenial y centenal (Moreno 2004; Abarzúa y col., 2004). Periodos caracterizados por condiciones relativamente cálidas y secas se registran entre 4,1-3,8 ka y 2,9-1,8 ka (Moreno, 2004). Si bien algunos sitios ubicados en el sector de Reloncaví y en la Isla Grande de Chiloé muestran la presencia de taxa favorecidos por perturbación (*Weinmannia trichosperma*, *Raukava laetevirens*, Poaceae) durante los últimos dos mil años (Abarzúa et al 2004; Moreno, 2004), la escasez de registros detallados en este tramo temporal dificulta detectar una tendencia climática regional.

Durante la mayor parte de los últimos 15.000 años, las similitudes en la dirección, magnitud y cronología de los cambios paleoclimáticos documentados en los sitios

mencionados anteriormente permiten reconstruir de forma coherente un patrón milenial de cambio en las condiciones climáticas. Si bien la ubicación de dichos sitios comprende gran parte de la Región de Los Lagos, se desconoce aún el grado de replicabilidad de este patrón paleoclimático en sitios ubicados en áreas próximas a la cordillera de Los Andes, sectores donde la vegetación está frecuentemente expuesta a eventos de perturbación no climáticos como deslizamientos de tierra, erupciones volcánicas o avalanchas (Veblen y col., 1981).

De manera análoga a los registros paleoclimáticos de la Región de Los Lagos, recientes síntesis regionales de registros sedimentarios de carbón ubicados en el sur de Sudamérica ($>30^{\circ}\text{S}$) han permitido reconstruir un patrón regional de cambios a escala multi-milenial en la ocurrencia de paleofuegos desde el UMG hasta el presente (Whitlock y col., 2007; Power y col., 2008). Este esquema regional se resume en los siguientes patrones: (1) anomalías negativas de actividad de fuego en relación a valores moderno preindustriales (valores promedios para el periodo entre 1-0,1 ka) entre 21-12 ka, (2) anomalías positivas entre 12-7 ka, (3) retorno a anomalías negativas en la actividad de fuego a partir de 6 ka y (4) una amplia heterogeneidad en la señal de fuego entre los registros de la región a partir de 3 ka.

Aunque la importancia de la actividad humana durante los últimos 14.000 años no puede ser soslayada, varios autores han atribuido la estructura de este patrón regional a cambios multi-mileniales en los montos de precipitación asociados a variaciones en la intensidad y posición del Cinturón de Vientos del Oeste. (Whitlock y col., 2007; Abarzúa y Moreno, 2008; Markgraf y col., 2009; Moreno y col., 2010).

A partir de una comparación entre el área afectada por incendios en las regiones de Los Lagos y de Aysén (39-49°S) y las anomalías de circulación atmosféricas a nivel regional durante las últimas 3 décadas, Whitlock y col. (2007) han propuesto que un debilitamiento o una migración hacia el sur de los Vientos del Oeste provocaría las condiciones cálidas y secas propicias para la generación de incendios en estas regiones.

A escala de tiempo interanual, registros de heridas de fuego en anillos de árboles en la vertiente este y oeste de la Cordillera de Los Andes, entre los 38-45°S, indican que desplazamientos del Anticiclón del Pacífico Subtropical asociados a patrones climáticos del Océano Pacífico como ENOS (El Niño Oscilación del Sur) o el Modo Anular del Sur (MAS) influyen fuertemente la actividad de fuego (Kitzberger y col., 1997; Veblen y Kitzberger, 2002; González y Veblen, 2006). En particular, en los bosques de *Nothofagus* y *Araucaria araucana* de la vertiente oeste de Los Andes (38°S), años con gran actividad de fuego coinciden con veranos anómalamente cálidos y secos luego de eventos El Niño o luego de uno o más años con sequías de invierno asociadas a eventos La Niña (González y Veblen, 2006).

Si bien en su conjunto estos estudios resaltan la influencia climática sobre la actividad de fuego regional a diferentes escalas espaciales y sobre diferentes tipos de vegetación, la importancia de otros agentes de ignición como el volcanismo sobre la actividad de fuego en torno a los centros eruptivos ha sido escasamente estudiada (Veblen, 1982b). Teniendo en consideración los múltiples volcanes con actividad postglacial presentes en la región (González-Ferrán, 1994; Singer y col., 2008) y la

reciente actividad eruptiva de volcanes patagónicos tales como el Lonquimay (1988-1989), Hudson (erupción de 1991) y Chaitén (2008-2010), resulta de particular interés el desarrollo de estudios que analicen el rol de las erupciones volcánicas en la dinámica de incendios en sitios aledaños a la Cordillera de Los Andes.

1.2. Perturbación volcánica y dinámica forestal en la Región de Los Lagos

Entre los distintos tipos de perturbaciones que afectan a los bosques del área andina, la actividad volcánica es un importante agente en zonas próximas a centros eruptivos. De acuerdo a Veblen y col., (1981), la caída de ceniza volcánica puede provocar la defoliación masiva de árboles y la apertura del dosel, quebrando ramas, botando árboles viejos y enterrando las especies de sotobosque, todo lo cual genera condiciones favorables para la proliferación de especies vegetales oportunistas y/o pioneras. La caída de gran cantidad de ceniza puede incluso provocar el reemplazo de rodales completos, mientras que los depósitos más delgados pueden matar a especies vulnerables producto de la lixiviación de compuestos tóxicos derivados de las cenizas (Kilian y col., 2006). La ocurrencia de incendios durante una erupción es otro factor que puede incrementar la severidad de un evento eruptivo particular. Además de los incendios en las laderas del volcán debido al descenso de flujos de material piroclástico (cualquier fragmento de roca o lava expulsados desde un volcán) durante un evento eruptivo, estos incendios puede también producirse como resultado de tormentas eléctricas generadas por perturbaciones electroestáticas durante erupciones explosivas o pueden incluso ser provocados por la caída de material piroclástico con la capacidad de retener el calor suficiente para encender la

vegetación (Wilmshurst y col., 1996). Adicionalmente, la acumulación de material vegetal muerto luego de una erupción puede favorecer la ocurrencia de fuegos hasta 100 años después de una erupción mayor (Wilmshurst y McGlone, 1996).

Las erupciones volcánicas explosivas se caracterizan por provocar la inyección de grandes volúmenes de cenizas hacia la atmósfera. Estas cenizas se componen principalmente de fragmentos vítreos de distintos tamaños y precipitan en forma de partículas sólidas sobre extensas áreas (Alloway y col., 2007). Una vez emitidas a la atmósfera, las cenizas volcánicas son transportadas por los vientos predominantes, cuya intensidad y dirección condicionan el patrón espacial de distribución de la tefra (material piroclástico expulsado durante una erupción explosiva). Si bien la dirección predominante del viento en la región patagónica es oeste-este, se han documentado múltiples niveles de ceniza en columnas de sedimentos lacustres al oeste de Los Andes (Haberle y Lumley, 1998; Bertrand y col., 2008; Abarzúa & Moreno 2008), algunos niveles presentan espesores de más de 1 metro en superficie (Naranjo y Stern, 2004). Adicionalmente a las erupciones en tiempo históricos, las regiones de Los Ríos y Los Lagos presentan numerosos volcanes con reportada actividad eruptiva postglacial (últimos 18.000 años [González-Ferrán, 1994; Stern, 2004]). Registros tefro-estratigráficos realizados a partir de testigos de sedimento lacustre en Lago Puyehue (40°S) y Lago Mascardi (41°S) revelan la presencia de decenas de tefras depositadas durante los últimos 18.000 años (Bertrand y col., 2008; Villarosa y col., 2002), demostrando que esta zona ha experimentado una frecuente actividad volcánica postglacial. El espesor de los depósitos de ceniza en superficie sugiere

además que los efectos de esta actividad sobre la vegetación pudieron haber sido catastróficos (Wilmshurst & McGlone, 1996).

Pese a los antecedentes recientemente mencionados, aún se desconoce tanto el impacto de eventos eruptivos individuales, como los efectos acumulativos de múltiples erupciones sobre la composición y dinámica de las comunidades vegetales en las zonas próximas a Los Andes.

A escala regional ($>10^3$ km²) la composición, estructura y dinámica de los bosques templados de Los Andes del Sur de Chile (37-45°S) están fuertemente influenciadas por gradientes latitudinales y longitudinales de precipitación y temperatura. A escalas más pequeñas ($\leq 10^2$ km²) adquieren relevancia agentes de perturbación tales como deslizamientos, erupciones volcánicas e incendios (Veblen y Ashton, 1978; Veblen y col., 1981). A diferencia de los bosques de la Cordillera de La Costa, donde la relativamente menor frecuencia y severidad de eventos de perturbación favorece la dominancia de especies sombra-tolerantes y de crecimiento lento, los bosques andinos de mediana altitud (400-900 msnm) tienden a estar dominados por pocas especies, a menudo presentes en rodales coetáneos (Veblen y Ashton, 1978; Veblen y Schlegel, 1982). La mayor parte de estos rodales están dominados por especies sombra-intolerante del género *Nothofagus*. La longevidad de las especies de este género (hasta 500 años de edad [Donoso y col., 2006]) es generalmente mayor que la frecuencia de eventos de perturbación en Los Andes, por ello se ha propuesto que los bosques andinos de mediana altitud entre 39° y 42°S se encuentran comúnmente en estadios tempranos e intermedios de sucesión ecológica (Veblen y col., 1981).

Debido a su intolerancia a la sombra y a su rápido crecimiento, se ha postulado que en los bosques andinos de mediana altitud la especie *Nothofagus dombeyi* (Coigüe) ha sido favorecida por la ocurrencia de eventos de perturbación catastróficos (Veblen y col., 1981; Donoso y col., 2006). De acuerdo a Veblen y Ashton (1978), la especie arbórea *Eucryphia cordifolia* (Ulmo) mostraría un comportamiento similar al de Coigüe en los bosques andinos ubicados por debajo de los 600 metros de altitud. Se ha descrito que Ulmo suele regenerar rápido en claros de bosque luego de un evento de perturbación (Donoso, 2006; González y col., 2002; Newton y col., 2009), por lo que posiblemente podría resultar favorecida por incendios y por la caída de material piroclástico. Lamentablemente, en la actualidad los bosques de baja altitud (<400 msnm) dominados por Ulmo de la Región de Los Lagos y Los Ríos han sido reducidos casi completamente debido a la intensa actividad forestal y ganadera establecidas desde el siglo XIX (Donoso y col. 2006). En particular, Ulmo ha sido una de las especies más cortadas en el sur de Chile ya que su madera es considerada de gran calidad como combustible (Donoso y col., 2006). El grado de deterioro de las comunidades forestales de baja altitud impide la realización de estudios ecológicos actuales que evalúen la dinámica de Ulmo y su relación con eventos eruptivos de gran escala. En este sentido, la herramienta palinológica permite evaluar esta relación mediante la construcción de una serie temporal de variaciones en la presencia o abundancia de Ulmo en relación a cambios en regímenes de perturbación como incendios o depositación de ceniza volcánica.

1.3. Fitogeografía Postglacial

Como ya mencioné en la sección precedente, el periodo comprendido entre 10,5-7,5 ka ha sido descrito por variados registros paleoclimáticos como un momento cálido y relativamente seco en la Región de Los Lagos. Un aspecto biogeográfico escasamente estudiado en esta región es la evolución espacio-temporal del Bosque Deciduo de Baja Elevación (Luebert & Pliscoff, 2006; la descripción taxonómica de esta comunidad se encuentra en la sección siguiente) durante el Holoceno, ello porque la mayoría de los sitios se ubican más al sur de los 41°S, límite meridional de la distribución de esta comunidad de bosque en la actualidad. Una excepción la constituye el registro palinológico del sitio Rucañancu (39°S, 72°O; 290 msnm) (Heusser, 1984), el cual abarca los últimos 12.000 años y que muestra porcentajes en torno a 20% de *Nothofagus* tipo *obliqua* (palinomorfo que incluye a las especies *N. obliqua*, *N. alpina* y *N. glauca*) entre 12-9,5 ka y un rápido incremento de este taxón a partir de 9,5 ka, alcanzando porcentajes máximos de 60% entre 9-7,8 ka. Este incremento ha sido interpretado por Heusser (1984) como una expansión del Bosque Deciduo de *Nothofagus obliqua* (Roble) en el sector oriental del Valle Longitudinal a la latitud 39°S, en respuesta al comienzo de una tendencia hacia condiciones más frías y húmedas ocurrida entre 9-5 ka. Por otro lado, el registro palinológico del sitio cordillerano La Cumbre (41°S, 71°O; 975 msnm) (Villagrán, 1980) abarca de manera discontinua los últimos 10.000 años y documenta un periodo con oscilaciones entre 20-50% de *N.* tipo *obliqua* previo a 6,3 ka. Basándose en este registro y en los resultados del sitio Rucañancu, ubicado a 180 km más al norte, Villagrán (1991) postuló que el Bosque Deciduo de Roble habría expandido hacia el

sur a través de la cordillera de Los Andes a partir de los 9,5 ka, llegando hasta el sector del sitio La Cumbre como consecuencia de, a diferencia de lo planteado por Heusser, una disminución de las precipitaciones entre 9,5-3 ka. Más recientemente, el registro palinológico de Lago Puyehue (40°S, 72°O; 185 msnm) (Vargas-Ramírez y col., 2008) muestra la aparición de *N. tipo obliqua* a partir de 15,5 ka y la mantención de este palinomorfo con porcentajes en torno a 15% hasta la actualidad. Sobre la base de estos resultados, Vargas-Ramírez y col. (2008) postulan la presencia local del Bosque Deciduo de Baja Elevación en conjunto con otras comunidades de bosque en las zonas bajas a los 40°S durante los últimos 15.500 años. Sin embargo, las características del sitio estudiado (este sitio es una cuenca lacustre de gran tamaño y con múltiples afluentes, a diferencia de los otros sitios mencionados) no garantizan la presencia local de *N. tipo obliqua*, por lo cual esta interpretación es incierta.

En contraste con los sitios anteriormente mencionados, registros palinológicos realizados en las zonas bajas (<300 msnm) al sur de 41°S, muestran incrementos en la abundancia del taxón *Eucryphia/Caldcluvia* durante el periodo 10-8 ka (porcentajes entre 30-50%), concomitante con la escasa (~2%) e invariante presencia de *N. tipo obliqua*, la cual se extiende hasta el presente (sitio Huelmo [41°S, 73°O; 25 msnm] Moreno y León, 2003; Lago Condorito [41°S, 73°O; 100 msnm] Moreno, 2004; Laguna Tahui [42°S, 73°S; 70 msnm] Abarzua y col., 2004). La coherencia cronológica de los cambios vegetacionales entre estos sitios de baja altitud sugiere que durante el primer tercio del Holoceno el Bosque Deciduo de Baja Elevación se ubicó al norte de 41°S. El sitio Rucañancu indica por su parte que dicho límite se situó al sur de 38°S, mientras que el sitio La Cumbre plantea la presencia de Bosque

Deciduo de *Nothofagus* por sobre 900 msnm en Los Andes a los 41°S durante el primer tercio del Holoceno.

La presencia de Bosque Deciduo en las zonas bajas entre 38-41°S durante los últimos 12.000 años es todavía incierta, por lo que nuevos registros palinológicos ubicados entre estos paralelos permitirán acotar espacial y temporalmente los márgenes del Bosque Deciduo de Baja Elevación durante el Holoceno.

1.4. Presentación del trabajo y preguntas

Lagos posicionados sobre cuencas cerradas y de tamaño reducido permiten la obtención de registros sedimentarios que maximizan la señal ambiental local (Moreno y col., 2009). Registros palinológicos desarrollados a partir de ambientes deposicionales con estas características son excelentes para estudiar la historia local de la vegetación y regímenes pasados de fuego. Adicionalmente, este tipo de ambientes deposicionales favorecen la preservación de tefras debido a que presentan sedimentación pelágica (sedimentación in-situ de material alóctono transportado por el viento) con un grado mínimo de retrabajo de los sedimentos (Haberle y Lumley, 1998). Por el contrario, lagos más grandes suelen presentar múltiples afluentes y por ello recibir sedimentos y señales palinológicas alóctonas. Por estas razones, las cuencas abiertas (como es el caso de lagos tales como el Puyehue, Rupanco, Ranco, etc.) suelen promediar, integrar u ocultar la señal palinológica de la señal de la vegetación local, complicando cualquier interpretación paleoecológica o paleoclimática. Además, la presencia de afluentes propicia el retrabajo de los depósitos de tefras al incorporar a la cuenca lacustre señales sedimentarias

provenientes de otras áreas y multiplicar el número de veces en que se registra un mismo evento, a veces fuera de secuencia estratigráfica.

En este trabajo presento un análisis de polen y carbón fósil realizado sobre testigos de sedimento de un pequeño lago ubicado próximo a múltiples centros eruptivos postglaciales en el sector noreste de la Región de los Lagos (Figura 1). La ubicación del sitio y sus características geomorfológicas permiten examinar la influencia del clima sobre la vegetación y sobre los regímenes de fuego locales. Adicionalmente, la presencia de múltiples depósitos volcánicos en el registro estratigráfico permite evaluar el efecto de las erupciones volcánicas sobre la estructura y dinámica de la vegetación y sobre la actividad de fuego local. Análisis palinológicos y de contenido de partículas de carbón detallados del registro sedimentario permitirán abordar las siguientes preguntas:

1. ¿Cuál ha sido la cronología y dirección de los cambios en la vegetación y la actividad de fuego en las zonas próximas a la Cordillera de Los Andes de la Región de Los Lagos durante los últimos 15.000 años?
2. ¿Cuál ha sido la contribución de la variabilidad climática sobre los cambios en la vegetación y en la actividad de fuego en las zonas próximas a la Cordillera de Los Andes de la Región de Los Lagos durante los últimos 15.000 años?
3. ¿Expandió y persistió el Bosque Deciduo de Baja Elevación hacia el piedemonte andino entre Lago Puyehue y Rupanco (40°S) durante el Holoceno?

4. ¿Cuán importante fueron las caídas de ceniza sobre la estructura y composición de la vegetación local?
5. ¿Existe una relación estratigráficamente discernible entre eventos eruptivos y paleoincendios?

1.5. Hipótesis de trabajo

Problema 1. Representatividad del patrón climático-vegetacional:

Hasta la fecha no existen estudios que evalúen la representatividad del patrón regional de variaciones climáticas multi-mileniales sobre áreas próximas a la Cordillera de Los Andes de la Región de Los Lagos, sectores donde la vegetación es frecuentemente afectada por perturbaciones no climáticas.

- Hipótesis 1a: *influencia climática regional*. Si la cronología, dirección y magnitud de los cambios en el registro palinológico de sitios próximos a la Cordillera de Los Andes replica el patrón regional de cambios multi-mileniales en la vegetación; entonces la influencia climática fue el factor preponderante en la vegetación local durante los últimos 15.000 años.
- Hipótesis 1b: *influencia de regímenes de perturbación no climáticos*. Si los principales cambios en el registro de polen se encuentran estratigráficamente asociados a la depositación de niveles de tefra o a eventos locales de fuego; y/o si el registro polínico está dominado por taxa sombra intolerantes, de crecimiento rápido y sin etapas vegetativas prolongadas (tales como: *Aristotelia chilensis*, especies de la familia Poaceae, Ericaceae, helechos del género *Blechnum*), entonces muy probablemente fueron los regímenes de

perturbación volcánicas y de fuego los que condicionaron el tipo de vegetación que se estableció localmente en las proximidades de la Cordillera de Los Andes.

Problema 2. Representatividad del patrón regional de actividad de fuego:

Dado que la ocurrencia de erupciones volcánicas puede predisponer a la vegetación para la generación de fuegos, registros de partículas de carbón en columnas sedimentarias de lagos ubicados en torno a centros eruptivos permiten evaluar la posible asociación entre volcanismo y actividad de fuego local. La comparación con el patrón regional de actividad de fuego permitirá estimar la influencia climática sobre los regímenes de fuego en sectores próximo a Los Andes durante los últimos 15.000 años.

- Hipótesis 2a: *influencia climática regional*. Si el registro de acumulación de partículas de carbón de sitios ubicado en torno a varios centros eruptivos muestran una cronología, estructura y dirección que replica el patrón de actividad de fuego regional; entonces es posible concluir que las variaciones climáticas a escala regional fueron el factor dominante en la actividad de fuego en torno a los centros eruptivos.
- Hipótesis 2b: *influencia de contingencias locales (regímenes de perturbación)*. Si el registro de tasas de acumulación de partículas macroscópicas de carbón muestra una estrecha relación estratigráfica con niveles piroclásticos; entonces es posible concluir que las perturbaciones

volcánicas locales fueron el control predominante en la actividad de fuego en torno los centros eruptivos.

Problema 3. Fitogeografía postglacial:

Hasta la fecha se desconoce si las comunidades de Bosque Deciduo de Baja Elevación expandieron hacia las zonas bajas entre los 38-41°S durante los periodos más cálidos/secos del Holoceno. Los estudios de lluvia polínica dentro de esta comunidad de bosque indican que los palinomorfos correspondientes a los taxa indicadores de Bosque Deciduo de Baja Elevación (*Nothofagus obliqua*, *Laurelia sempervirens* y *Persea lingue*) alcanzan valores entre 20-60% del total la lluvia de polen dentro de dicha comunidad forestal (Heusser, 2003). Considerando estos valores:

- Hipótesis 3: *respuesta a variaciones climática regionales*. Si el bosque deciduo de Baja elevación se estableció en el sector norte del Valle Longitudinal de la Región de Los Lagos durante el Holoceno en respuesta a fluctuaciones climáticas regionales, entonces se espera que el registro palinológico de los sitios ubicados a los 40°S muestren abundancias mayores al 20% en la suma de los taxa *Nothofagus obliqua*, *Laurelia sempervirens* y *Persea lingue* durante los episodios más cálidos/secos del Holoceno.

2. ÁREA DE ESTUDIO

Las Regiones de Los Ríos y Los Lagos (39°-44°S; 71-74°O) se ubican en el área centro-sur de Chile, su límite oeste está formado por la Costa del Océano Pacífico y paralelamente a este borde se extiende la Cordillera de La Costa con altitudes promedio de 1.000 msnm. Hacia el este, la Cordillera de Los Andes alcanza una altitud promedio de 2.000 msnm y presenta múltiples volcanes con actividad eruptiva reciente (González-Ferrán, 1994). Entre estos dos cordones montañosos, por debajo de los 200 msnm, se ubica el Valle Longitudinal, corredor de aproximadamente 100 km de amplitud orientado en un eje norte-sur y donde numerosos lagos de origen glacial se extienden desde el piedemonte andino (Figura 1).

Las Regiones de Los Ríos y de Los Lagos se ubican en la denominada Zona Volcánica del Sur (ZVS 33-46°S; Stern, 2004). El volcanismo en la ZVS, al igual que en todas las regiones volcánicas de Sudamérica ubicadas al norte de los 46°S, resulta de la subducción de la placa de Nazca por debajo de la placa Sudamericana (López-Escobar y col., 1993). Una relativamente alta velocidad de subducción (6-8 cm/años) en relación a otras regiones volcánicas en Los Andes contribuye a que esta zona haya estado volcánicamente muy activa durante el Pleistoceno, generando más de 60 centros eruptivos con actividad histórica (últimos 400 años), todos ubicados en la Cordillera de Los Andes de Chile y Argentina. (Stern, 2004). Una característica muy importante en la ZVS es que la ubicación de la mayoría de los centros eruptivos

se encuentra asociada al sistema de falla Liquiñe-Ofqui, el cual se extiende por aproximadamente 1000 kilómetros en dirección norte-sur, desde la Región de Los Ríos a la Región de Aysén (López-Escobar y col., 1993).

El clima de la Región de Los Ríos y de Los Lagos se ha descrito como templado húmedo, con precipitaciones durante todo el año producto de la penetración de sistemas frontales provenientes del Océano Pacífico (Miller, 1976). Dentro del ciclo anual de precipitaciones se observa un marcado incremento durante los meses de otoño e invierno a raíz de la extensión septentrional de los frentes de precipitación asociados al Cinturón de Vientos del Oeste. Durante los meses de verano, la extensión meridional del Anticiclón del Pacífico Tropical induce un marcado descenso en las precipitaciones en esta región. Al sur de 40°S, en cambio, los flujos de vientos provenientes del oeste tienden a prevalecer durante todo el año (Garreaud y col., 2007), por lo cual las lluvias estivales son frecuentes.

La intersección de los frentes de precipitaciones con el relieve continental provoca máximos locales de precipitación en las laderas occidentales (lluvia orográfica) y menor precipitación en las laderas orientales (sombra de lluvia) de la cordillera de Los Andes y de La Costa (Villagrán, 1991). El efecto orográfico debido a la presencia los macizos cordilleranos condiciona el establecimiento de marcados gradientes altitudinales de precipitación y temperatura. En relación a esto, y de acuerdo a los datos publicados por Muñoz (1980) y Vargas-Ramírez y col. (2008), en la estación meteorológica de Pilmaiquén (40°37'S, 72°40'O; 103 msnm) la precipitación varía entre 1.800-2.500 mm/año y la temperatura media anual fluctúa entre 9-12°C. A mayor elevación, en la estación Aguas Calientes (40°46'S, 72°15';

500 msnm) la temperatura media no supera los 9°C y la precipitación media es de ~3.800 mm/año, mientras que en la estación Antillanca (40°45'S, 72°10'O; 1.100 msnm) la precipitación anual alcanza 4.000 mm y las temperaturas permanecen bajo 0°C la mayor parte del año.

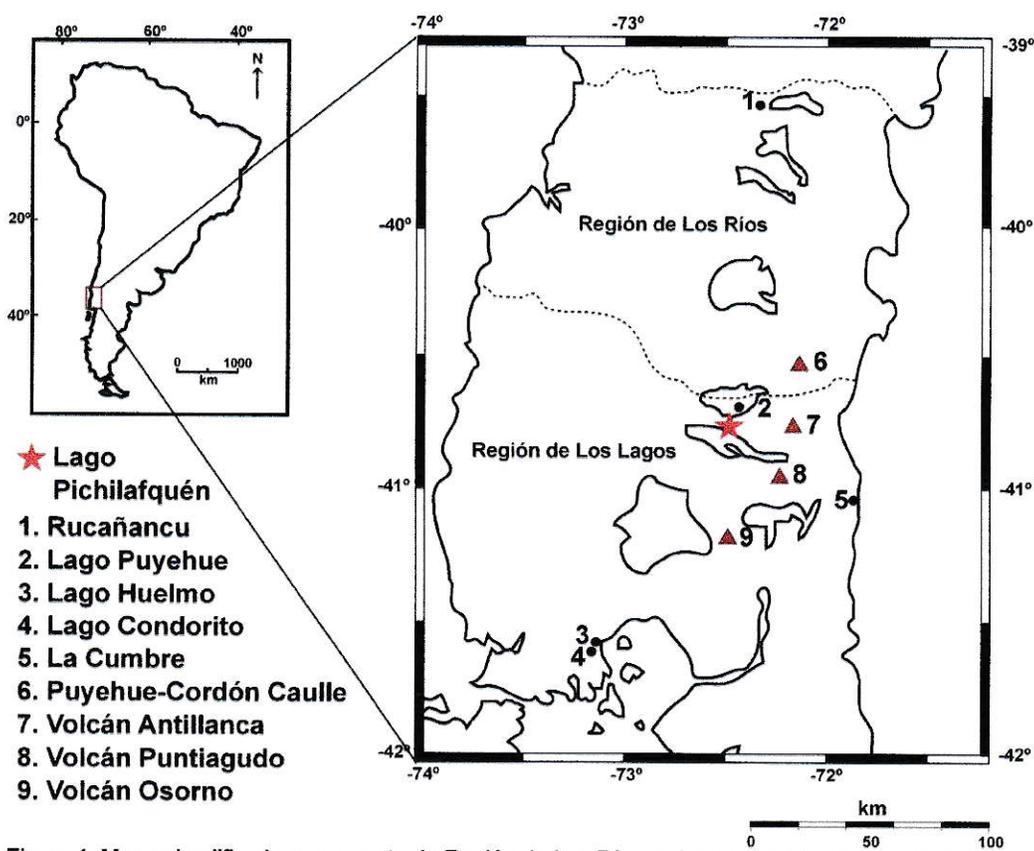


Figura 1. Mapa simplificado que muestra la Región de Los Ríos y el sector continental de la Región de Los Lagos de Chile. En la imagen se destaca el sitio de estudio de esta tesis, Lago Pichilafquén, ubicado en el sector noreste de la Región de Los Lagos. Adicionalmente, se muestran algunos centros eruptivos importantes y varios de los sitios palinológicos discutidos en esta tesis.

En amplios sectores de la Región de Los Ríos y de Los Lagos los suelos derivan principalmente de depósitos volcánicos de edad reciente (últimos 2 millones de años;

Veblen y col., 1981). La erosión y el transporte de los depósitos volcánicos por acción glacial, fluvial y eólica determinan que en la Cordillera de Los Andes y en el Valle Longitudinal este tipo de suelos ocupen extensas áreas con profundidades generalmente mayores a 70 cm (Villagrán, 1993). Dentro de estos suelos volcánicos se encuentran los Trumaos, suelos muy porosos y con densidades relativamente baja ($0,6-0,9 \text{ gr/cm}^3$), lo cual les confiere una gran capacidad de retención de agua (Veit & Garleff, 1996). En los sectores bajos del Valle Longitudinal, bordeando los grandes lagos, se presentan suelos con alto contenido orgánico y pobre drenaje. Estos suelos se denominan Ñadis y debido a su baja retención de agua y a la presencia de un estrato rico en óxidos de Hierro presentan un limitado valor para el uso agrícola (Veit & Garleff, 1996). Existen adicionalmente suelos con bajo contenido orgánico derivados de material piroclástico y rocas de mayor antigüedad. Estos suelos son denominados Rojos-Arcillosos y si bien se encuentran muchas veces enterrados bajo material más reciente, son abundantes en la Cordillera de La Costa y en el margen oeste del Valle Longitudinal (Villagrán, 1993).

Si bien la vegetación en el Valle Longitudinal de las Regiones de Los Ríos y Los Lagos se encuentra severamente reducida por actividades humanas, extensas zonas de bosque nativo dominan la vertiente occidental de Los Andes. La zonación altitudinal de las comunidades forestales en esta vertiente refleja en buena medida los gradientes de temperatura y precipitación mencionados anteriormente y, por lo tanto, puede ser utilizada como análogo moderno para inferir condiciones climáticas a través de estudios palinológicos.

A continuación se describen brevemente las principales comunidades de bosque templado-lluvioso ubicadas en el Valle Longitudinal y en la vertiente occidental de Los Andes de las Regiones de Los Ríos y Los Lagos. Esta descripción sigue el esquema de Schmithüsen (1956) y está complementada con las descripciones publicadas por Villagrán (1993), Heusser (2003) y Luebert & Pliscoff (2006).

1 **Bosque Deciduo de Baja Elevación.** En la Región de Los Lagos esta comunidad de bosque se desarrolla en el Valle Longitudinal hasta los 41°S. Sin embargo, debido a la intensa actividad agrícola y forestal su distribución actual está muy reducida. Se caracteriza por la dominancia de la especie decidua *Nothofagus obliqua* (Roble) acompañada por especies siempreverdes como *Eucryphia cordifolia* (Ulmo), *Aextoxicon punctatum* (Olivillo), *Laurelia sempervirens* (Laurel), *Persea lingue* (Lingue) y la conífera *Podocarpus saligna* (Mañío de hojas largas). Bajo el dosel arbóreo aparecen varias especies epífitas como *Sarmienta repens* (Medallita), *Cissus striata* (Voqui) y *Luzuriaga radicans* (Quilineja). En áreas con baja cobertura arbórea y en claros de bosque provocados por talas o quemas se desarrollan comúnmente *Aristotelia chilensis* (Maqui) y densos matorrales de *Chusquea quila* (Quila).

2 **Bosque Siempreverde Valdiviano.** Esta comunidad de bosque se desarrolla desde el piedemonte andino hasta aproximadamente los 400 msnm. Se caracteriza por la dominancia de especies siempre verde y

muestra la mayor diversidad de especies arbóreas en relación a las otras comunidades forestales de esta región. En esta comunidad las especies dominantes son *Eucryphia cordifolia*, *Aextoxicon punctatum* y *Nothofagus dombeyi* (Coigüe). Adicionalmente caracterizan a esta comunidad múltiples especies de la familia Myrtaceae como *Myrceugenia planipes* (Patagua de Valdivia), *Amomyrtus luma* (Luma) y *Luma apiculata* (Arrayan) entre otras. Las especies parásitas del género *Nothofagus*, *Misodendron punctulatum* y *M. quadriflorum* son comunes en ésta y en las comunidades forestales ubicadas en los estratos altitudinales superiores. Bajo el dosel se presentan comúnmente los árboles *Caldecluvia paniculada* (Tiaca), *Lomatia hirsuta* (Radal) y *Gevuina avellana* (Avellano), junto con las especies trepadoras *Hydrangea serratifolia* (Voqui Paulún), *Cissus striata* (Pilpilvoqui) y *Mitraria coccinea* (Botellita). En los claros de bosque se desarrollan las especies *Aristotelia chilensis* y los bambúes *Chusquea quila* y *C. macrostachya* (Taihuén). Los helechos más característicos de esta comunidad son *Polypodium feullei* (Calahuala), *Lophosoria quadripinnata* (Ampe) y múltiples especies del género *Hymenophyllum*.

- 3 **Bosque Siempreverde Nordpatagónico.** Entre 400-900 msnm se desarrolla esta comunidad forestal caracterizada por la presencia de *Nothofagus dombeyi* a través de todo su rango de altitud. Otras especies indicadoras de esta comunidad son *Weinmannia trichosperma* (Tineo),

Drimys winteri (Canelo), *Tepualia stipularis* (Tepu) y las mirtáceas *Amomyrtus luma* y *A. meli* (Meli). Por sobre los 600 msnm aparecen las coníferas *Saxegothaea conspicua* (Mañío hembra), *Podocarpus nubigena* (Mañío macho), *Fitzroya cupressoides* (Alerce) y *Pilgerodendron uviferum* (Ciprés de las Guaitecas). En el sotobosque son comunes las especies *Tepualia stipularis* (Tepú), *Raukaua Raukahua laetevirens* (Sauco del Diablo) y el bambú *Chusquea culeou* (Coligüe).

- 4 **Bosque Deciduo Subantártico.** Esta comunidad forestal se desarrolla entre 900-1.300 msnm y se caracteriza por una disminución considerable en la diversidad de especies arbóreas en relación a las comunidades de menor altitud. Dominan esta comunidad los árboles deciduos *Nothofagus pumilio* (Lenga) y *N. Antarctica* (Ñirre), en conjunto con un variado estrato arbustivo compuesto por especies como *Drimys andina* (Canelo enano), *Escallonia alpina* (Ñipa), *Maytenus disticha* (Racoma), *Maytenus chubutensis* (Maitén del Chubut), *Berberix buxifolia* (Calafate), *Empetrum rubrum* (Brecillo) y *Gaultheria pumila* (Chaura) entre otras. En torno al límite arbóreo y por sobre éste se desarrolla una comunidad dominada exclusivamente por arbustos e hierbas. Dentro de esta especies se encuentran *Baccharis magellanica* (Chilco de Magallanes), *Empetrum rubrum*, *Gunnera magellanica* (Palacoazir), *Chusquea tenuiflora* (Tihuén) y varias otras especies no arbóreas, principalmente pertenecientes a las familias Poaceae, Asteraceae y Ericaceae.

3. MÉTODOS

Esta tesis se basa en el análisis estratigráfico y palinológico de testigos de sedimento lacustre obtenidos a partir de Lago Pichilafquén (40°44'S, 72°28'O; 218 msnm). Lago Pichilafquén se ubica en el piedemonte andino en el sector noreste de la Región de Los Lagos del sur de Chile (Figura 1). El sitio de estudio es una pequeña cuenca cerrada de 0,35 km² posicionada sobre una depresión intermorrénica en un estrecho corredor del Valle Longitudinal ubicado entre los lagos Puyehue y Rupanco. Por el este, a pocos kilómetros de distancia, se encuentran los volcanes Puyehue-Cordón Caulle (~36 km), Antillanca (~28 km), Puntagudo (~31 km) y Osorno (~41 km) (Figura 1).

3.1. Vegetación Actual

Con el fin de obtener información adicional de la flora local para complementar las interpretaciones del registro palinológico, se realizaron transectos de la vegetación en varios sectores del Parque Nacional Puyehue. Se identificaron y cuantificaron los principales componentes de la vegetación herbácea ($\leq 0,5$ m de altura), arbustiva ($> 0,5$ m y < 2 m) y arbóreas (≥ 2 m), utilizando el método de intercepto de puntos a lo largo de transectos lineales de 50 m (Glatzle y col., 1993). Los transectos fueron espaciados altitudinalmente cada 100 m dentro de un rango que abarcó desde 500 a 1300 msnm. Los resultados son expresados en diagramas de porcentajes calculados

sobre la base del número de interseptos verticales de cada especie en relación al total de los interceptos de todas las especies registradas en cada transecto, integrando los componentes herbáceo, arbustivo y arbóreo (Figura 2).

3.2. Obtención de testigos de sedimento

Durante el año 2005 se obtuvo un testigo corto que incluyó la interfase agua-sedimento desde una profundidad de 19 m utilizando un barreno con pistón y cámara transparente de plástico de 7,5 cm de diámetro. Este testigo corto fue muestreado in-situ a intervalos de 1 cm. Al siguiente año, múltiples testigos de sedimento fueron obtenidos de Lago Pichilafquén desde una plataforma anclada. Los testigos se obtuvieron a profundidades de 16, 17 y 18 m desde la superficie del lago utilizando un barreno Wright de pistón de 5 cm de diámetro. Cada sección del testigos corto fue rotulada y almacenada, junto con los testigos largos, en una cámara fría a 4°C en el laboratorio de Paleoecología de la Universidad de Chile.

3.3. Estratigrafía y cronología

Las principales características litológicas de los testigos fueron documentadas mediante una descripción visual. Con el fin de detectar cambios estratigráficos sutiles, estructuras sedimentarias y posibles discordancias (discontinuidad estratigráfica entre los depósitos subyacentes y sobreyacentes, indicando que la depositación no ha sido continua), los testigos fueron analizados mediante radiografías digitales. Posteriormente, los sedimentos fueron sometidos a análisis de pérdida por ignición (PPI) con la finalidad de cuantificar los montos de agua, materia

orgánica, inorgánica y carbonatos. Este análisis consiste en quemas secuenciales (550° y 925°C) de muestras de sedimento con volumen constante (Heiri y col., 2001). La correlación entre testigos fue hecha sobre la base de los valores de densidad seca inorgánica obtenidos mediante el análisis de PPI. Esta correlación permite generar una estratigrafía maestra que evita los hiatos y genera un registro sedimentario continuo (Figura 3). La identificación de los niveles piroclásticos fue realizada por un especialista en este tipo de depósitos (G. Villarosa, comm. pers.). En la actualidad el material de estos niveles está siendo caracterizado geoquímicamente. El control cronológico del registro se basa en 13 dataciones radiocarbónicas AMS (Accelerator Mass Spectrometry) obtenidas a partir de muestras de sedimento orgánico de 1 cm de espesor o a partir de macrorrestos vegetales embebidos en los sedimentos (Tabla 1). Las dataciones radiocarbónicas fueron calibradas a edades calendario antes del presente (AP; presente = 1950 DC) mediante el programa CALIB 5.01 (Stuiver, 2005; Tabla 1). CALIB entrega todos los interceptos en años cal AP producto de la intersección entre la distribución normal de la edad radiocarbónica con la curva de calibración. En la tabla 1 se expresan los valores máximos y mínimos de los rangos obtenidos considerando un 95.4% de probabilidad (2 sigma) para los fechados radiocarbónicos. Con la mediana de probabilidad del rango de distribución de cada edad calibrada se construyó un modelo de edad mediante spline cúbico (curva definida por polinomios, en este caso de tercer orden, entre cada par de puntos) con un ajuste de 0.2 (Figura 4). El modelo de edad permite asignar edades interpoladas a cada nivel palinológico, piroclástico y de carbón y además permite el cálculo de la tasa de acumulación de carbón. Debido a que una

erupción volcánica transcurre en un periodo geológicamente muy breve, este modelo de edad considera explícitamente la instantaneidad deposicional de las tefras, por lo cual se restó el espesor de todos los niveles volcánicos a la serie de longitud correlacionada original (longitud correlacionada con tefras), generando con ello una nueva serie de longitudes (longitud correlacionada sin tefras).

3.4. Análisis palinológico

Con el propósito de documentar los principales cambios en la vegetación local durante los últimos 15.500 años se llevó a cabo un análisis palinológico de los testigos sedimentarios de Lago Pichilafquén. Las muestras palinológicas provienen de secciones de 1 cm de espesor a partir de las cuales se obtuvo 1 cc de sedimento de forma continua-contigua, excluyendo las tefras. El procesamiento se realizó mediante un protocolo estándar (Faegri and Iversen, 1989) que incluyó secuencialmente: (1) defloculación de la muestras en KOH al 10%, (2) tamizado (106 μm), (3) digestión de sílice en HF al 48% y (4) reacción de acetólisis. Se agregaron tabletas con esporas exóticas de *Lycopodium* a cada preparación para calcular la concentración ($\text{granos}\cdot\text{cm}^{-3}$) y tasa de acumulación ($\text{granos}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{años}^{-1}$) de partículas microscópicas de carbón. Las muestras fueron montadas en un medio de metilsilicona y analizadas al microscopio óptico con aumentos de 400X. Se contaron al menos 300 granos de polen terrestre (árboles, arbustos y hierbas) en cada preparación, además de contar separadamente el polen de plantas acuáticas y esporas de helechos. Las abundancias de polen y esporas se expresaron en términos porcentuales. De forma particular, los porcentajes de polen acuático y de esporas de

helechos fueron calculados sobre la base de sumas que incluyeron al total de granos de polen terrestre. Para cada muestra palinológica, el porcentaje de polen acuático fue calculado desde la suma denominada “polen total” (polen terrestre + polen acuático), mientras que el porcentaje de esporas de helechos fue calculado desde la suma denominada “polen total y esporas” (polen terrestre + polen acuático + esporas de helechos). Esta separación en las sumas totales para los cálculos porcentuales del polen terrestre, polen acuático y esporas permite expresar más claramente los cambios en la vegetación terrestre, diferenciándolos de la vegetación acuática y de los helechos cuyas variaciones pueden ser resultados de cambios en las condiciones lacustres y/o de alteraciones locales del sustrato. Adicionalmente, en la figura 10 de esta tesis (pagina 72), la abundancia de los taxa se expresa con medias móviles ponderadas. Este tipo de media móvil permite suavizar los datos sin dejar de registrar la variabilidad de alta frecuencia ni producir desfases importantes con los datos originales.

La identificación de los palinomorfos fue realizada utilizando las muestras de referencias disponibles en el Laboratorio de Paleoecología de la Universidad de Chile y las descripciones publicadas por Heusser (1971) y Villagrán (1980). El reconocimiento taxonómico alcanza en la mayoría de los casos el nivel de género. Fue posible distinguir un número importante de especies (por ejemplo *Podocarpus nubigena* o *Weinmannia trichosperma*), aunque en otros casos el reconocimiento alcanzó solo hasta el nivel de familia (Poaceae o Myrtaceae). La identificación del género *Nothofagus* incluye los palinomorfos *Nothofagus* tipo *obliqua*, que incluye a su vez las especies *N. obliqua*, *N. alpina* y *N. glauca*; y el palinomorfo *Nothofagus*

tipo *dombeyi*, que incluye las especies *N. dombeyi*, *N. nitida*, *N. betuloides*, *N. pumilio*, *N. antarctica*, *N. alessandri* y *N. leoni*.

Con el fin de facilitar la descripción de los resultados palinológicos, se realizó una zonación del registro palinológico sobre la base de los cambios más importantes de la estratigrafía polínica. Dichos cambios fueron reconocidos mediante inspección visual y apoyada mediante un análisis de conglomerados CONISS (Constrained Incremental Sum of Squares) estratigráficamente acotado, utilizando el coeficiente de disimilitud de Edward y Cavalli-Sforza (Grimm, 1987). El análisis CONISS se realizó utilizando sólo taxa de origen terrestre con valores de abundancia $\geq 2\%$ (Figura 6).

Con el fin de analizar el efecto de eventos eruptivos individuales sobre la vegetación se compararon estadísticamente las variaciones en los taxa *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Eucryphia/Caldcluvia*, *Weinmannia trichosperma* y Poaceae antes y después de cada nivel piroclástico (Tabla 3; Figura 8). Estos 4 taxa fueron escogidos debido a que son los más abundantes del registro palinológico y porque todos ellos han sido descritos como especies de crecimiento rápido o colonizadoras de ambientes perturbados (Veblen y col., 1981; González y col., 2002; Donoso y col., 2006). El análisis consideró la ocurrencia de cada evento eruptivo como tiempo "0", comparando las variaciones porcentuales de estos taxa dentro de una ventana mínima de 200 años de extensión centrada en cada evento eruptivo. Así, esta ventana temporal comprende como mínimo desde 100 años antes (-100) hasta 100 años después (+100) de cada evento. Elegimos este intervalo temporal pues consideramos que 100 años post-erupción es suficiente para registrar los efectos ecológicos a largo plazo de la

deposición de una tefra. Adicionalmente, la resolución temporal del registro palinológico no permite registrar potenciales respuestas vegetales más tempranas. Para cada uno de los taxa seleccionados se calculó un promedio de abundancia de todos los niveles “antes” (desde -100 hasta 0) y de todos los niveles “después” (desde 0 hasta +100) de cada evento y luego se evaluó estadísticamente si existían diferencias significativas entre estos dos promedios (H_0 : Promedio antes = promedio después; H_1 : Promedio antes \neq Promedio después). El test estadístico empleado para dicha comparación fue un análisis de permutaciones de una cola, utilizando el programa PERM (Duchesne y Bernatchez, 2005) con un total de 5.000 permutaciones para cada comparación y un nivel de significancia del 95% ($P < 0.05$). El análisis excluyó una tefra donde la resolución del registro no permitió analizar el suficiente número de datos ($[N < 5]$ tefra 24), por lo que el análisis incluyó finalmente sólo 29 de las 30 tefras registradas. Se consideraron todas las tefras depositadas con menos de 100 años de diferencia como un único “evento”, por ende las 29 tefras están incorporadas dentro de 20 “eventos analizados”. Debido a que valores porcentuales muy bajos no aseguran la presencia local de un taxón determinado, no se realizó el análisis estadístico en los casos en donde la abundancia de los taxa fue menor al 1%. Cada nivel piroclástico está numerado siguiendo la nomenclatura de la Tabla 3 (Figura 8).

3.5. Análisis de partículas de carbón

Con el fin de documentar la historia de fuego en torno a Lago Pichilafquén se realizó un análisis del contenido de carbón microscópico ($< 106 \mu\text{m}$) y macroscópico (> 106

μm) de los testigos sedimentarios del lago. Las partículas de carbón microscópico fueron contadas individualmente dentro de cada preparación de polen. Las cuentas de carbón macroscópico se realizaron con muestras de 2 cc de sedimento obtenidas desde niveles de 1 cm de espesor de forma continua y contigua. Estas muestras fueron luego disgregadas con una solución al 10% de KOH y tamizadas a través de mallas de 212 y 106 μm . Las cuentas de partículas macroscópicas de carbón se realizaron utilizando una lupa ZEISS KL1500 LCD con un aumento de 10X. Debido a que la tasa de acumulación de sedimentos varía a lo largo del registro estratigráfico, los resultados del análisis de carbón fueron expresados a través del parámetro “tasa de acumulación” (partículas de carbón* cm^{-2} *años $^{-1}$), como una manera de corregir y estandarizar la abundancia de partículas con referencia a una duración temporal común a lo largo del registro. La tasa de acumulación se calcula multiplicando la concentración de partículas de carbón por la tasa de depositación.

La influencia de la variabilidad climática multimilenial sobre la actividad de fuego alrededor de Lago Pichilafquén fue evaluada mediante la comparación de los registros de acumulación de carbón macro y microscópico con el patrón regional de cambios en la actividad de fuego postglacial publicado por Power y col. (2008) el cual se encuentra descrito en la introducción.

3.6. Análisis de la serie temporal de carbón

Con el fin de examinar la asociación estratigráfica entre eventos eruptivos y eventos de fuego alrededor de Lago Pichilafquén, y con ello evaluar la influencia del volcanismo sobre la actividad de fuego local, el registro de carbón macroscópico fue

sometido a un análisis de serie temporal utilizando el programa CharAnalysis (Higuera, 2008; Figura 12). Este programa permite detectar eventos locales de fuego (eventos ocurridos dentro de un radio de pocos km desde el lago) mediante la descomposición del registro de acumulación de carbón macroscópico en una señal de baja frecuencia ($C_{\text{background}}$), que refleja las partículas de carbón depositadas en ausencia de fuegos o redistribuidas al interior de lago producto de escorrentía o a través de procesos tafonómicos, y una señal de alta frecuencia (C_{peak}), que incluye al carbón depositado vía aérea producto de la ocurrencia de un evento de fuego local. Con el fin de reducir el sesgo en la detección de eventos de fuego asociados a variaciones en la tasa de depositación a lo largo del registro, el programa interpola los datos de acumulación de carbón a intervalos temporales regulares, generando una nueva serie temporal de carbón ($C_{\text{interpolated}}$). En este caso se utilizó como intervalo de interpolación la mediana de resolución temporal del registro ($35 \text{ años} \cdot \text{cm}^{-1}$). La señal de baja frecuencia ($C_{\text{background}}$) se definió mediante un filtro "lowess robusto a outliers" con un ancho temporal de 500 años. La señal de alta frecuencia (C_{peak}) corresponde a los residuales positivos generados luego de la sustracción de la señal de baja frecuencia a la serie de valores interpolado ($C_{\text{peak}} = C_{\text{interpolated}} - C_{\text{background}}$). La detección de los eventos de fuego se realizó mediante el establecimiento de un umbral de corte para la señal de alta frecuencia (en este caso el umbral correspondió al percentil 99 de una distribución Gaussiana). Este umbral es definido localmente a lo largo de la serie y permite descomponer la señal de alta frecuencia en un componente de ruido (C_{noise}) y en una señal genuina de fuego (C_{fire}). La señal de ruido está asociada con procesos tafonómicos (redistribución de carbón al interior de

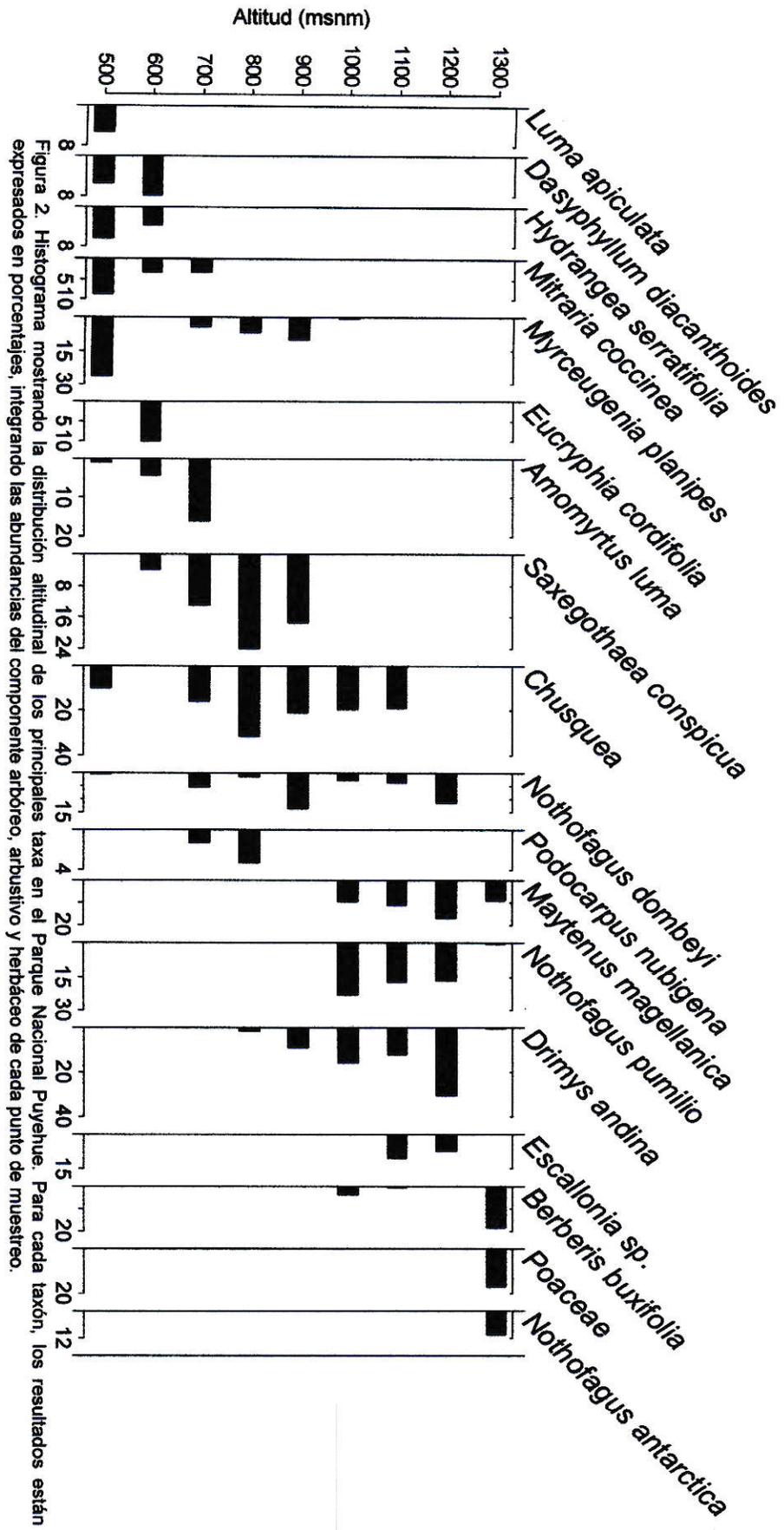
lago, mezcla de sedimento, etc.) y con errores inherentes en el muestreo y el análisis. Se asume que la distribución de la señal de ruido es normal alrededor de la señal de baja frecuencia. Todos los valores positivos de la señal de alta frecuencia que sobrepasaron el valor umbral son interpretados como eventos de fuego locales. Los resultados del análisis se expresan en diagramas que grafican la señal de baja y alta frecuencia junto con el umbral de corte y todos los eventos de fuego detectados (Figura 12).

4. RESULTADOS

4.1. Vegetación actual

Los resultados del estudio de la vegetación en varios sectores del Parque Nacional Puyehue se resumen en la Figura 2. A continuación se describe la distribución altitudinal de las especies vegetales que se presentan con mayor abundancia en los transectos ubicados entre 500 y 1300 msnm.

Por sobre 500 msnm se desarrolla un bosque tipo Valdiviano dominado por *Eucryphia cordifolia*, *Laureliopsis philipiana* y *Dasyphyllum diacanthoides*. Bajo el dosel arbóreo abundan las lianas *Hydrangea serratifolia* y *Mitraria coccinea* junto con *Azara lanceolata*, *Myrceugenia planipes* y *Luma apiculata*. *Chusquea culeou* abunda en claros del bosque desde 500 msnm hasta 1.100 msnm. Entre 700-900 msnm dominan las especies del Bosque Nordpatagónico *Nothofagus dombeyi* y la conífera *Saxegothaea conspicua*. En el sotobosque destacan *Asterantera ovata* y en menor abundancia *Mitraria coccinea*. *Podocarpus nubigena* se presenta en baja abundancia entre 700 y 800 msnm. Por sobre 1.000 msnm dominan las especies *Nothofagus pumilio*, *Nothofagus dombeyi* y *Drimys andina*, junto con los arbustos *Escallonia alpina* y *Maytenus magellanica*. El límite arbóreo se ubica entre 1.200 y 1.300 msnm y está dominando por las especies *Nothofagus pumilio* y *N. antarctica* junto con el arbusto *Berberis buxifolia* y las especies herbáceas del género *Poa* (Poaceae) y *Baccharis* (Asteraceae) (Figura 2).



4.2. Estratigrafía y cronología

Se obtuvieron las series de testigos sobrepuestos 0601A, 0601B, 0601C, 0601D y 0601E (las últimas 3 series no mostradas en esta tesis) a diferentes profundidades en torno al sector más profundo de Lago Pichilafquén. Además se obtuvo el testigo corto 0506SC, el cual incluye la interfase agua-sedimento. La serie 0601A se compone de 5 segmentos (0601AT0-4), fue obtenida a los 17,3 m de profundidad y presenta una longitud total de 4,2 m de sedimento. A partir de la serie 0601A se obtuvieron 5 edades radiocarbónicas AMS (Tabla 1). La serie 0601B se obtuvo a una profundidad de 18,7 m y está compuesta por 7 segmentos (0601BT1-7) con una longitud sumada de 4,9 m. A partir de la serie 0601B se obtuvieron 8 dataciones radiocarbónicas AMS (Tabla 1). El testigo corto 0506SC fue obtenido a una profundidad de 19,3 m y tiene una longitud de 0,7 m. La excelente correlación entre los testigos 0601A, 0601B y el testigo corto 0506SC permitió integrar los niveles datados en las distintas series de testigos y construir una estratigrafía maestra compuesta por la serie 0601B y el testigo 0506SC (Figura 3). Los análisis de polen y carbón fueron realizados a partir de dicha estratigrafía maestra.

El registro estratigráfico integrado de Lago Pichilafquén se compone de barro orgánico lacustre (gytjja) con un promedio de materia orgánica de 25% y carente de carbonatos ($[<4\%]$ Figura 3). Se identificaron al menos 30 depósitos volcánicos de caída distribuidos por todo el registro estratigráfico, con espesores que varían entre 10-190 mm (Tabla 2).

La cronología del registro estratigráfico se basa en 13 dataciones radiocarbónicas. La edad calibrada más antigua es de 15,3 ka (Tabla 1). El modelo de edad extrapola una edad de 16,3 ka para la base del registro estratigráfico (22 cm por debajo de la

datación más antigua) (Figura 4). El tiempo de depositación del registro estratigráfico varía entre 10-75 años/cm, con una mediana de 35 años/cm.

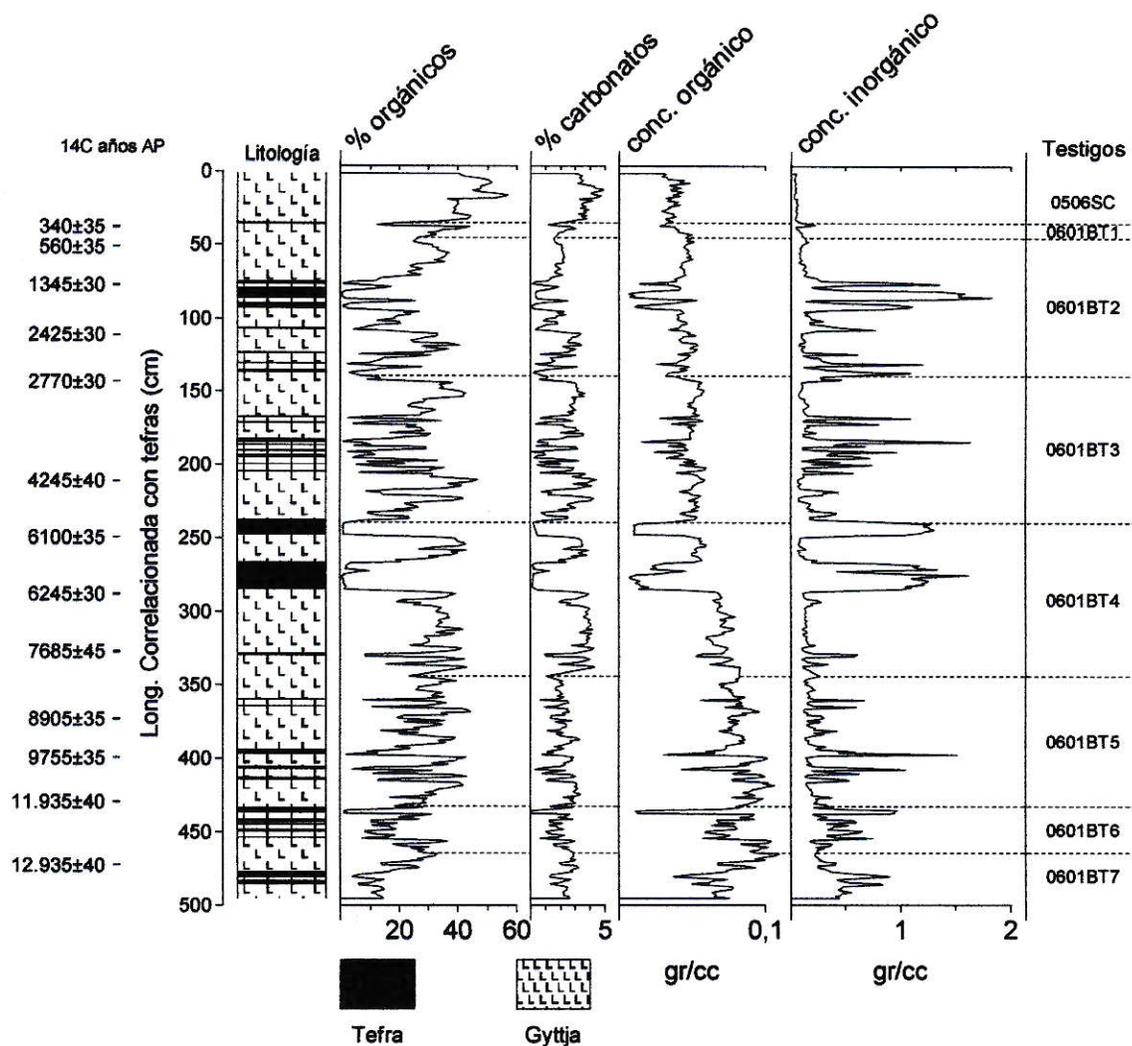


Figura 3. Columna estratigráfica del registro de Lago Pichilafquén estudiado en esta tesis. En el esquema se muestran las dataciones radiocarbónicas con sus desviaciones estándar y los testigos que componen la estratigrafía maestra. La notación *conc.* presente en las dos columnas del extremo derecho significa "concentración".

Código de muestra (CAMS)	Testigo	Longitud original con tefras (cm)	Longitud correlacionada con tefras (cm)	Longitud correlacionada sin tefras (cm)	Años ¹⁴ C AP ± 1 σ error	Edad calibrada (mediana de probabilidad años cal AP)	Mínimo-Máximo intercepto 2 σ, años cal AP.	Material datado
137863	0601BT1	93-94	38-39	37-38	340 ± 35	390	301-461	Gyttja
137864	0601BT2	106-107	51-52	50-51	560 ± 35	533	500-622	Gyttja
128989	0601AT0	29-30	77-78	74-74	1345 ± 30	1232	1152-1292	Gyttja
137865	0601BT2	166-167	111-112	91-92	2425 ± 30	2406	2333-2676	Gyttja
128990	0601AT1	139-140	143-144	117-118	2770 ± 30	2813	2753-2875	Gyttja
144448	0601BT3	266-267	211-212	167-168	4365 ± 40	4880	4822-5037	Gyttja
128968	0601AT2	242-243	249-250	190-191	6100 ± 35	6893	6756-6970	Gyttja
128970	0601AT2	281-282	288-289	210-211	6245 ± 30	7084	6970-7240	Gyttja
144449	0601BT4	382-383	327-328	249-250	7685 ± 45	8426	8366-8540	Macrorresto vegetal
144450	0601BT5	428-429	373-374	289-290	8905 ± 40	9957	9737-10.163	Gyttja
144451	0601BT5	454-455	399-400	309-310	9755 ± 35	11.199	11.142-11.239	Gyttja
128970	0601AT4	432-433	429-430	331-332	11.055 ± 40	12.950	12.744-13.101	Gyttja
144452	0601BT7	527-528	472-473	348-349	12.935 ± 40	15.452	15.073-16.088	Gyttja

Tabla 1. Edades radiocarbónicas obtenidas de los testigos 0601B y 0601A de Lago Pichilafquén. Las edades radiocarbónicas fueron calibradas usando el programa CALIB 5.01.

Tefra	Espesor (mm)	Longitud correlacionada con tefras (cm)	Edad interpolada (años cal AP)
1	10	35-36	340
2	30	74-77	1300
3	70	80-86	1410
4	40	89-93	1560
5	10	106-107	2180
6	10	123-124	2670
7	10	130-131	2760
8	20	135-137	2800
9	10	167-168	3380
10	10	171-172	3470
11	30	182-185	3850
12	10	186-187	3890
13	10	190-191	4020
14	20	193-195	4110
15	10	199-200	4320
16	10	204-205	4540
17	110	237-248	6710
18	190	266-285	7210
19	20	328-330	8430
20	10	359-360	9440
21	10	364-365	9600
22	30	394-397	11.020
23	20	405-407	11.550
24	10	409-410	11.680
25	20	413-415	11.890
26	40	433-437	13.210
27	20	441-443	13.500
28	10	444-445	13.570
29	20	448-450	13.780
30	10	453-454	13.990

Tabla 2. Niveles de tefras presentes en Lago Pichilafquén.

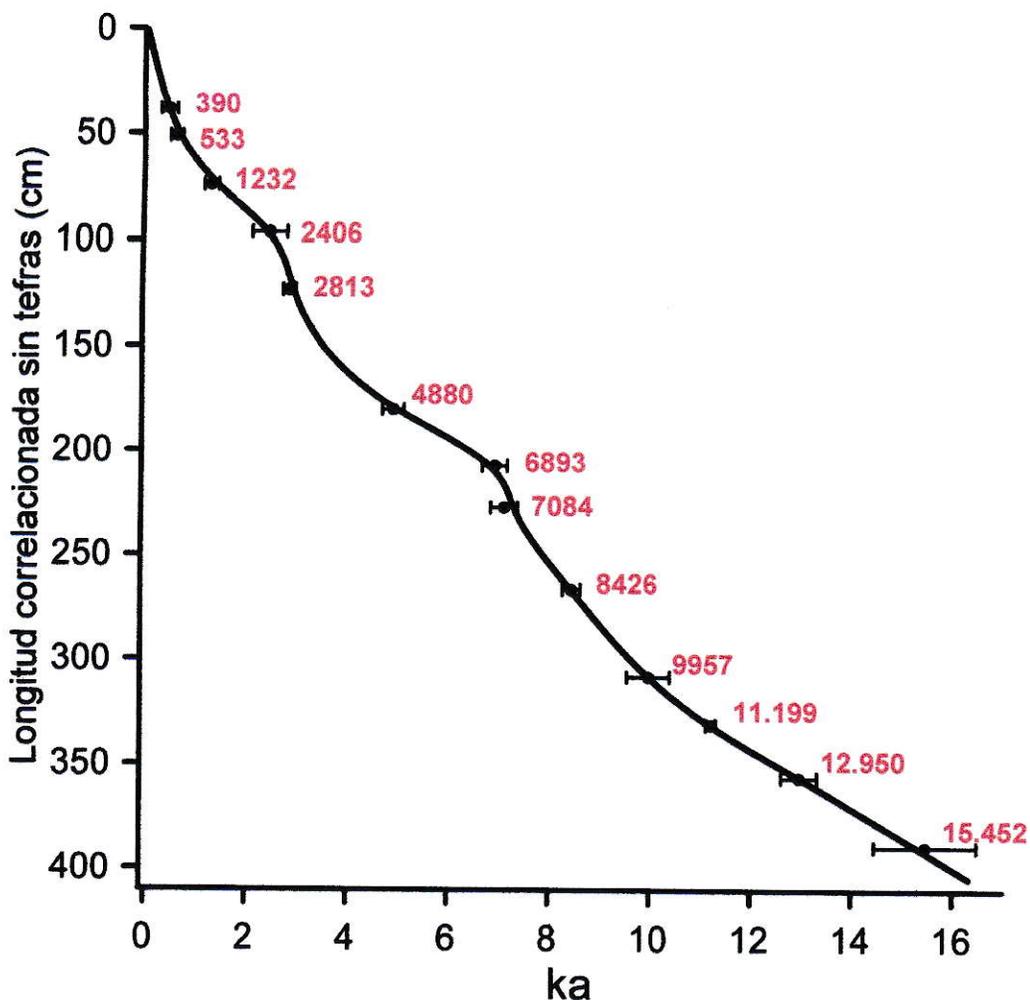


Figura 4. Modelo de edad del registro de Lago Pichilafquén (línea negra). Para su construcción se utilizó una curva definida por polinomios de tercer orden establecidos entre cada par de edades calibradas (círculos negros). Las líneas horizontales representan el rango de distribución de las edades calibradas.

4.3. Análisis de polen y carbón

Se examinó el contenido de polen y carbón macro y microscópico de 354 muestras de sedimento de Lago Pichilafquén, excluyendo del análisis a los niveles de tefra (Figuras 5, 6 y 7). Los datos de polen se expresan en unidades porcentuales y los datos de carbón como tasa de acumulación. El registro de polen y carbón fósil de Lago Pichilafquén fue dividido en 9 zonas sobre la base de los cambios más

importantes de la estratigrafía polínica y un análisis CONISS de conglomerados estratigráficamente acotado. A continuación se describe cada una de estas zonas:

Zona P-1 (390-353 cm de longitud correlacionada sin tefra; edad: 15,3-12,7 ka). Zona dominada por *Nothofagus* tipo *dombeyi* (promedio zona = 29%), Myrtaceae (promedio zona = 24%) e *Hydrangea* (promedio zona = 19%). El comienzo de esta zona está caracterizado por la presencia de Myrtaceae, espora tipo *Blechnum* y la acuática *Isoetes*. Estas taxa declinan progresivamente y alcanzan valores mínimos (entre 1-5%) hacia el final de la zona (Figuras 5 y 6). *Hydrangea*, por el contrario, muestra un sostenido incremento y alcanza valores por sobre el 40% a los 14,2 ka (Figura 5). El tramo final de esta zona está caracterizado por un incremento de las coníferas *Fitzroya/Pilgerodendron* y *Podocarpus nubigena* (ambos taxa alcanzan porcentajes máximos de 7%) en conjunto con *Nothofagus* tipo *dombeyi* (máximo = 42%) y el parásito *Misodendron* (máximo = 7%) (Figura 5). Durante toda esta zona el porcentaje de polen arbóreo se mantiene por sobre el 90% y las tasas de acumulación de carbón macro y microscópico permanecen con valores cercanos a cero (Figura 7).

Zona P-2 (352-329 cm de longitud correlacionada sin tefra; edad: 12,7-11 ka). El comienzo de esta zona está caracterizado por rápidos incrementos de Poaceae (de 7 a 25%), *Aristotelia chilensis* (de 1 a 3%) y del helecho *Blechnum* tipo (de 0 a 3%) (Figura 6). El porcentaje de polen arbóreo declina drásticamente y alcanza valores de ~70% a los 12,6 ka, en conjunto con el comienzo de una abrupta expansión de *Weinmannia trichosperma* (de 5 a 76%) (Figuras 5 y 6). *W. trichosperma* domina

durante todo este intervalo (promedio zona = 49%), llegando a su máxima abundancia de todo el registro (77%) en torno a 11,6 ka. La tasa de acumulación de carbón macro y microscópico muestra una tendencia de incremento sostenido (carbón macroscópico de 1 a 4 partículas*cm⁻²*años⁻¹; carbón microscópico de 8 a 15 partículas*cm⁻²*años⁻¹) durante el periodo de mayor abundancia de *W. trichosperma* (Figura 7). La abundancia de *Nothofagus* tipo *dombeyi* (promedio zona = 21%) e *Hydrangea* (promedio zona = 4%) disminuye considerablemente con respecto a la Zona P-1, alcanzando valores mínimos durante el tramo medio de esta zona. Las coníferas *Fitzroya/Pilgerodendron* y *Podocarpus nubigena* muestran drásticas disminuciones en sus abundancias, llegando a valores cercanos a cero al comienzo de esta zona (12,3 ka) (Figura 5).

Zona P-3 (328-315 cm de longitud correlacionada sin tefras; edad: 11-10,2 ka). Esta zona muestra un fuerte descenso de *Weinmannia trichosperma* (de 44 a 10%) e incrementos de *Nothofagus* tipo *dombeyi* (de 12 a 35%) e *Hydrangea* (de 5 a 9%) (Figura 5). La tasa de acumulación de carbón macro y microscópico muestra máximos puntuales (máximo carbón macroscópico: 8 partículas*cm⁻²*años⁻¹; máximo carbón microscópico: 40 partículas*cm⁻²*años⁻¹) hacia el comienzo y final de esta zona (Figura 7).

Zona P-4 (313-289 cm de longitud correlacionada sin tefra; edad: 10,2-9,1 ka). Caracterizada por la abrupta aparición de *Eucryphia/Caldcluvia* (incremento de 3 a 40%) (Figura 5). *Weinmannia trichosperma* (promedio zona 15%) prosigue su tendencia de disminución durante esta zona. *Tepualia stipularis* muestra una

sostenida tendencia de incremento durante toda este tramo (de 0 a 3%), mientras que *Hydrangea* expande durante la última parte de éste (de 1 a 14%). *N.* tipo *dombeyi* permanece estable con oscilaciones entre 20 y 30% (Figura 5). Las tasas de acumulación de carbón macro y microscópico aumentan levemente respecto a P-3. La tasa de acumulación de carbón macroscópico presenta dos picos contiguos (~11 partículas*cm⁻²*años⁻¹) en torno a 10 ka (Figura 7).

Zona P-5 (287-224 cm de longitud correlacionada sin tefra; edad: 9,1-7,2 ka). El comienzo de esta zona está caracterizado por un abrupto incremento de *Nothofagus* tipo *dombeyi* (de 18 a 40%) y disminuciones de *Eucryphia/Caldcluvia* (de 34 a 20%) e *Hydrangea* (de 14 a 3%) (Figura 5). *Misodendron* y *Tepualia stipularis* incrementan sostenidamente (*Misodendron* de 0 a 5%; *T. stipularis* de 4 a 8%), mientras que la abundancia de *Weinmannia trichosperma* se mantiene en torno a 10% (Figura 5). La acuática *Isoetes* incrementa nuevamente y alcanza porcentajes cercanos a 10% hacia el final de esta zona (Figura 6). La tasa de acumulación de partículas de carbón macro y microscópico muestra una sostenida tendencia de incremento durante esta zona, con valores considerablemente mayores que la zona P-4. La acumulación de carbón macroscópico muestra máximos puntuales (>20 partículas*cm⁻²*años⁻¹) a los 8,6, 7,8, 7,7 y 7,3 ka, mientras que la acumulación de carbón microscópico presenta máximos (>30 partículas*cm⁻²*años⁻¹) a los 8,6 y 8 ka (Figura 7).

Zona P-6 (223-107 cm de longitud correlacionada sin tefra, edad: 7,2-2,6 ka). Esta zona comienza con un abrupto incremento de *Eucryphia/Caldcluvia* (de 18 a 41%)

en conjunto con rápidas disminuciones de *Tepualia stipularis* (de 6 a 1%) e *Isoetes* (de 8 a 1%) (Figuras 5 y 6). Posteriormente le sigue un sostenido descenso de *Nothofagus* tipo *dombeyi* (de 35 a 16%). *Weinmannia trichosperma* alcanza valores mínimos en torno al 5% durante el tramo medio de esta zona y luego incrementa gradualmente durante la segunda mitad. Durante toda esta zona *Eucryphia/Caldcluvia* muestra rápidas (< 50 años) oscilaciones de gran amplitud (entre 30 y 60%) con incrementos compensatorios de *Nothofagus* tipo *dombeyi* (Figura 5). Periodos con máxima abundancia (>50%) de *Eucryphia/Caldcluvia* se registran entre 6,7-6,2 ka, 5,5-5,3 ka, 3,7-3,5 ka y entre 2,8-2,7 ka. La tasa de acumulación de carbón macro y microscópico alcanza los valores más altos del registro (máximo carbón macroscópico: 33 partículas*cm⁻²*años⁻¹; máximo carbón microscópico: 120 partículas*cm⁻²*años⁻¹) durante el inicio de esta zona y luego declina a valores mínimos en menos de 130 años (Figura 7). Estos valores mínimos en la acumulación de carbón se mantienen hasta ~5 ka, momento en el que comienza una nueva tendencia de incremento caracterizada por prominentes máximos de carbón macroscópico (>10 partículas*cm⁻²*años⁻¹) en torno a 3,7, 3,4 y 3 ka.

Zona P-7 (105-70 cm de longitud correlacionada sin tefra; edad: 2,6-1,1 ka). El comienzo de esta zona está marcado por una abrupta disminución de *Eucryphia/Caldcluvia* (de 59 a 26%) y por aumentos de Poaceae (de 3 a 11%), *Aristotelia chilensis* (de 0 a 3%) y Myrtaceae (de 2 a 5%) (Figuras 5 y 6). *Nothofagus* tipo *dombeyi* muestra una sostenida tendencia de incremento durante toda esta zona (de 10 a 45%). *Weinmannia trichosperma* y *N. tipo obliqua* muestran incrementos de con respecto a P-6, mientras que *Misodendron* expande hacia el final de ésta (de 1 a

4%) (Figura 5). La tasa de acumulación de carbón macro y microscópico se mantiene baja durante todo este intervalo (Figura 7).

Zona P-8 (69-34 cm de longitud correlacionada sin tefra; 1,1-0,3 ka). El comienzo de esta zona está caracterizado por un abrupto incremento de Poaceae (de 3 a 18%) y un descenso de *Eucryphia/Caldcluvia* (de 23 a 14%) y *Weinmannia trichosperma* (de 23 a 10%) (Figuras 5 y 6). *Nothofagus* tipo *obliqua* alcanza su máxima abundancia durante esta zona (promedio zona = 2%). Myrtaceae y *N.* tipo *dombeyi* continúan su tendencia de aumento alcanzando valores máximos (máximo Myrtaceae = 6%; máximo *N.* tipo *dombeyi* = 47%) junto con *Misodendron* (máximo = 6%) hacia el final de esta zona (Figura 5). La tasa de acumulación de carbón macroscópico muestra valores bajos (<10 partículas*cm⁻²*años⁻¹) hasta 0,6 ka y luego incrementa sostenidamente hasta el final de esta zona (Figura 7).

Zona P-9 (34-1 cm de longitud correlacionada sin tefra; edad: 0,3 ka- presente). Rasgos distintivos de esta zona son un abrupto incremento de Poaceae (de 12 a 22%), la aparición de taxa exóticos introducidos, tales como *Rumex* (promedio zona = 7%), *Plantago* (promedio zona = 2%) y tipo *Pinus* (promedio zona = 1%), además de un incremento de Asteraceae-Liguliflorae (de 1 a 2%) (Figura 6). Myrtaceae continúa con su tendencia de aumento y culmina con los valores más altos de los últimos 13.000 años (11%) (Figura 5). Disminuciones de *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Eucryphia/Caldcluvia*, *Weinmannia trichosperma*, *Hydrangea*, *Misodendron* y *N.* tipo *obliqua* provocan una drástica disminución del porcentaje de polen arbóreo (62%) (Figura 5). La acumulación de carbón macro y microscópico se mantiene con

valores altos (carbón macroscópico >5 partículas*cm⁻²*años⁻¹; carbón microscópico >10 partículas*cm⁻²*años⁻¹) durante esta zona (Figura 7).

4.4. Influencia volcánica sobre la vegetación

En términos generales, al menos 14 eventos eruptivos se relacionan con cambios apreciables en la abundancia de al menos uno de los taxa del registro polínico (eventos registrados a los 13,5 ka; 11,9 ka; 11,5 ka; 11 ka; 9,6 ka; 7,2 ka; 6,7 ka 4,5 ka; 4,3 ka; 4,1 ka; 3,9 ka; 3,4 ka; 1,5 ka y 0,3 ka). Eventos eruptivos asociados a variaciones porcentuales de un gran número de taxa se registran a los 11 ka; 7,2 ka; 3,4 ka y 0,3 ka (Figura 5 y 6). En particular, los eventos eruptivos registrados a los 7,2 ka; 6,7 ka; 4,3 ka y 3,4 ka muestran cambios de gran magnitud ($>19\%$) y rapidez (<50 años) del taxón *Eucryphia/Caldcluvia*. Otros taxa muestran cambios con esas características solamente a los 11,9 ka (Zona P-2; incremento de 19% de *Weinmannia trichosperma*) y a los 0,3 ka (descensos de 12% de *Nothofagus* tipo *dombeyi*).

Con el fin de complementar la evidencia estratigráfica y palinológica en relación al efecto del volcanismo sobre la vegetación, se realizó un análisis que compara estadísticamente la abundancia de los taxa *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Eucryphia/Caldcluvia*, *Weinmannia trichosperma* y Poaceae antes y después de la depositación de 28 niveles piroclásticos (integrados dentro de 20 “eventos analizados”) presentes en el registro de Lago Pichilafquén (Tabla 3, Figura 8 [ver sección 3.4 Materiales y Métodos]). Los resultados de este análisis se expresan gráficamente en la Figura 8 y se encuentran resumidos en la Tabla 3. El taxón Poaceae muestra incrementos significativos ($P<0.05$) con posterioridad a eventos

eruptivos en de 4 de los 20 (20%) eventos analizados (Tabla 3; Figura 8, eventos 1, 5, 6 y 8), el taxón *Eucryphia/Caldcluvia* incrementa significativamente en de 3 de 15 (20%) eventos analizados (eventos 3, 11 y 12), el taxón *Nothofagus* tipo *dombeyi* incrementa significativamente en de 2 de los 20 (10%) eventos analizados (eventos 6 y 16) y *Weinmannia trichosperma* muestra incrementos significativos en 2 de los 18 (11%) eventos analizados (eventos 5 y 17).

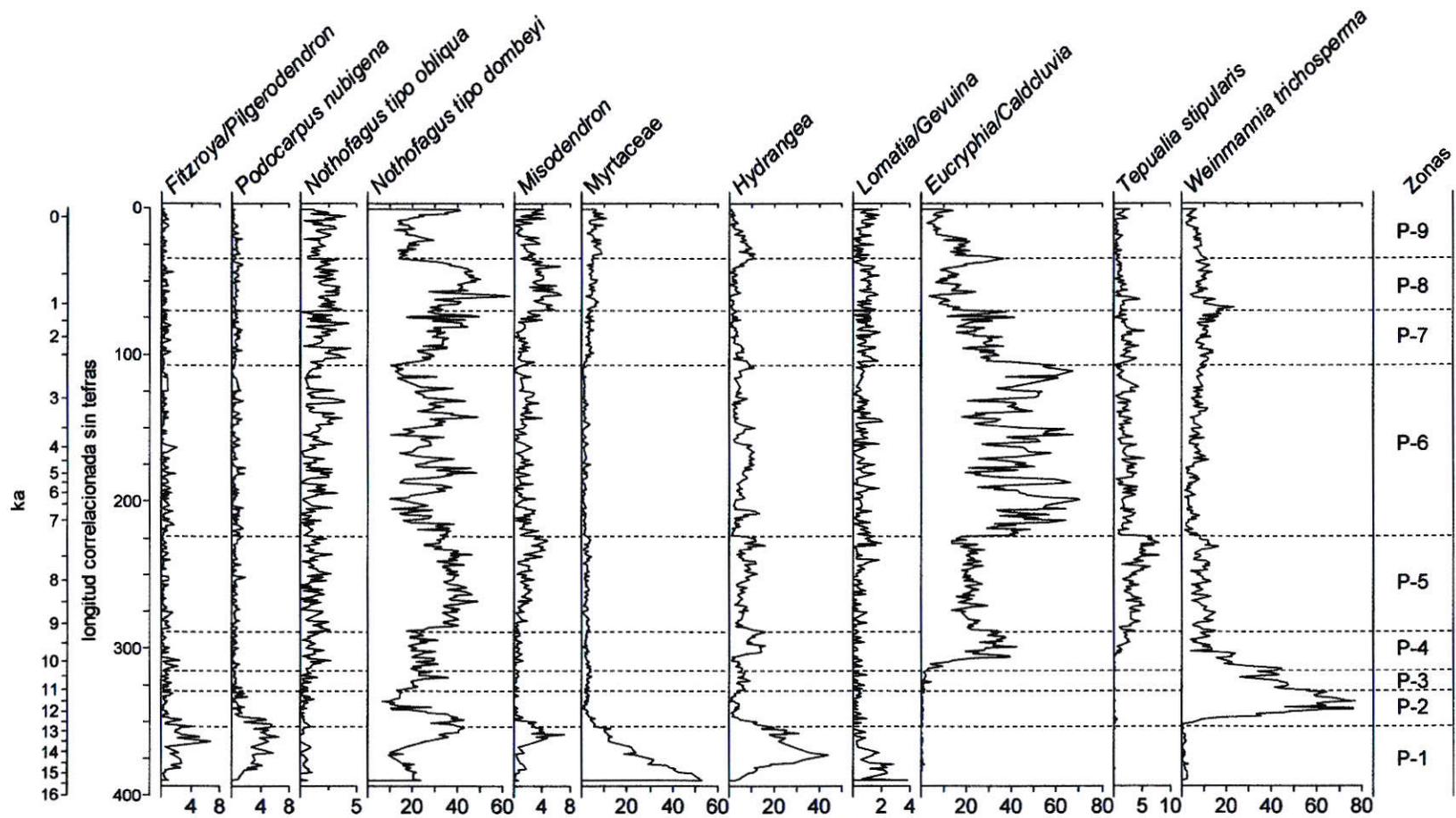


Figura 5. Diagrama de porcentajes de los principales taxa arbóreos. Las líneas horizontales denotan las zonas polínicas del registro. El eje y corresponde a la longitud correlacionada sin tefra y, de forma secundaria, a edad en ka.

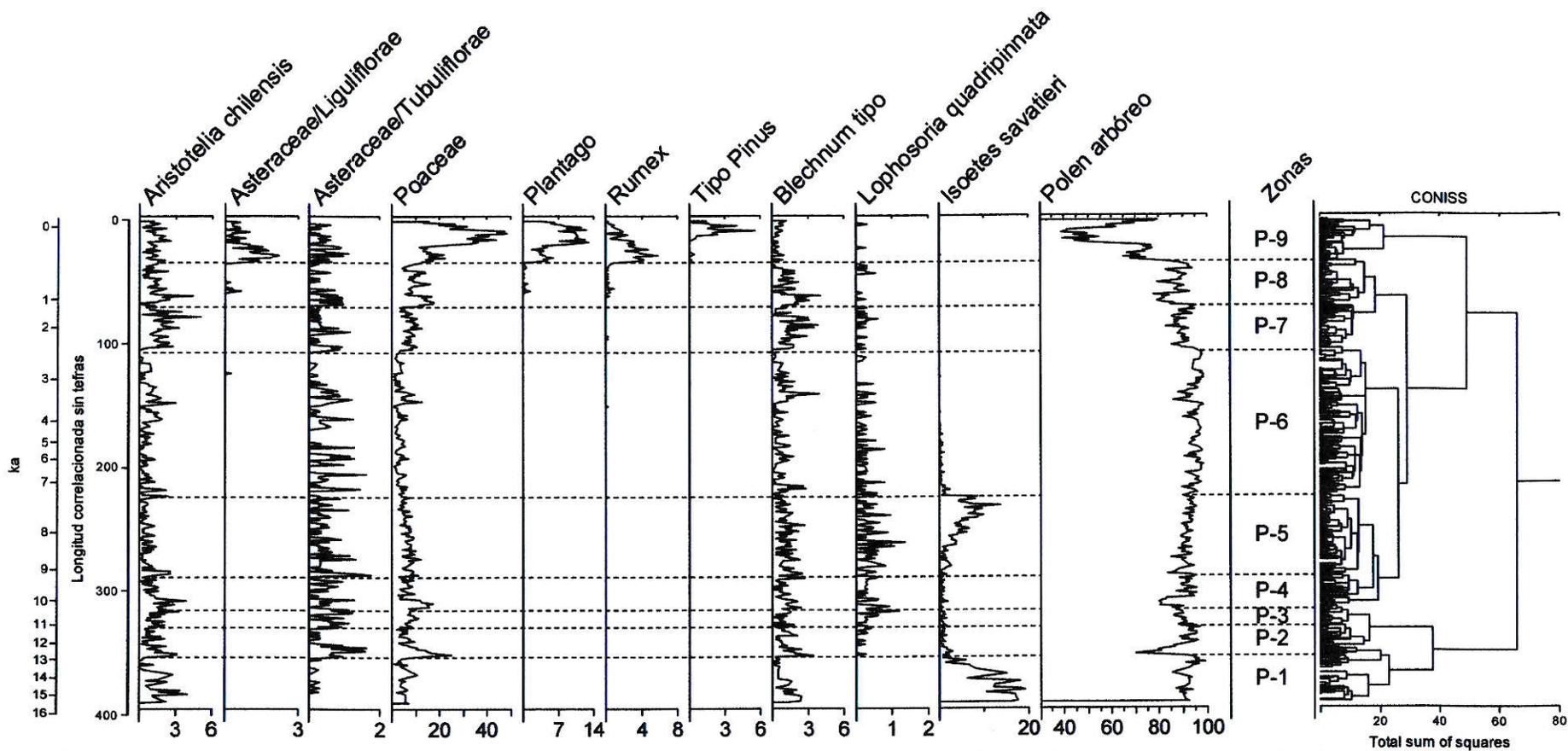


Figura 6. Diagrama de porcentaje de las especies herbáceas, acuáticas, helechos y taxa exóticos. En la derecha se muestra la suma arbórea.

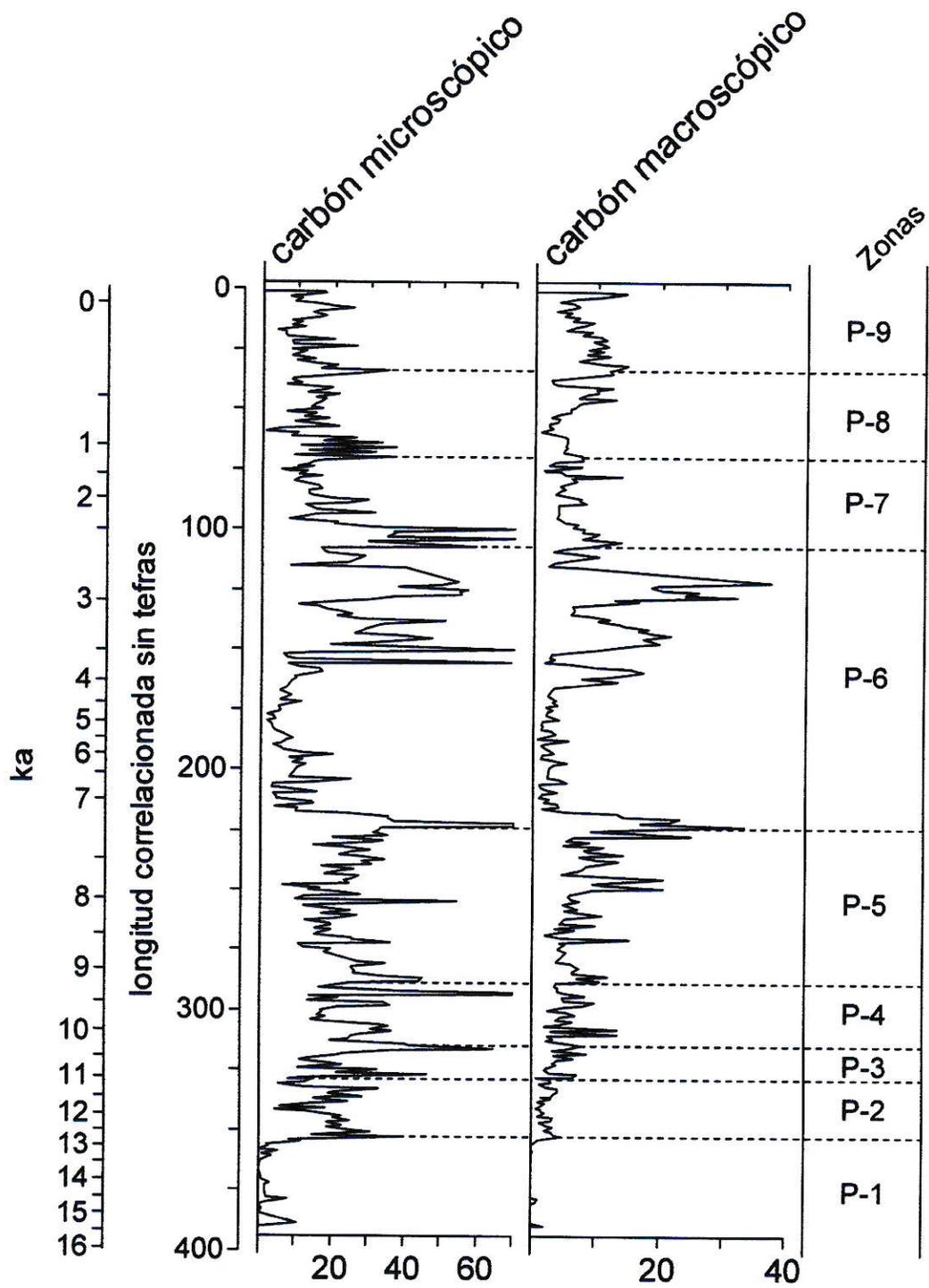


Figura 7. Tasa de acumulación de carbón macro y microscópico de Lago Pichilafquén junto con las zonas polínicas descritas en el texto.

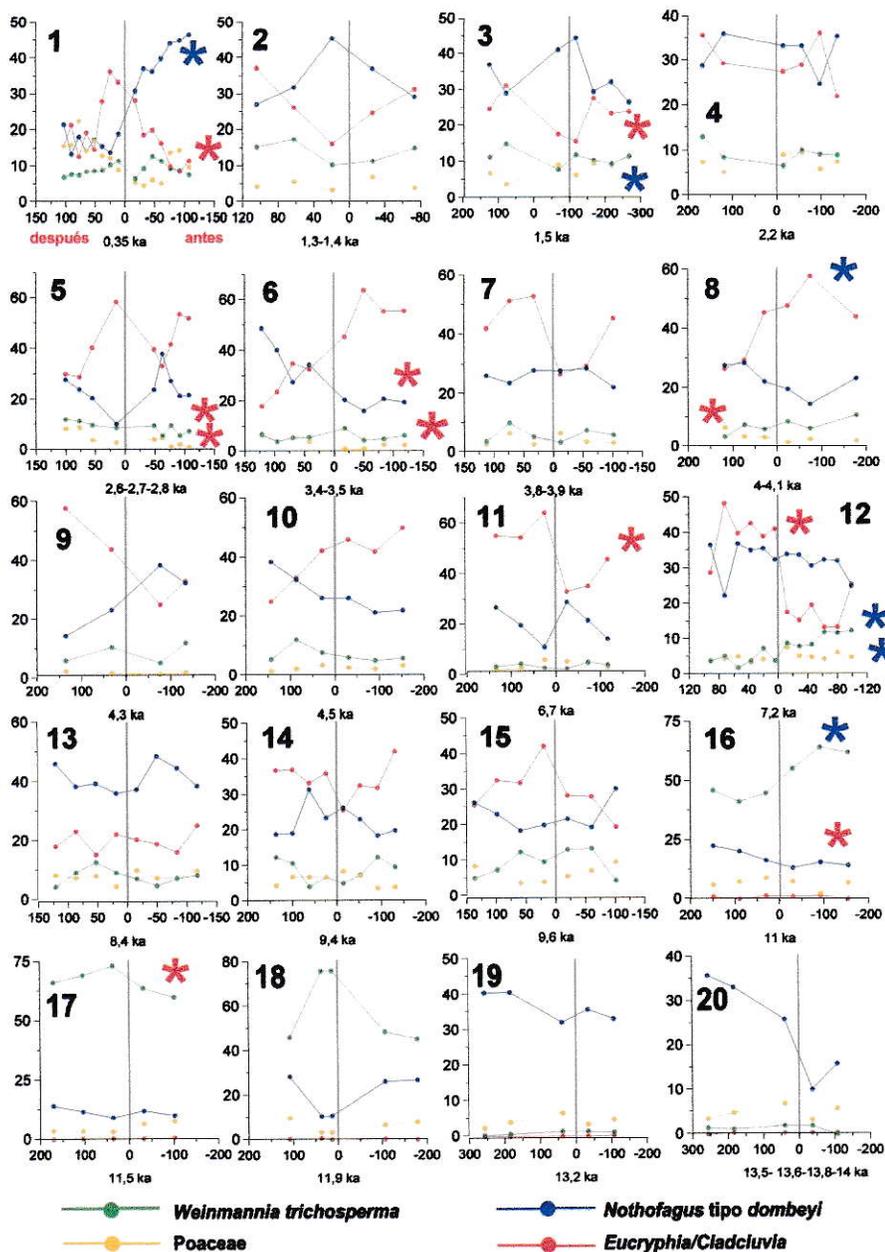


Figura 8. Influencia volcánica sobre la vegetación. En esta imagen se expresan las variaciones de los taxa *Nothofagus tipo dombeyi*, *Eucryphia/Caldcluvia*, *Weinmannia trichosperma* y *Poaceae* alrededor de los niveles piroclásticos. Todos los niveles volcánicos depositados en menos de 100 años se consideraron como un solo "evento analizado" los cuales se encuentran enumerados en la parte superior de cada gráfico (ver tabla 3). Cada evento analizado se encuentra como tiempo "0" en el eje horizontal, expresando las variaciones porcentuales de los taxa seleccionados dentro de un periodo mínimo de 200 años, desde los 100 años antes (-100) y hasta los 100 años después (+100) de cada evento eruptivo. Los asteriscos denotan cambios significativos en la abundde acuerdo al test estadísticos. Los asterisco rojos indican incrementos post-eruptivos, mientras que los asteriscos azules indican disminuciones

Evento analizado	Tefras	Edad tefra (cal BP)	<i>Eucryphia/ Caldcluvia</i>	<i>Nothofagus tipo dombeyi</i>	<i>Weinmannia trichosperma</i>	Poaceae
1	1	340	=	-	=	+
2	2-3	1300-1410	=	=	=	=
3	4	1560	+	=	=	-
4	5	2180	=	=	=	=
5	6-7-8	2670-2760-2820	=	=	+	+
6	9-10	3380-3470	=	+	=	+
7	11-12	3850-3890	=	=	=	=
8	13-14	4020-4110	-	=	=	+
9	15	4320	=	=	=	=
10	16	4540	=	=	=	=
11	17	6710	+	=	=	=
12	18	7210	+	=	-	-
13	19	8430	=	=	=	=
14	20	9440	=	=	=	=
15	21	9600	=	=	=	=
16	22	11.020		+	-	=
17	23	11.540		=	+	=
18	25	11.890		=	=	=
19	26	13.210		=		=
20	27-28-29-30	13.500-13.570-13.780-13.990		=		=

Tabla 3. Resultados del análisis estadístico sobre el efecto de eventos eruptivos individuales sobre la abundancia pos-erupción de algunos taxa. Los eventos analizados se encuentran en la columna del extremo izquierdo. El signo "+" significa incremento significativo ($p < 0,05$) luego de un evento eruptivo. El signo "-" corresponde a una disminución significativa luego de un evento eruptivo y el signo "=" significa que no se detectaron cambios significativos en la abundancia post-tefra. No se realizó el análisis cuando la abundancia de los taxa fue menor al 1%.

5. DISCUSIÓN

5.1. Estratigrafía y cronología

El análisis de Perdida Por Ignición (PPI), las descripciones litológicas, las radiografías y el control cronológico del registro integrado de Lago Pichilafquén indican la persistencia de sedimentación lacustre pelágica durante al menos los últimos 15.300 años. Durante este rango temporal se depositan múltiples niveles discretos cuyas características litológicas (morfología, tamaño y coloración del material) indican un origen volcánico. Estos niveles volcánicos se distribuyen regularmente a lo largo del registro sedimentario (Figura 3). Debido a que Lago Pichilafquén es una pequeña cuenca cerrada, con un área de captura bastante acotada y carente de afluentes y efluentes, se espera que el registro sedimentario maximice la señal paleoambiental local, permitiendo la reconstrucción de la historia de la vegetación, los regímenes de fuego y los niveles piroclásticos exclusivamente de caída en torno al sitio, así como el estudio de posibles asociaciones causales entre ellos.

5.2 Registro de eventos eruptivos

El registro estratigráfico de Lago Pichilafquén incluye al menos 30 tefras, cuyas edades y espesores se muestran en la Tabla 2. La inspección visual y las imágenes radiográficas muestran que todos los niveles volcánicos identificados son estratos horizontales discretos, con contactos clara y nítidamente definidos, lo cual excluye

la posibilidad de retrabajo interno en la cuenca, razón por la cual se interpreta cada tefra como un único evento eruptivo. El registro tefro-estratigráfico de Lago Pichilafquén presenta una recurrencia promedio de eventos eruptivos de 520 años, con periodos particularmente activos entre 14-13,2 ka (5 tefras; 160 años/tefra) y entre 4,5-2,7 ka (11 tefras; 160 años/tefra) (Figura 11). Estos resultados indican, en concordancia con los estudios estratigráficos y tefrocronológicos realizados en el área de Puyehue (Bertrand y col., 2008; Villarosa y col., 2002; Singer y col., 2008), que durante los últimos 15.000 el volcanismo ha sido un fenómeno frecuente en los sectores próximos a la cordillera de dicha área.

Dado que la cantidad y el tipo del material depositado durante una erupción están mayormente condicionados por la dirección e intensidad del viento, la cantidad de ceniza depositada en una columna sedimentaria no es un buen indicador de la intensidad de una erupción, por lo que no es posible hacer una estimación de la severidad de los eventos a partir del espesor de los depósitos volcánicos de Lago Pichilafquén. Si bien existe la posibilidad que luego de una erupción los depósitos volcánico en superficie puedan disminuir su espesor producto de la erosión o lavado por las lluvias, por lo general los niveles volcánicos presentes en sedimentos lacustres subestiman el espesor original en superficie. Esto se debe principalmente a la compresión que ejercen los sedimentos y la columna de agua que sobreyacen a los depósitos volcánicos embebidos en sedimentos lacustres (Magill y col., 2006). Aunque no existe un estudio que compare directamente los espesores de estos dos ambiente deposicionales, niveles piroclásticos superiores a 1000 mm de espesor han sido reconocidos en superficie a varios kilómetros al oeste de Los Andes en la región patagónica (Lara y col., 2006; Villarosa y col., 2006; Singer y col., 2008), mientras

que los niveles de tefra más prominentes en Lago Pichilafquén y en Lago Puyehue (Bertrand y col., 2008) no sobrepasan los 200 mm en ambos casos. Esto sugiere que los niveles de tefra más delgados de Lago Pichilafquén (niveles de 1 cm de espesor registrados a los 14 ka; 13,6 ka; 11,7 ka; 9,6 ka; 9,4 ka; 4,5 ka; 4,3 ka; 4,0 ka; 3,8 ka; 3,5 ka; 3,4 ka; 2,8 ka; 2,7 ka; 2,6 ka y 0,3 ka) pudieron tener efectos catastróficos sobre la vegetación local.

La fuente volcánica de un depósito de tefra puede ser identificada mediante la caracterización geoquímica de diferentes centros volcánicos (Haberle y Lumley, 1998; Villarosa y col., 2002; Daga y col., 2006) y también mediante la correlación cronológica con otras tefras cuya fuente haya sido identificada previamente. Lago Pichilafquén se encuentra a menos de 50 km de los centros eruptivos Puyehue-Cordón Caulle, Antillanca, Puntiafudo y Osorno, todos ellos con reportada actividad postglacial (González-Ferrán, 1994; Figura 1). La proximidad a estos centros eruptivos los convierte en la fuente volcánica más probable, aunque con la información disponible en la actualidad no es posible descartar fuentes más remotas. Si bien se asume con fundamentos estratigráficos que cada nivel piroclástico presente en el registro de Lago Pichilafquén corresponde a un evento eruptivo individual, el registro tefro-estratigráfico podría incluso subestimar el número total de eventos eruptivos ocurridos en la región. Esta subestimación es posible debido a que Lago Pichilafquén se sitúa al oeste de Los Andes por lo cual, considerando la dirección predominante oeste-este del viento, un número indeterminado de erupciones de menor intensidad pudieron no haber alcanzado Lago Pichilafquén.

5.3 Registro de polen y carbón

El análisis de polen y carbón fósil de Lago Pichilafquén proporciona un registro paleoambiental continuo y de alta resolución temporal que documenta los cambios en la vegetación y la actividad de fuego en torno al lago (figura 5 y 6). El registro palinológico es interpretado basándose en la distribución actual de la vegetación, en los transectos de vegetación efectuados en el Parque Nacional Puyehue y considerando las características auto-ecológicas de las especies presentes en el registro. Si bien las taxa de bosque templado-lluvioso dominan gran parte del registro palinológico de Lago Pichilafquén (promedio de polen arbóreo=89%; Figura 6), las variaciones porcentuales de los taxa arbóreos más abundantes revelan prominentes cambios en la composición y estructura al interior del bosque durante los últimos 15.300 años.

El registro comienza a los 15,3 ka con una disminución de Myrtaceae a la par con incrementos de *Hydrangea*, *Lomatia/Gevuina* y *Podocarpus nubigena* (Figura 5; Zona P-1). Actualmente en la Región de Los Lagos las especies de la familia Myrtaceae se distribuyen en altitudes medias y bajas de ambos cordones montañosos, donde forman parte del componente arbóreo y arbustivo de las comunidades de Bosque Valdiviano y Nordpatagónico (Veblen y Schlegel, 1982; Villagrán y col., 1993). En esta región, la liana *Hydrangea* y los árboles del género *Lomatia* y *Gevuina* son característicos de los bosques siempreverde de Los Andes y se presentan mayormente en altitudes entre 100-700 msnm (Donoso y col., 2006), mientras que la conífera *Podocarpus nubigena* es una especie tolerante al frío que crece preferentemente por sobre los 600 msnm (Villagrán, 1993). Valores de

Myrtaceae por sobre 50% al inicio del registro y la posterior expansión de taxa de bosque de mediana altitud sugieren el desarrollo local de un bosque templado siempreverde tipo Nordpatagónico entre 15,3-14,2 ka.

A partir de 14,2 ka los taxa *Hydrangea* y *Lomatia/Gevuina* declinan siendo compensados por incrementos de *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Misodendron* y *Fitzroya/Pilgerodendron*. En Los Andes de la Región de Los Lagos, las especies incluidas en el palinomorfo *Nothofagus* tipo *dombeyi* dominan el estrato arbóreo de las comunidades de bosque de mediana y alta elevación (400-1300 msnm). Nuestro análisis de la vegetación en algunos sectores del Parque Nacional Puyehue indica que las especies *N. dombeyi*, *N. pumilio* y *N. antarctica* (todas incluidas en el palinomorfo *Nothofagus* tipo *dombeyi*) se presentan en abundancia a nivel local entre 600-1300 msnm (Figura 2). Por su parte, las coníferas resistentes al frío *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum* se localizan mayormente en altitudes entre 700-1000 msnm en los Andes de la Región de Los Lagos (Veblen y Schlegel, 1982). El incremento de *Misodendron* sugiere la presencia local de *Nothofagus*, mientras que un aumento de *Nothofagus* tipo *dombeyi* y las coníferas antes mencionadas a partir de 13,7 ka sugieren a su vez una transición hacia un ensamble Nortpatagónico dominado por *Nothofagus* y coníferas criófilas. La disminución conjunta de *Hydrangea* y *Lomatia/Gevuina* sugiere una apertura del dosel en conjunto con una disminución en la diversidad de especies de mediana y baja elevación. En su conjunto, estos resultados sugieren un pulso de enfriamiento e incremento de las precipitaciones con respecto al periodo previo a 13,7 ka. En concordancia con esto, la tasa de acumulación de carbón macroscópico se mantiene cercana a cero durante todo este periodo.

En síntesis, la presencia de taxa cuya distribución actual en los Andes de la Región de Los Lagos se restringe a las zonas andinas por sobre los 400 msnm (más de 180 m sobre la posición actual de Lago Pichilafquén) entre 15,3-12,7 ka sugiere la permanencia de condiciones frías y húmedas relativa a los parámetros actuales en torno a Lago Pichilafquén durante dicho periodo (Figura 5; Zona P-1). Esta interpretación es consistente con la ausencia de fuegos locales.

Nothofagus tipo *dombeyi* domina el ensamble polínico entre 13,7 y 12 ka, siendo interrumpido por una sucesión de cambios que incluye la rápida y breve expansión de Poaceae a los 12,7 ka y un abrupto incremento de *Weinmannia trichosperma* a la par con incrementos menores de *Blechnum*, Asteraceae y *Aristotelia chilensis* a los 12,6 ka (Figura 5 y 6; Zona P-2). *W. trichosperma* alcanza valores por sobre 75% a 11,6 ka y luego declina gradualmente, alcanzando valores basales (~10%) en torno a 9,7 ka (Figura 5; Zona P-3). La expansión de *W. trichosperma* provoca una disminución considerable de todos los taxa polínicos dominantes entre 15,3-12,7 ka y marca el inicio de la depositación de carbón macro y microscópico en el registro de Lago Pichilafquén. *W. trichosperma* ha sido descrita como una especie relativamente sombra-intolerante capaz de colonizar áreas recientemente perturbadas producto de su gran producción de semillas (7-9 millones de semilla por hectárea) y por la alta capacidad germinativa de éstas (Lusk, 1999; Donoso y col., 2006). El abrupto incremento de Poaceae y *Aristotelia* entre 11,7-11,5 ka representa la respuesta inicial de la vegetación a un evento de apertura de bosque, el cual es seguido por un rápido establecimiento de *W. trichosperma*. En las laderas occidentales de Los Andes de la Región de Los Lagos, *W. trichosperma* se presenta principalmente a altitudes entre 600-900 msnm, usualmente acompañada por *N. dombeyi* y por coníferas como

Saxegothaea conspicua y *Podocarpus nubigena* (Veblen y Schlegel, 1982, Villagrán 1993). La distribución altitudinal actual de *W. trichosperma* sugiere la mantención de condiciones frías en relación a las actuales entre 12,7-11 ka (Zonas P-2 y P-3). Sin embargo, el comienzo de la actividad de fuego en el sitio sugiere un incremento en la estacionalidad de las precipitaciones, en particular un aumento en las anomalías negativas de precipitación estival. La simultaneidad entre el comienzo de la actividad de fuego y la expansión de *W. trichosperma* sugiere efectos sinérgicos entre la ocurrencia de incendios y el establecimiento/persistencia de esta especie.

El taxón valdiviano *Eucryphia/Caldcluvia* aumenta abruptamente a partir de 10,2 ka y se estabiliza en torno a ~20% entre 9,1-7,2 ka (Figura 5; Zona P-4). Durante este intervalo incrementan *Tepualia stipularis*, *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Hydrangea*, *Isoetes* y Poaceae. La tasa de acumulación de carbón macro y microscópico muestra sustanciales incrementos con respecto al periodo anterior. *Eucryphia cordifolia* al igual que *Caldcluvia paniculata* son especies características de los bosques Valdivianos de baja altitud en la Cordillera de Los Andes de la Región de Los Lagos (Veblen y Schlegel, 1982). En nuestro muestreo de la vegetación del Parque Nacional Puyehue, *E. cordifolia* se presenta por debajo de los 650 msnm (Figura 2). La aparición de taxa de baja altitud, la diversificación del ensamble arbóreo y el incremento de la actividad de fuego sugieren en conjunto considerables aumentos de temperatura y disminución de precipitaciones entre 10,2-7,2 ka (Figura 5 y 7; Zonas P-4 y P-5). La expansión de la acuática *Isoetes* sugiere una fase regresiva lacustre provocada por una migración centrípeta de ambientes litorales hacia el centro de Lago Pichilafquén. El incremento de *Tepualia stipularis* es interpretado de manera similar pues esta especie, al igual que *Isoetes*, se desarrolla comúnmente en los

márgenes de los lagos, incluso en sectores inundados (Moreno, comunicación personal).

A partir de 7,2 ka ocurre una reexpansión de *Eucryphia/Caldcluvia* y una disminución de todos los otros taxa, incluyendo la desaparición de *Isoetes* y una abrupta disminución de *T. stipularis* (descenso de 5 a 1 %). *Eucryphia/Caldcluvia* muestra fluctuaciones sostenidas de gran magnitud (entre 70-20%) a escalas de tiempo milenial entre 7,1-2,7 ka, mientras que el porcentaje de polen arbóreo se mantiene prácticamente invariante por sobre 90% gracias a fluctuaciones compensatorias de *Nothofagus* tipo *dombeyi* y *Weinmannia trichosperma* (Figura 5; Zona P-6). Consecuentemente con lo anterior, la reexpansión de *Eucryphia/Caldcluvia* ocurrida a 7,2 ka podría ser interpretada como una respuesta a un nuevo incremento de temperatura y disminución de la humedad. Sin embargo, las rápidas disminuciones de *Isoetes* y *T. stipularis* a partir de la misma fecha sugieren una fase transgresiva lacustre gatillada por incrementos en los montos de precipitación y/o menor evaporación relacionada con condiciones más frías. Esta interpretación es sustentada por los abruptos descensos de la acumulación de carbón macro y microscópico registrados al mismo tiempo que la disminución de *Isoetes* y *T. stipularis* (Figura 7; Zona P-5 y P-6), por lo cual inferir una transición hacia condiciones más cálidas y con menores precipitaciones a partir de 7,2 ka basándose en el incremento de *Eucryphia/Caldcluvia* es incompatible con todas estas evidencias. La presencia de 13 niveles piroclásticos en el registro estratigráfico entre 7,2-2,6 ka sugiere que el régimen de perturbaciones volcánicas podría estar relacionado con los cambios en la abundancia de *Eucryphia/Caldcluvia* durante este periodo.

A partir de 2,6 ka ocurre una marcada disminución en la frecuencia de eventos eruptivos y en la actividad de fuego local. A partir de esta misma fecha el taxón *Eucryphia/Caldcluvia* comienza a declinar sostenidamente, llegando a valores mínimos en torno a 0,8 ka (desde ~65% a ~20%). La disminución de *Eucryphia/Caldcluvia* es compensada por incrementos de *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Misodendron* y *Weinmannia trichosperma* los cuales se extiende hasta los 0,4 ka (Figura 5; Zonas P-7 y P-8). Los incrementos de estas taxa sugieren el desarrollo de un bosque Nordpatagónico dominado por especies del género *Nothofagus*, indicando la permanencia de condiciones templado-húmedas entre 2,6-0,4 ka. La baja acumulación de carbón macro y microscópico entre 2,8-0,8 ka es consecuente con esta interpretación.

El registro de Lago Pichilafquén muestra fluctuaciones de *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Eucryphia/Caldcluvia* y Poaceae a escalas de tiempo centenal durante los últimos 1000 años (Figuras 5 y 6; Zona P-9). Estas oscilaciones culminan con un fuerte incremento de herbáceas a partir de 0,3 ka (Poaceae, *Plantago*, *Rumex*) y la aparición de polen de *Pinus* sp. (Figura 6) en torno a 1860 AD, indicando un periodo de intensa perturbación y disminución en la cobertura de la vegetación arbórea durante la colonización europea en la región.

5.4. Comparaciones con otros sitios de la Región de Los Lagos

El registro de polen y carbón de Lago Pichilafquén indica condiciones templado-húmedas entre 15,3-11,6 ka. Una intensificación de esta tendencia relativamente fría es representada por un pulso de enfriamiento inferido a partir del incremento de taxa representativos del Bosque Nordpatagónico con coníferas entre 13,7-11,6 ka. Si bien

los regímenes de perturbación volcánica y la actividad de fuego no permite inferir una señal climática clara entre 11,6-10,2 ka, el incremento de *Nothofagus* tipo *dombeyi* durante este periodo podría indicar la mantención de menores temperatura que las actuales hasta 10,2 ka. En su conjunto, estos resultados replican en buena medida el patrón multimilenial de variaciones climáticas descrito en la Región de Los Lagos, el cual muestra un periodo de enfriamiento a partir de los 15 ka y una acentuación de esta tendencia en torno a los 13,5 ka (mas específicamente 13,5 ka en sitio Huelmo [Moreno y León, 2003], 13,8 ka en Lago Condorito [Moreno, 2004], 13,1 ka en Lago Puyehue [Bertrand y col., 2008]). La notable similitud en la cronología y sentido de los cambios climáticos inferidos del registro de Lago Pichilafquén con respecto a los otros sitios en la región entre 15,3-10,2 ka implica que la variabilidad climática a escala milenial afectó homogéneamente el área norte de la Región de Los Lagos, y en particular las zonas adyacentes a la Cordillera de Los Andes.

El incremento rápido de *Weinmannia trichosperma* iniciado a 12,6 ka en Lago Pichilafquén no es un evento local. Incrementos de gran magnitud (40-60%) de *W. trichosperma* en conjunto con aumentos en la depositación de carbón se registran entre 12,9-12,5 ka en el sector de Seno de Reloncaví (Moreno y León, 2003; Moreno, 2004) y entre 12-11,5 ka en el sector centro-este de Isla Grande de Chiloé (Abarzúa y col., 2004; Abarzúa y Moreno, 2008). Se ha sugerido que el abrupto incremento de *Weinmannia trichosperma* podría estar relacionado con erupciones volcánicas, con una transición hacia condiciones más cálidas y secas o con una alta actividad de fuego a nivel regional (Moreno y León, 2003; Moreno, 2004; Abarzúa y col., 2004; Abarzúa y Moreno, 2008). El registro de Lago Pichilafquén no muestra

cambios importantes en la abundancia de *W. trichosperma* asociados estratigráficamente a la depositación de niveles piroclásticos (Tabla 3; Figura 11). Estudios acerca de la estructura de bosques afectados por volcanismo en la Región de Los Lagos muestran que *Nothofagus dombeyi* y *Eucryphia cordifolia*, especies sombra-intolerantes y de crecimiento más rápido que *W. trichosperma*, dominan las zonas afectadas por erupciones volcánicas recientes (Veblen & Ashton, 1978). Si la expansión de *W. trichosperma* estuviera directa o indirectamente influenciada por evento(s) volcánico(s), se esperaría una expansión adicional de otros taxa oportunistas o pioneros tales como *Nothofagus* tipo *dombeyi* o *Eucryphia/Caldcluvia*. Sin embargo, durante el periodo de dominancia de *W. trichosperma*, *N.* tipo *dombeyi* muestra una rápida disminución mientras que *Eucryphia/Caldcluvia* no aparece consistentemente en el registro sino hasta 10,4 ka (Figuras 5 y 11). Si bien existe la posibilidad que el contexto climático frío haya impedido el establecimiento de estas 2 especies, el registro de Lago Pichilafquén indica con claridad que la caída de ceniza volcánica no fue un agente directamente relacionado con la expansión de *W. trichosperma*.

Un aspecto clave en esta discusión es que en Lago Pichilafquén, al igual que en varios de los sitios al sur de la Región de Los Lagos, el rápido incremento de *W. trichosperma* ocurre a la par con incrementos en la actividad de fuego (Moreno y col., 2001; Abarzúa y Moreno, 2008) (Figura 7; Zona P-2), indicando un periodo de incendios a escala regional, el cual posiblemente esté relacionado a una reducción de las precipitaciones o a un incremento en la estacionalidad de estas (Massferro y col., 2009). Debido a su capacidad de colonizar áreas recientemente perturbadas, es muy probable que la apertura del dosel arbóreo, ya sea por la ocurrencia de incendios o

por otro tipo de perturbaciones, haya favorecido el establecimiento inicial de *W. trichosperma*. En este sentido, la drástica disminución del porcentaje de polen arbóreo ocurrida justo antes del auge de *W. trichosperma* en Lago Pichilafquén (Figura 6) pudo haber promovido el establecimiento inicial de esta especie.

La expansión sincrónica de *W. trichosperma* en Lago Pichilafquén y los sitios ubicados en el sector sur de la Región de Los Lagos (especialmente los sitios del sector de Seno de Reloncaví) sugiere un forzante climático de amplia escala regional (>250 km). En Lago Pichilafquén la dominancia de *W. trichosperma* es interpretada como la mantención de condiciones frías en torno al lago. En concordancia con esto, el clima regional ha sido descrito como frío en relación a las condiciones actuales en otros trabajos (Moreno y León, 2003; Massaferro y col., 2009). Es posible que este contexto climático frío haya favorecido el desarrollo *W. trichosperma*, especie que en la actualidad crece mayormente entre 400-900 msnm (al menos 200 m por sobre lago Pichilafquén) en Los Andes de La Región de Los Lagos (Villagrán, 1993). *W. trichosperma* es una especie bastante longeva que puede llegar a vivir más de 700 años [Lusk, 1999]). En Lago Pichilafquén, la dominancia de esta especie se extiende aproximadamente por 1.600 años, lo cual pudo haber implicado no más que unas pocas generaciones mantenidas en el paisaje, durante un momento climático singular y con un régimen de perturbaciones por fuego mayor que en el tramo anterior. Todo esto pudo haber impedido, tanto el establecimiento de otras especies de crecimiento más rápido, como el posterior reemplazo por parte de especies más tolerantes a la sombra.

Por otro lado, el inicio de la expansión de *W. trichosperma* ocurrió durante un periodo reportado de asentamiento humano en la región (Pino y Dillehay, 1988), y a

la par con un intervalo de alta actividad de fuego a nivel regional. Si bien la existencia de fuegos dentro de un periodo en donde las condiciones climáticas han sido descritas como frías relativa a las condiciones actuales sugiere un componente antropogénico, la coherencia del registro de fuego de Lago Pichilafquén con el patrón regional es más compatible con un forzante climático. Nuevos registros paleoambientales, y una mejor integración entre estos registros y la evidencia arqueológica permitirán entender más claramente el eventual rol humano en los abruptos cambios en la vegetación descritos entre 14-10 ka.

El taxón valdiviano *Eucryphia/Caldcluvia* incrementa rápidamente a partir de 10,2 ka en el registro de Lago Pichilafquén, lo cual es interpretado como una respuesta a incremento en la temperatura y un descenso en las precipitaciones regionales. Una vez más estos resultados son muy similares a los reportados en sitios al sur de Lago Pichilafquén (Moreno y León, 2003; Moreno, 2004 [Figura 10]), en donde la abrupta aparición de *Eucryphia/Caldcluvia* ha sido interpretada como el establecimiento de condiciones más cálidas y secas que las actuales, con posibles incrementos en la estacionalidad de la precipitaciones en torno a 10 ka.

A lo largo de todo el registro polínico, la abundancia del taxón *Nothofagus* tipo *obliqua* permanece baja (<5%) y altamente variable, mostrando una leve tendencia de incremento a través de todo el registro, con porcentajes máximos en torno al 3% durante los últimos 3000 años (Figura 5). Las especies incluidas en este palinomorfo son las más termófilas del género en Sudamérica, por lo que su tendencia de incremento durante los últimos 15.000 años podría estar reflejando un progresivo incremento en la mediterraneidad, con precipitaciones reducidas y veranos más prolongados en relación a una condición glacial previa al comienzo del registro. Sin

embargo, los valores de este palinomorfo son muy bajos como para afirma esto con mayor énfasis.

En particular durante la primera parte del Holoceno (10,4-7,2 ka), *Nothofagus* tipo *obliqua* presenta abundancias muy bajas (promedio = 1%). Más aún, dicho taxón se mantiene con porcentajes por debajo del 5% durante todo el registro (Figura 5), lo cual indica una mínima presencia de Roble o Raulí en torno a Lago Pichilafquén y la ausencia local de Bosque Deciduo de Baja Elevación durante los últimos 15.000 años. Estos resultados se asemejan a los obtenidos en sitios ubicados en el sector sur de la Región de Los Lagos y se diferencian de los sitios ubicados al norte de Lago Pichilafquén. El contraste más marcado es con el sitio Rucañancu (Heusser, 1984) el cual muestra porcentajes de hasta 60% de *N.* tipo *obliqua* entre 9,3-7,8 ka (Figura 8). La distancia entre Lago Pichilafquén y el sitio Rucañancu (130 km) hace posible pensar que las diferencias entre ambos registros hallan sido el resultado de genuinas variaciones latitudinales en la composición de la vegetación. Si bien existe la posibilidad que *Nothofagus obliqua* o *Nothofagus alpina* pudiera haber habitado sectores más al sur del Valle Longitudinal en donde las condiciones topográfica y edáficas locales hayan favorecido el desarrollo de estas especies (por ejemplo terrenos planos con suelos trumaos de gran profundidad), los resultados indican que durante el primer tercio del Holoceno el límite sur de la distribución del Bosque Deciduo de Baja Elevación en el sector este del Valle Longitudinal se situó entre los 130 kilómetros que separan al sitio Rucañancu de Lago Pichilafquén.

La baja abundancia de *N.* tipo *obliqua* en Lago Pichilafquén es inconsistente con el registro de Lago Puyehue (Vargas-Ramírez y col., 2008), el cual muestra porcentajes en torno a 15% de *N.* tipo *obliqua* durante los últimos 15.500 años. La proximidad

entre Lago Puyehue y Lago Pichilafquén (7 km) sugiere que las diferencias entre ambos registros no están mayormente relacionadas con diferencias genuinas en la vegetación, por lo cual las causas de estas diferencias podrían explicarse en relación a: (1) diferencias en el tipo de cuenca lacustre (cuenca abierta a múltiples afluentes fluviales en el caso de Lago Puyehue, versus pequeña cuenca cerrada que maximiza una señal local en el caso de Lago Pichilafquén) o (2) problemas metodológicos. Vargas-Ramírez (2008) indica que el procesamiento de las muestras palinológicas de Lago Puyehue incluyó un tamizado con mallas de 12 μm , lo cual ciertamente debe haber mermado la abundancia de granos de polen con tamaños en torno a 10-15 μm (*Weinmannia trichosperma*, *Caldcluvia paniculata* y *Eucryphia cordifolia*), provocando un incremento artificial en la abundancia porcentual de otros taxa, incluyendo *N. tipo obliqua*.

La presencia de *N. tipo obliqua* en el sitio cordillerano La Cumbre ([41°S, 71°O; 975 msnm] Villagrán, 1980) durante la primera parte del Holoceno ha sido interpretada por Villagrán (1991) como una expansión de Roble hacia el sur de la Región de Los Lagos por el sector andino. Los resultados de Lago Pichilafquén sugieren que bosques deciduos de Roble durante la primera parte del Holoceno no ocuparon el sector del Valle Longitudinal más próximo a Los Andes a los 40°S. Si bien hay que considerar que el aumento en los porcentajes de un determinado taxa puede deberse a incrementos a partir de individuos presentes localmente en bajas densidades (lo cual no necesariamente implica la llegada de nuevas poblaciones a través de movimientos geográficos), la supuesta expansión de roble hacia el sur durante la primera parte del Holoceno pudo haber incluido alternativamente una ruta por los sectores del Valle

Longitudinal más próximos a la cordillera de La Costa o a través de este mismo cordón montañoso y, posteriormente, un ingreso hacia el sector andino por algún otro sector de la Región de Los Ríos o de Los Lagos. Considerando que tanto los sitios ubicados en el Seno de Reloncaví (sitio Huelmo [41°S, 73°O; 25 msnm] Moreno y León, 2003; Lago Condorito [41°S, 73°O; 100 msnm] Moreno, 2004), como los sitios del sector de Puerto Montt (sitios Alerce I, II y III [41°S, 72°O; 100 msnm] Heusser, 1966) muestra abundancias de *N.* tipo *obliqua* iguales o menores que Lago Pichilafquén a inicios del Holoceno, este supuesto ascenso de roble hacia Los Andes tampoco ocurrió por el Valle Longitudinal al sur de Lago Llanquihue.

Debido a su ubicación, integridad estratigráfica y preciso control cronológico, el registro palinológico de Lago Condorito (Moreno, 2004) permite reconstruir el patrón milenial de variabilidad climática de la Región de Los Lagos durante los últimos 15.000 años. Consecuentemente con su ubicación relativamente más alejada de Los Andes (~110 km al SW de Lago Pichilafquén), Lago Condorito revela la presencia de tan sólo 2 tefras (Figura 10), indicando que la actividad volcánica ha sido considerablemente menor que en Lago Pichilafquén. Al mismo tiempo, ambos sitios se ubican en el Valle Longitudinal de la Región de Los Lagos y por ello presenta temperaturas y regímenes de precipitación similares. Por estas razones, las comparaciones entre Lago Pichilafquén y Lago Condorito permiten detectar divergencias con respecto al patrón regional, las cuales en Lago Pichilafquén podrían ser atribuibles a factores no-climáticos. La primera divergencia clara entre estos 2 sitios ocurre a 8,4 ka, cuando en Lago Condorito el taxón *Eucryphia/Caldcluvia* comienza a descender desde porcentajes de ~30% mientras que en Lago Pichilafquén

persiste con abundancias de ~20%, formando en este último sitio un plató que se extiende hasta 7,2 ka (Figura 10). A partir de 7,2 ka, la divergencia del registro palinológico de Lago Pichilafquén con respecto al patrón climático regional se acentúa. Entre 7,2-2,6 ka el registro muestra un segundo pulso de incremento de *Eucryphia/Caldcluvia* mientras que Lago Condorito muestra un rápido descenso de *Eucryphia/Caldcluvia* a partir de 7,6 ka, alcanzando valores mínimos en torno a 6,9 ka (Figura 10).

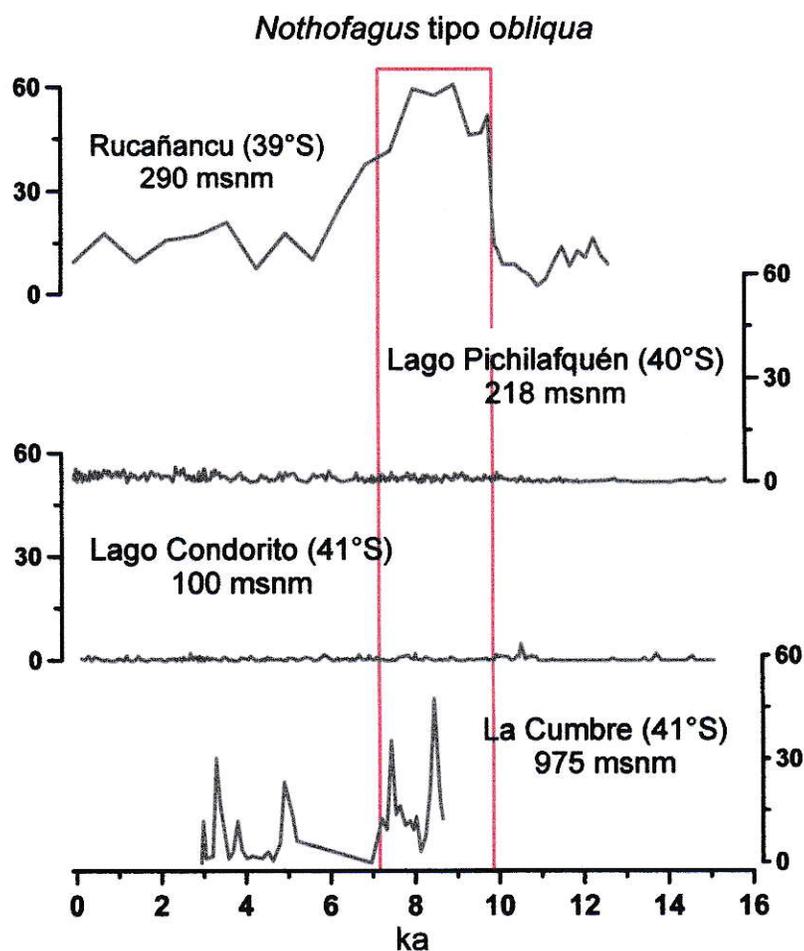


Figura 9. Comparación entre la abundancia del taxón *Nothofagus* tipo *obliqua* presente en los sitios Rucañancu (Heusser, 1984), Lago Pichilafquén, Lago Condorito (Moreno, 2004) y La Cumbre (Villagrán, 1980). El rectángulo con bordes rojos demarca el intervalo 10,5-7,5 ka, el cual ha sido descrito como un momento relativamente cálido y seco en la Región de Los Lagos.

En Lago Pichilafquén, simultáneamente al segundo pulso de incremento de *Eucryphia/Caldcluvia* ocurren drásticas disminuciones de *Tepualia stipularis* e *Isoetes*, lo cual sugiere un aumento en los niveles lacustres asociados posiblemente a incremento de precipitaciones. La rápida disminución en la acumulación de carbón macro y microscópico a partir de 7,2 ka es consistente con esta interpretación. Esta evidencia es adicionalmente sustentada por registros paleoclimáticos regionales, los cuales muestran un incremento en la humedad comenzado entre 7,9-7,6 ka (Abarzúa y col., 2004; Moreno, 2004). El incremento de un taxón termófilo y resistente a sequías de verano como *Eucryphia/Caldcluvia* en conjunto a un aumento en los niveles lacustres y a una disminución en la actividad de fuego en Lago Pichilafquén es claramente inconsistente. La divergencia del registro de *Eucryphia/Caldcluvia* con respecto al sitio Lago Condorito (Figura 10) abre la posibilidad que entre 7,2-2,6 ka los principales cambios en la vegetación arbórea en Lago Pichilafquén no hayan sido influenciados directa o exclusivamente por variaciones climáticas.

5.5. Influencia volcánica sobre la vegetación

La tefrostratigrafía de Lago Pichilafquén incluye 30 niveles piroclásticos distribuidos en el registro sedimentario (Tabla 2; Figura 3). De un total de 20 eventos eruptivos, 9 (45%) coinciden con cambios significativos en los porcentajes de al menos uno de los taxa más abundantes del registro (Tabla 3; Figura 8 y Figura 11).

Un dato relevante del registro palinológico es que, exceptuando Myrtaceae, en promedio menos del 5% de la abundancia total de polen durante los últimos 15.000 años corresponde a especies descritas como sombra tolerantes o de crecimiento lento

tales como *Aextoxicon punctatum*, *Laureliopsis philippiana*, *Dasyphyllum diacanthoides* o *Pococarpus nubigena*, *Saxegothaea conspicua*.

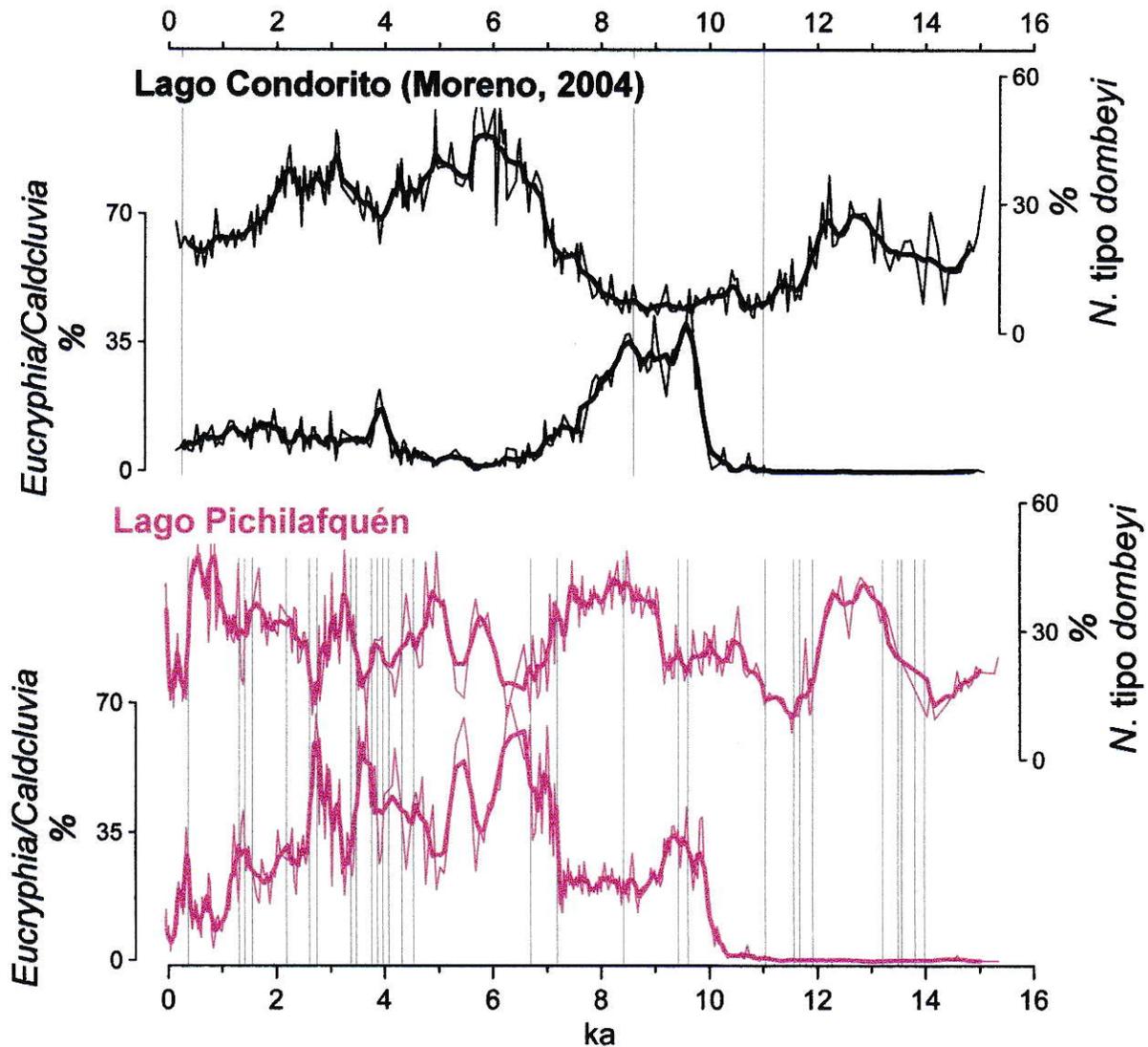


Figura 10. Comparación entre la abundancia de los taxa *Nothofagus* tipo *dombeyi* y *Eucryphia/Caldcluvia* de los registros de Lago Pichilafquén (curvas rojas) y Lago Condorito ([curvas negras] Moreno, 2004). Los registros de ambos sitios se muestran en conjunto con sus respectivos niveles piroclásticos (al registro de Lago Condorito se le añadió una tefra registrada a los 8,3 ka en el sitio Huelmo, ubicado ~15 km de Lago Condorito). Todas las curvas están expresadas con sus valores porcentuales originales y a través de medias móviles triangulares (ver sección 3.4 de Materiales y Métodos).

Estas especies suelen dominar los bosques con baja frecuencia de perturbaciones y por lo general se presentan en mayor abundancia en las comunidades forestales de la Cordillera de La Costa de la Región de Los Lagos (Veblen y col, 1981; Lusk, 1999; Donoso y col., 2006). A través del registro de Lago Pichilafquén, alternan dominancia los taxa *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Weinmannia trichosperma*, *Eucryphia/Caldcluvia* y Poaceae, todos ellos descritos como sombra intolerantes que suelen proliferar en ambientes donde las perturbaciones son frecuentes. Teniendo en consideración que la afirmación anterior no implica que dichos taxa sean insensibles a variaciones en las condiciones climáticas, estos resultados indican que al menos durante los últimos 15.500 años la vegetación en torno a Lago Pichilafquén ha estado dominada mayormente por las mismas especies que en la actualidad dominan los bosques andinos de mediana altitud en las Regiones de Los Ríos y Los Lagos.

Debido a su rápido crecimiento y a la capacidad de inhibir la regeneración de otras especies arbóreas, las especies de bambú del género *Chusquea* (Poaceae) suelen colonizar los espacios generados por caídas de árboles o los sitios recientemente perturbados por fuego (Veblen y Schlegel, 1982; González y col., 2002). Esta colonización ocurre mayormente vía expansión vegetativa pues varias de las especies de este género florecen masivamente cada 60-70 años (Veblen, 1982a). Sin embargo, en el registro de Lago Pichilafquén no existe una asociación estratigráfica sistemática entre eventos volcánicos e incrementos en la abundancia de Poaceae (Figura 11). Los resultados del análisis estadístico se encuentran en concordancia con esto, mostrando aumentos post-erupción en solo 4 de los 20 eventos eruptivos analizados (Tabla 3; Figura 8, eventos 1, 5, 6 y 8). En conjunto, estos resultados indican que las especies

de la familia Poaceae se vieron escasamente favorecida por la ocurrencia de eventos eruptivos. La débil respuesta de Poaceae en el registro palinológico sugiere que la mayoría de las erupciones analizadas no provocaron caídas masivas de árboles, evitando con ello la generación de los claros de bosque necesarios para la proliferación de *Chusquea*. Alternativamente, existe la posibilidad que la caída de ceniza volcánica haya gatillado proliferaciones vegetativas de Poaceae, las cuales debido a su carácter asexual serían invisible en el registro palinológico. Sin embargo, al considerar la baja abundancia de otros taxa indicadores de vegetación abierta (por ejemplo *Aristotelia chilensis* o *Blechnum*) y la mantención de abundancias de polen arbóreo por sobre el 80% durante gran parte del registro, la explicación más probable implica la mantención de una vegetación cerrada, sin expansión de elementos herbáceos o arbustivos luego de la mayoría de los eventos eruptivos.

Dentro de las especies arbóreas, *Nothofagus dombeyi* ha sido descrita como una especie colonizadora de ambientes afectados por volcanismo (Veblen y Ashton 1978). Sin embargo, de manera similar a Poaceae, el palinomorfo *Nothofagus* tipo *dombeyi* no muestra una asociación estratigráfica consistente entre incrementos en la su abundancia y eventos eruptivos (Figura 11), indicando que en torno a Lago Pichilafquén, *Nothofagus* tipo *dombeyi* no ha sido particularmente favorecido por la ocurrencia de eventos eruptivos. Consecuentemente, el análisis estadístico muestra incrementos significativos post-erupción en solo 2 de los 20 eventos analizados (Tabla 3; Figura 8, eventos 6 y 16).

A diferencia de los taxa *Nothofagus* tipo *dombeyi* y *Poaceae*, el taxón *Eucryphia/Caldcluvia* muestra frecuentes asociaciones estratigráficas entre incrementos en su abundancia y la ocurrencia de eventos eruptivos durante gran parte del registro (Figura 10 y Figura 11), sugiriendo que este taxón ha sido el más favorecido por la actividad volcánica. El análisis estadístico de *Eucryphia/Caldcluvia* revela incrementos significativos luego de la ocurrencia de 3 de 15 eventos eruptivos (Tabla 3; Figura 8, eventos 3, 11 y 12). De particular interés son las tefras datadas a 8,4, 7,2 y 6,7 ka (Figura 8, eventos 13, 12 y 11). Aunque la tefra datada en 8,4 ka no muestra incrementos significativos de *Eucryphia/Caldcluvia* (Tabla 3), su interés radica en que ocurre simultáneamente al comienzo del descenso de dicho taxa en Lago Condorito (Figura 10), lo cual ha sido interpretado en este sitio como una tendencia de disminución de temperatura e incrementos de la humedad (Moreno, 2004). Si bien la mantención de *Eucryphia/Caldcluvia* en Lago Pichilafquén podría deberse a su ubicación más septentrional (más de 100 km al norte de Lago Condorito), el evento eruptivo de 8,4 ka pudo haber promovido la mantención de *Eucryphia/Caldcluvia* en torno a Lago Pichilafquén bajo condiciones climáticas regionales adversas para su óptimo desarrollo (temperaturas más bajas en relación a los valores actuales e intensas precipitaciones durante todo el año), condiciones que provocarían una disminución de *Eucryphia/Caldcluvia* en las zonas más alejadas a la Cordillera de Los Andes.

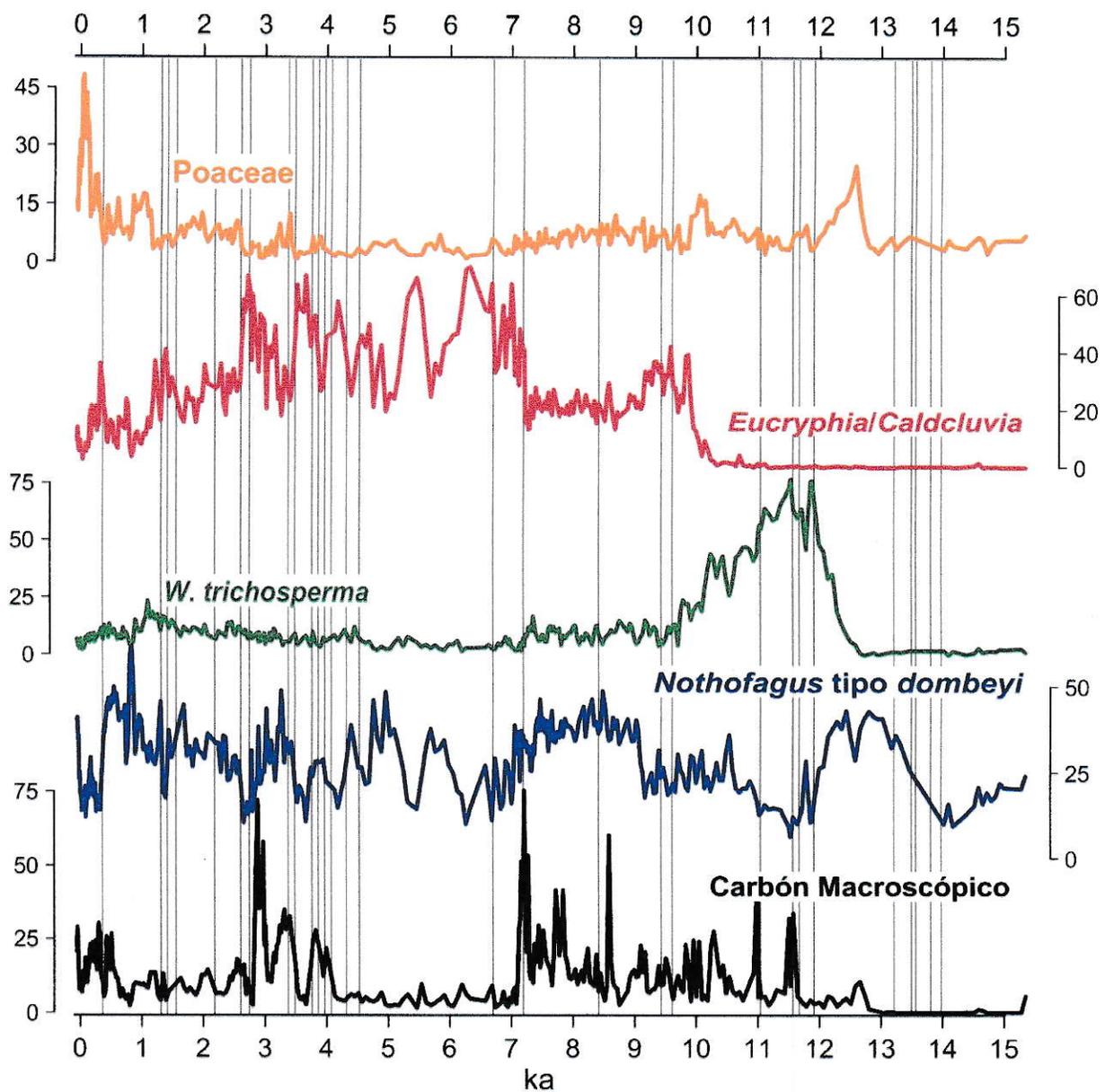


Figura 11. Comparación entre los taxa más importantes del registro de Lago Pichilafquén y la tasa de acumulación de carbón macroscópico. Las líneas verticales grises representan los eventos eruptivos registrados en Lago Pichilafquén.

Los efectos de las erupciones registradas a los 7,2 y 6,7 ka son más evidentes que la erupción de los 8,4 ka pues en ambos casos se registran incrementos de gran magnitud (>19%) de *Eucryphia/Caldcluvia* (ambos incrementos estadísticamente significativos [Tabla 3]) y abruptos descensos de todos los taxa dominantes previo a la ocurrencia de ambas erupciones, marcando el comienzo de un periodo de dominancia de *Eucryphia/Caldcluvia* el cual se extiende por más de 4.000 años (Figura 5, Zona P-6). Como ya he mencionado, este periodo ha sido descrito en otros registros palinológicos de la región como un retorno a condiciones frías y húmedas, en particular caracterizado por una declinación del palinomorfo *Eucryphia/Caldcluvia* en Lago Condorito (Moreno, 2004; Figura 10). El registro de Lago Pichilafquén muestra evidencia adicional e independiente que sugiere, en concordancia con el patrón regional, un incremento en la humedad y una disminución de la temperatura a partir de ~7 ka. Esta evidencia es: (1) una fase transgresiva lacustre a los 7,2 ka y (2) una drástica disminución en la acumulación de carbón macro y microscópico entre 7,2-4 ka. Los rápidos incrementos de *Eucryphia/Caldcluvia* registrados puntualmente a los 7,2 y 6,7 ka en Lago Pichilafquén resultan claramente divergentes con respecto a la evidencia mencionada recién y con respecto al patrón paleoclimático regional

Un aspecto interesante es que, si bien el análisis del registro de acumulación de carbón macroscópico de Lago Pichilafquén con el programa CharAnalysis muestra que la señal de baja frecuencia se mantiene con valores mínimos entre 7,2-4 ka, CharAnalysis revela a su vez la presencia de múltiples “peaks” o eventos de fuego locales de baja magnitud durante dicho periodo (Figura 12), algunos de ellos asociados a incrementos o a periodos de máxima abundancia de

Eucryphia/Caldcluvia (eventos registrados a los 6,7; 6,3 y 5,5 ka; Figura 12). Esto sugiere que la ocurrencia de fuegos locales sería otro agente de perturbación involucrado en la mantención de este taxón en torno a Lago Pichilafquén durante dicho periodo.

La especie *Caldcluvia paniculata* (Tiaca) ha sido descrita como una especie tolerante a la sombra que no suele aparecer en las etapas iniciales luego de eventos de perturbación (Donoso, 2006), por lo que muy probablemente represente solo una pequeña fracción del porcentaje del palinomorfo *Eucryphia/Caldcluvia* en los niveles asociados a tefras. Por el contrario, las características ecológicas de Ulmo otorgan un análogo actual que relacionan empíricamente a ésta especie con las expansiones post-eruptivas del palinomorfo *Eucryphia/Caldcluvia*. Ulmo es una especie con tolerancia intermedia a la sombra que suele crecer de forma agrupada en claros de bosque (Donoso y col., 2006). Debido a su rápido crecimiento y a la producción de pequeñas semillas aladas capaces de dispersarse por acción del viento, esta especie es capaz de expandir su rango y establecerse rápidamente en áreas afectadas por perturbaciones (Donoso y col., 2006). Adicionalmente, Ulmo puede regenerar rápida y abundantemente desde tocones o raíces luego de incendios o luego de la muerte sincrónica de *Chusquea* sp. (González y col., 2002), lo que le confiere una ventaja en comparación a otras especies arbóreas. En relación a su descripción como especie colonizadora de ambientes perturbados, un reciente modelamiento de la dinámica forestal del Bosque Valdiviano en el sector norte de Isla Grande de Chiloé, indica que Ulmo domina por sobre otras especies arbóreas durante los primeros 400 años de sucesión luego de un evento de deforestación a gran escala (Newton y col., 2009).

Una vez alcanzado porcentajes en torno a 60% posterior a los eventos eruptivos de 7,2 y 6,7 ka en lago Pichilafquén, *Eucryphia/Caldcluvia* muestra fuertes disminuciones compensadas por incrementos de *Nothofagus* tipo *dombeyi* e inmersas dentro de una tendencia multimilenial de disminución de *Eucryphia/Caldcluvia* que culmina con porcentajes en torno a 30% a los ~5 ka (Figura 11). Esta tendencia se mantiene hasta un nuevo periodo de frecuentes eventos eruptivos entre 4,5-2,7 ka. Durante este último periodo *Eucryphia/Caldcluvia* incrementa y alcanza nuevamente valores de ~60% a los 2,7 ka, para luego comenzar un rápido descenso compensado por incrementos de *Nothofagus* tipo *dombeyi*. Esta dinámica sugiere que los altos porcentajes de *Eucryphia/Caldcluvia* podrían representar etapas sucesionales tempranas, gatilladas por sucesivos eventos eruptivos. Los incrementos post-erupción (a escala de siglos) de *Nothofagus* tipo *dombeyi* podrían ser la expresión de una fase climática multimilenial subyacente, caracterizada por temperaturas más bajas que la actualidad y montos superiores de precipitación. El dominio de *Eucryphia/Calcluvia* y su asociación con eventos eruptivos sugiere que la influencia climática regional estaría supeditada por los regímenes de perturbación local entre 7,2-2,7 ka. En este sentido, Veblen y Ashton (1978) han indicado que extensas áreas de bosques andinos dominados por *Nothofagus* constituyen fases sucesionales tempranas como resultado de frecuentes eventos de perturbación catastróficos como deslizamientos, incendios y erupciones volcánicas. Adicionalmente estos autores sugieren que en bajas altitudes *Eucryphia cordifolia* podría mostrar un rol similar al de *Nothofagus* aunque, debido al alto grado de destrucción de los bosques en las zonas bajas, esta relación no pudo ser fundamentada por estudios ecológicos. Los resultados palinológicos de Lago Pichilafquén son compatibles con esta hipótesis,

sugiriendo que *Eucryphia cordifolia* se ha visto favorecida localmente por la intensa actividad volcánica, especialmente durante los últimos 7200 años. Al botar árboles, ramas y enterrar especies de sotobosque, la caída de tefras alrededor de Lago Pichilafquén pudo haber abierto el dosel, generando condiciones lumínicas propicias para la colonización y desarrollo de Ulmo. Adicionalmente, Ulmo pudo haber regenerado desde tocones o raíces luego de un evento masivo de caída de árboles.

El registro de Lago Pichilafquén sugiere mantención local de Ulmo por más de 4.000 años durante un intervalo temporal (7,2-2,6 ka) en que otros sitios (ubicados en Seno Reloncaví e Isla Grande de Chiloé) indican una disminución sustancial en su abundancia. La diferencia radica en que dichos sectores poseen una recurrencia de eventos volcánicos muy menor a la registrada en Lago Pichilafquén. Sitios de estudio con similares características, ubicados a una latitud similar a Lago Pichilafquén y que presenten un número significativamente menor de depósitos piroclásticos permitirán poner a prueba la hipótesis de mantención de Ulmo por frecuente perturbación volcánica entre 7,2-2,6 ka.

5.6. Influencia climática sobre la actividad de fuego

Entre 15,3-7 ka los registros de acumulación de carbón macroscópico y microscópico de Lago Pichilafquén presentan la misma cronología y dirección de cambio multi-milenial entre ellos, mostrando la mantención de baja actividad de fuego entre 15,3-13 ka (Figura 7; Zona P-1) y un subsecuente periodo de sostenido incremento que se extiende hasta 7,2 ka (Figura 7; Zonas P-2, P3, P4, P5). A partir de 7,2 ka ambos registros muestran una abrupta disminución, alcanzando valores mínimos en menos de 200 años. Estos valores mínimos de actividad de fuego se mantienen hasta 4 ka,

momento en el que comienza una nueva tendencia de incremento caracterizada por 3 máximos registrados a los 3,7, 3,4 y 3 ka. Esta tendencia de incremento termina abruptamente en torno a 2,8 ka, dando comienzo a un periodo de baja acumulación el cual perdura hasta 0,8 ka. La actividad de fuego se incrementa nuevamente a partir de 0,8 ka, manteniéndose particularmente alta entre 0,6 ka-0,05 ka (1900 DC) (figura 7, Zona P8, P9).

En la Figura 12 se muestra la serie temporal de partículas de carbón macroscópico analizada con el programa CharAnalysis, destacando los 3 periodos con alta actividad de fuego descritos en el párrafo anterior y su correlación temporal con la curva de anomalías en la actividad de fuego en el sur de Sudamérica (>30°S) (Power, comunicación personal).

La alta actividad de fuego registrada entre 13-7,2 ka en Lago Pichilafquén coincide con un periodo en donde la mayoría de los registros de carbón del sur de Sudamérica muestran anomalías positivas (respecto al los valores actuales preindustriales [desde 1 ka a 0,1 ka] Power y col., 2008) en la actividad de fuego. Posteriormente, el registro de Lago Pichilafquén muestra un periodo con alta actividad de fuego entre 4-2,8 ka. La primera parte de este periodo (4-3,2 ka) no se correlaciona con anomalías positivas en la actividad de fuego en el sur de Sudamérica, aunque si se asocia a un incremento en la actividad de fuego regional relativo al periodo inmediatamente anterior (periodo entre 7-4 ka), el cual muestra anomalías fuertemente negativas. Durante la segunda parte de este periodo (3,2-2,8 ka) la alta actividad de fuego en Lago Pichilafquén se corresponde con anomalías positivas en la curva regional (Figura 12). En lago Pichilafquén los últimos 600 años registran una relativamente alta actividad de fuego (Figura 12). Este periodo se correlaciona en buena medida

con un intervalo de anomalías positivas en la actividad de fuego regional entre 0,6-0,3 ka (Figura 12).

Las similitudes entre la ocurrencia de paleoincendios en torno a Lago Pichilafquén y el patrón regional indican una influencia climática a escalas centenal, milenial y multimilenial, durante gran parte del registro. Pese a que el sitio de estudio se encuentra rodeado de varios centros eruptivos con reportada actividad histórica y postglacial, estos resultados sugieren que durante los últimos 15.000 años la variabilidad climática multimilenial ha modulado la actividad de fuego en las áreas próximas a la cordillera de Los Andes de la Región de Los Lagos.

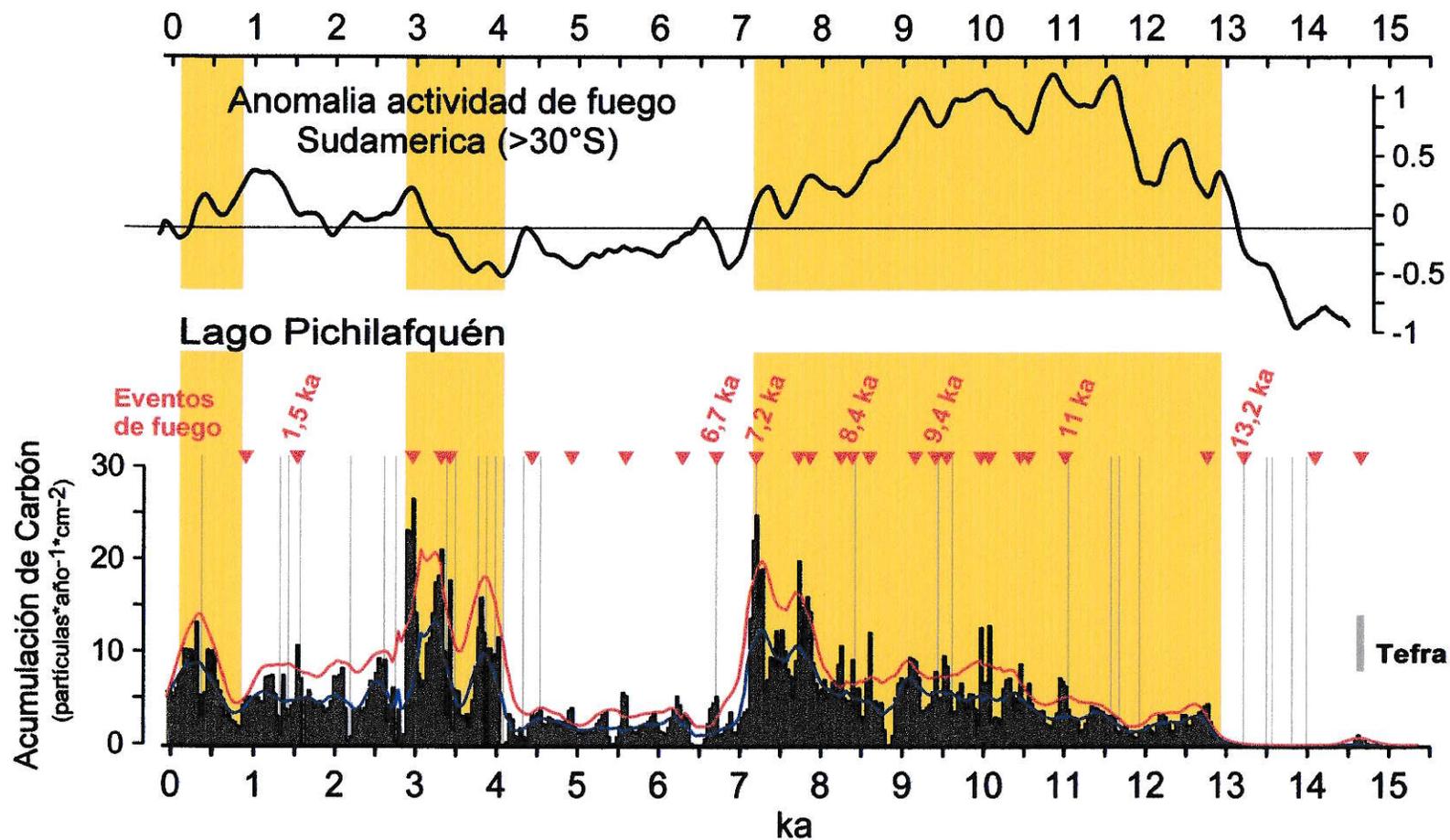


Figura 12. En la parte inferior de esta imagen se muestra el análisis de serie temporal del registro de carbón macroscópico utilizando el programa CharAnalysis. El área gris denota la serie de carbón macroscópico interpolado. Esta serie se calculó interpolando los datos de carbón originales a intervalos temporales constantes, en este caso la mediana de resolución del registro ($35 \text{ años} \cdot \text{cm}^{-1}$). La curva azul representa la señal de baja frecuencia estimada mediante la aplicación de una función de suavizado a los valores interpolados. Todos los valores positivos que sobrepasaron el valor umbral (curva roja) son interpretados como eventos de fuego locales (triángulos rojos). Los eventos de fuego estratigráficamente asociados a un evento volcánico (franja vertical gris) están indicados con sus respectivas edades sobre los triángulos. En la parte superior se muestra la curva regional ($>30^\circ\text{S}$) de anomalía en la actividad de fuego. Las franjas amarillas denotan los periodos con alta actividad de fuego en Lago Pichilafquén y su asociación con la curva regional de la parte superior.

5.7 Influencia volcánica sobre paleoincendios

La comparación entre el registro de partículas de carbón macroscópico y el registro tefro-estratigráfico permite evaluar la influencia individual de erupciones volcánicas sobre la ocurrencia de fuegos a nivel local. El análisis de series temporales de carbón con el programa CharAnalysis permitió la identificación de eventos de fuego locales estadísticamente significativos y su asociación estratigráfica con la depositación de tefras. Al menos 7 eventos de fuego local detectados por CharAnalysis se encuentran estratigráficamente relacionados a eventos eruptivos (Figura 12). De estos 7 eventos de fuego, 4 se registran dos centímetros por sobre una tefra, indicando que la actividad de fuego ocurrió durante los primeros 70 años post erupción (eventos registrados a los 11; 9,4; 8,4 y 1,5 ka) y 3 eventos se registran un centímetro por sobre el depósito volcánico, indicando que los fuegos ocurrieron durante los primeros 35 años post erupción (eventos registrados a los 13,2, 7,2 y 6,7 ka) (Figura 12). Esta correspondencia sugiere asociación temporal entre eventos eruptivos y fuegos en torno al Lago Pichilafquén en múltiples momentos durante los últimos 15.500 años, sugiriendo que la influencia del volcanismo sobre paleoincendios en los sectores aledaños a la Cordillera de Los Andes ha estado presente a escalas de tiempo multi-decadales.

Los eventos eruptivos registrados a los 7,2 y 6,7 ka parecen haber sido particularmente catastróficos para la biota terrestre considerando sus espesores en el registro estratigráfico (figura 3), los prominentes cambios en la palinología del sitio (figura 11) y su estrecha asociación temporal con eventos de fuego a nivel local (Figura 12).

6. CONCLUSIONES

1. El análisis de polen y carbón fósil de los sedimentos de Lago Pichilafquén proporciona un registro paleo-ambiental continuo y de alta resolución temporal, el cual abarca los últimos 15.500 años y permite analizar los cambios en la vegetación y en la actividad de fuego, desde una escala temporal multi-decadal a multi-milenial.
2. El registro palinológico revela importantes cambios en la composición y estructura de la vegetación local. Entre 15,3-12,7 ka el registro está dominado por *Nothofagus* tipo *dombeyi* con presencia de taxa que actualmente caracterizan los bosques andinos de mediana y alta elevación, indicando la permanencia de condiciones frías y húmedas asociadas a una intensificación o migración hacia el norte del Cinturón de Vientos del Oeste. A partir de 12,6 ka se registran incrementos abruptos de Poaceae y *Weinmannia trichosperma* e inicio de paleofuegos bajo condiciones frías y una mayor estacionalidad en las precipitaciones. La aparición y rápido incremento del taxón *Eucryphia/Caldcluvia*, el incremento en la diversidad de especies arbóreas y la aparición de taxa indicativos de descensos en los niveles lacustres indica considerables aumentos de temperatura y disminución de las precipitaciones entre 10,2-7,2 ka. Esta tendencia es interpretada como un debilitamiento o una migración hacia el sur del Cinturón de Vientos del Oeste durante dicho periodo. *Eucryphia/Caldcluvia* se mantiene con máxima abundancia hasta 2,6

ka, momento en el cual comienza a declinar sostenidamente hasta 0,8 ka. La dominancia de taxa característicos de bosques andinos de mediana y alta elevación sugiere la mantención de condiciones relativamente frías y húmedas entre 2,6-0,4 ka. Los últimos 1000 años del registro están caracterizados por un aumento en los taxa herbáceos y, a partir de 0,3 ka, una rápida expansión de taxa introducidos, indicando una drástica disminución en la cobertura arbórea durante el periodo de colonización europea. Previo al periodo europeo, los cambios vegetacionales se correlacionan de buena forma con el patrón milenial de cambios en temperatura y precipitación reportado para la región, lo cual sugiere que, pese a la proximidad de múltiples centros eruptivos, variaciones a escala de milenios en la intensidad/posición del Cinturón del Viento del Oeste dan cuenta de la cronología, dirección y magnitud de los principales cambios en la vegetación postglacial en torno a Lago Pichilafquén.

3. El taxón *Nothofagus* tipo *obliqua* no supera el 5% de abundancia durante todo el registro, indicando que durante los últimos 15.300 años comunidades de Bosque Deciduo de Baja Elevación no estuvieron presentes en el piedemonte andino entre Lago Puyehue y Rupanco (40°S). Por ende, el límite sur de la distribución del Bosque Deciduo de Roble en las zonas bajas próximas a la cordillera de Los Andes se situó al norte de los 40°S durante el Holoceno.
4. El registro tefro-estratigráfico de Lago Pichilafquén se compone de al menos 30 niveles de tefra depositados durante los últimos 15.300 años, demostrando

que la caída de ceniza volcánica ha sido un fenómeno recurrente en el piedemonte andino del sector NE de la Región de Los Lagos.

5. El registro de Lago Pichilafquén muestra que incrementos en la abundancia del taxón *Eucryphia/Caldcluvia* se encuentran estratigráficamente asociados a la depositación de niveles piroclásticos de caída durante gran parte del registro. El análisis estadístico de variaciones porcentuales en relación a los eventos eruptivos individuales muestra incrementos significativos ($P < 0,05$) de *Eucryphia/Caldcluvia* luego de 3 de los 16 eventos analizados (eventos ocurridos a los 7,2; 6,7 y 1,5 ka). La dominancia de este taxón entre 7,2-2,7 ka diverge de la palinología de otros sitios de la región. La asociación estratigráfica entre incrementos de *Eucryphia/Caldcluvia* a diferentes escalas temporales, la depositación de ceniza volcánica y la ocurrencia de eventos locales de fuego sugiere que la persistencia y dominancia de este taxón entre 7,2-2,7 ka en torno a Lago Pichilafquén podría estar relacionada con los regímenes de perturbación locales.
6. Los registros de acumulación de carbón macroscópico y microscópico de Lago Pichilafquén muestran una alternancia multi-milenial de periodos de alta y baja actividad de fuego local. Periodos con alta actividad de fuego se registran entre 13-7,2 ka, 4-2,7 ka y durante los últimos 800 años. Periodos con baja actividad de fuego se registran entre 15,3-13 ka, 7,2-4 ka y entre 2,8-0,8 ka. Esta cronología replica en buena medida el patrón regional de cambios en la ocurrencia de paleoincendios y por lo tanto sugiere que, a escala multi-milenial, la variabilidad climática ha modulado la actividad de

fuego en los sectores aledaños a la cordillera de Los Andes de la Región de Los Lagos.

7. El análisis de series temporales de carbón permitió identificar al menos 7 eventos de fuego ocurridos dentro de los primeros 70 años post-erupción (eventos ocurridos a los 13,2; 11; 9,4; 8,4; 7,2; 6,7 y 1,5 ka). Estos resultados sugieren que el volcanismo ha estado influenciando, a escala multi-decadal, la ocurrencia de fuegos en los sectores aledaños a la Cordillera de Los Andes, especialmente entre 11-7 ka, cuando las condiciones fueron relativamente cálidas y secas.
8. Debido al espesor de los niveles piroclásticos, a los prominentes cambios en la palinología y a la ocurrencia de eventos de fuego de gran magnitud, las erupciones registradas a los 7,2 y 6,7 ka parecen haber sido particularmente catastróficas para la biota local.

7. BIBLIOGRAFÍA

Abarzúa, A. Villagrán, C. Moreno, P.I. 2004. Deglacial and postglacial climate history in eastcentral Isla Grande de Chiloé, southern Chile (43°S). *Quaternary Research* 62: 49-59

Abarzúa, A. Moreno, P.I. 2008. Changing fire regimes in the temperate rainforest region of southern Chile over the last 16,000 yr. *Quaternary Research* 69(1): 62-71.

Alloway, B. V. Larsen, G. Lowe, D. J. Shane, P. A. R. Westgate, J. A. 2007. Tephrochronology. En *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier.

Bertrand, S. Charlet, F. Charlier, B. Renson, V. Fagel, N. 2007. Climate variability of southern Chile since the Last Glacial Maximum: a continuous sedimentological record from Lago Puyehue (40°S). *Journal of Paleolimnology* 39(2): 179-195.

Bertrand, S. Castiaux, J. Juvigné, E. 2008. Tephrostratigraphy of the late glacial and Holocene sediments of Puyehue Lake (Southern Volcanic Zone, Chile, 40°S). *Quaternary Research* 70 343–357.

Daga, R. Ribeiro Guevara, S. Sánchez, M. L. Arribére1, M. 2006. Geochemical characterization of volcanic ashes from recent events in Northern Patagonia Andean

Range by INAA. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, Vol. 270 (3): 677–694.

Denton, G.H., Lowell, T.V., Moreno, P.I., Andersen, B.G., Schlüchter C. 1999. Geomorphology, stratigraphy, and radiocarbon chronology of Llanquihue Drift in the area of the Southern Lake District, Seno Reloncaví, and Isla Grande de Chiloé, Chile. *Geografiska Annaler Series A-Physical Geography* 81 A: 167-229.

Donoso, C. y colaboradores. 2006. Las Especies arbóreas de los Bosques Templados de Chile y Argentina. *Autoecología*. Marisa Cúneo Ediciones, Valdivia, Chile. 678 pp.

Duchesne, P., L. Bernatchez. 2006. PERM : A computer program to detect structuring factors in meaningful social units. *Molecular Ecology Notes* (6), 965-976.

Faegri y Inversen, J. 1989. *Textbook of pollen analysis*. John Wiley & Sons Ltd. London. United Kingdom. 327pp.

Garreaud, R.D. Vuille, M. Compagnucci R. Marengo J. 2007. Present-day South American Climate. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 281, 180-195.

Glatzle, A. Mechel, A. Vaz Lourenco, M. E. 1993. Botanical Components of Annual Mediterranean Grassland as Determined by Point-Intercept and Clipping Methods. *Journal of Range Management* 46 (3) 271-274.

González, M. E. Veblen, T.T. Donoso, C. Valeria, L. 2002. Tree regeneration responses in a lowland *Nothofagus*-dominated forest after bamboo dieback in South-Central Chile. *Plant Ecology* 161: 59–73.

González, M. E. y Veblen, T.T. 2006. Climatic influences on fire in *Araucaria araucana*-*Nothofagus* forests in the Andean cordillera of south-central Chile. *Ecoscience* 13, 342-350.

González-Ferrán, O. 1994. *Volcanes de Chile*. Instituto Geografico militar, Santiago, Chile, 635 pp.

Grimm, E.C. 1987. Coniss: A fortran 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers y Geosciences* 13 (1), 13-35.

Haberle, S. y Lumley, S. H. 1998. Age and origin of tephras recorded in postglacial lake sediments to the west of the southern Andes, 44°S to 47°S. *Journal of volcanology and geophysical research* 84, 239-256.

Hajdas, I., Bonani, G., Moreno, P. I., Ariztegui, D. 2003. Precise radiocarbon dating of Late-Glacial cooling in mid-latitude South America. *Quaternary Research* 59, 70–78.

Heiri, O., Lotter, A.F., Lemcke, G., 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology* 25, 101–110.

Heusser, C. 1966. Late-Pleistocene pollen diagrams from the province of Llanquihue, Southern Chile. *Proceeding of the American Philosophical Society*, 110 (4) 269-305.

Heusser C, J. 1971. *Pollen and Spores of Chile*. The University of Arizona Press.

Heusser, C. J. 1984. Late-glacial-Holocene climate of the Lake District of Chile. *Quaternary Research* 22(1), 77-90.

Heusser, C. J. 2003. *Ice Age Southern Andes a Chronicle of Paleoecological Events*. Elsevier. *Developments In Quaternary Science*, 3.

Higuera, P.E. Brubaker, L. B Anderson, P.M. Brown, T.A. Kennedy, A.T. Hu, F. S. 2008. Frequent Fires in Ancient Shrub Tundra: Implications of Paleorecords for Arctic Environmental Change. *PLoS ONE* 3 (3) e0001744

Kilian, R. Biester H. Behrmann, J. Baeza, O. Fesq-Martin, M. Hohner, M. Schimpf, D. Mangini, A. 2006. Millennium-scale volcanic impact on a superhumid and pristine ecosystem. *Geology* 34, 609-612

Kitzberger, T. Veblen T.T. Villalba R. 1997. Climatic influences on fire regimes along a rain forest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography* 24, 35-47.

Lara, L.E., Moreno, H., Naranjo, J.A., Matthews S., Pérez de Arce, C. 2006. Magmatic evolution of the Puyehue–Cordón Caulle Volcanic Complex (40° S), Southern Andean Volcanic Zone: From shield to unusual rhyolitic fissure volcanism. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 157, 343–366.

López-Escobar, L. Kilian, R. Kempton, P. Tagiri, M. 1993. Petrography and geochemistry of quaternary rocks from Southern Volcanic Zones of the Andes between 41°30' and 46°00'S, Chile.” *Revista Geologica de Chile*, 20 (1): 33–55.

Lusk, C. H. 1999. Long-lived light-demanding emergents in southern temperate forests: the case of *Weinmannia trichosperma* (Cunoniaceae) in Chile. *Plant Ecology* 140, 111–115.

Magill, C.R., Hurst A.W., Hunter L.J., Blong R.J. 2006. Probabilistic tephra fall simulation for the Auckland Region, New Zealand. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 153, 370–386.

Markgraf, V. Whitlock, C. Anderson, R.S. Garcia, A. 2009. Late Quaternary vegetation and fire history in the northernmost *Nothofagus* forest region: Mallín Vaca Lauquen, Neuquén Province, Argentina. *Journal of Quaternary Science* 24(3), 248–258.

Massaferro, J.I., Moreno, P.I., Denton, G.H., Vandergoes, M., Dieffenbacher-Krall, A. 2009. Chironomid and pollen evidence for climate fluctuations during the Last Glacial Termination in NW Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 28, 517–525.

Miller, A., 1976. The climate of Chile. en: Schwerdtferger, W. Ed. *Climates of Central and South America: World Survey of Climatology*, Vol. 12. Elsevier, Amsterdam.

Moreno, P. I. 2004. Millennial-scale climate variability in northwest Patagonia over the last 15000 yr. *Journal of Quaternary Science* 19(1), 35-47.

Moreno, P. & Leon, A. 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. Lowell, T.V. Jacobson JR, G.L. Denton, G.H. 1999. Abrupt vegetation and climate changes during the last glacial maximum and the last termination in the Chilean Lake District: a case study from Canal de la Puntilla (41°S). *Geografiska Annaler* 81A (2):285-311.

Moreno P.I. Jacobson JR, G.L. Lowell, T.V. Denton, G.H. 2001. Interhemispheric climate links revealed by a late-glacial cooling episode in southern Chile. *Nature*, 409: 804-808

Moreno, P. I., J. P. Francois, et al. 2009. Millennial-scale variability in Southern Hemisphere westerly wind activity over the last 5000 years in SW Patagonia." *Quaternary Science Reviews* 28: 25-38.

Moreno, P. I. Kitzberger, T. Iglesias, V. Holz, A. 2010. Paleofires in southern South America since the Last Glacial Maximum. *Pages Newsletter* (En prensa).

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.

Muñoz, M. 1980. Flora del Parque Nacional Puyehue. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 557p.

Naranjo, J. y Stern, C. 2004. Holocene tephrochronology of the southernmost part (42°30'–45°S) of the Andean Southern Volcanic Zone. *Revista Geologica de Chile*, 31: 225–240.

Newton, A. C. Cayuela, L. Echeverría, C. Armesto, J. J. Del Castillo, R. F. Golicher, D. Geneletti, D. Gonzalez-Espinosa, M. Huth, A. López-Barrera, F. Malizia, L. Manson, R. Premoli, A. Ramírez-Marcial, N. Rey Benayas, J. Rüger, N. Smith-Ramírez, C. Williams-Linera, Guadalupe. 2009. Toward integrated analysis of human impacts on forest biodiversity: lessons from Latin America. *Ecology and Society* 14(2): 2.

Pino, M. y Dillehay, T. 1988. Monte Verde, South-central Chile: Stratigraphy, Climate Change and Human Settlement. *Geoarchaeology* 3 (3), 177-191.

Power, M.J., Marlon, J. Ortiz, N. Bartlein, P.J. Harrison, S.P. Mayle, F.E. Ballouche, A. Bradshaw, R. Carcaillet, C. Cordova, C. Mooney, S. Moreno, P. Prentice, I.C. Thonicke, K.. Tinner, W. Whitlock, C. Zhang, Y. Zhao, Y. Anderson, R.S. Beer, R. Behling, H. Briles, C. Brown, K.J. Brunelle A. Dodson, J. Doughty, E. Edwards, M.E. Fisinger, W. Foster, D. Gaillard, M.J. Gavin, D.G. Gobet, E. Haberle, S. Hallett, D.J. Higuera, P. Hope, G. Horn, S. Inoue, J. Kaltenrieder, P. Kennedy, L.

Kong, Z.C. Larsen, C. Long, C.J. Lynch, J. Lynch, B. McGlone, M. Meeks, S. Mensing, S. Meyer, G. Minckley, T. Mohr, J. Newnham, R. Noti, R. Oswald, W. Pierce, J. Richard, P.J.H. Shuman, B.J. Takahara, H. Toney, J. Turney, C. Umbanhower, C. Vandergoes, M. Vanniore, B. Vescovi, E. Walsh, M. Wang, X. Williams, N. Wilmshurst, J. Zhang, J.H. 2008. Changes in fire activity since the Last Glacial Maximum: an assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. *Climate Dynamics* 30(7/8): 887-907.

Schmithüsen, J. 1956. Die raumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-86.

Singer, B. S. Jicha, B. R. Harper, M. A. Naranjo, J. A. Lara, L. E. Moreno-Roa, H. 2008. Eruptive history, geochronology, and magmatic evolution of the Puyehue-Cordón Caulle volcanic complex, Chile. *GSA Bulletin*; 120 (5/6) 599–618.

Stern, C. 2004. Active Andean volcanism: its geologic and tectonic setting. *Revista Geológica de Chile* 31: 161-206.

Stuiver, M. Reimer, P.J. Reimer, R.W. 2005. CALIB 5.0. WWW program and Documentation.

Vargas-Ramirez, L. Emile Roche, E. Gerrienne, P. Hooghiemstra, H. 2008 A pollen-based record of late glacial–Holocene climatic variability in the southern lake district, Chile. *Journal of Paleolimnology* 39(2): 197-217.

Veblen, T.T. 1982a. Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forests and their influences in forest dynamics. *Bulletin of The Torrey Botanical Club*. 109 (4): 474-487

Veblen, T. T. 1982b. Regeneration patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. *Journal of Biogeography*. 9: 11-28

Veblen, T. T. Ashton, D. H. 1978. Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes. *Vegetatio* 36(3): 149-167.

Veblen, T. T. Donoso, C. Schlegel F. M. Escobar, B. 1981. Forest Dynamics in South-Central Chile. *Journal of Biogeography* 8 (3): 211-247.

Veblen, T. T. Schlegel, F. M. 1982. Reseña Ecológica de los Bosques del Sur de Chile. *Bosque* 4 (2): 73-115.

Veblen, T. T. Kitzberger, T. T. 2002. Inter-hemispheric comparison of fire history: The Colorado Front Range, U.S.A., and the Northern Patagonian Andes, Argentina. *Plant Ecology* 163: 187–207.

Veit, H. y Garleff, K. (1996). Evolución del Paisaje Cuaternario y Los Suelos en Chile Central-Sur. En Armesto, J.J. Villagrán, C. Kalin Arroyo, M. Ecología de los bosques nativos de Chile. Editorial Universitaria.

Villagrán, C. 1980. Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen im Vicente Perez Rosales Nationalpark (Chile). *Dissertationes Botanicae* 54: 1-165.

Villagrán, C. 1991. Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y Postglacial. *Revista chilena de Historia Natural* (64): 447-460.

Villagrán, C. 1993. Excursion guide. En *International Workshop: The Quaternary of Chile*. Santiago, Chile.

Villarosa G., Oustes, V., Oстера, H., Ariztegui, D. 2002. Tefrocronología de la transición Tardío Glacial –Holoceno en el Lago Mascaradi, Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Actas del XV Congreso Geológico Argentino*. El Calafate, 2002.

Whitlock, C., Moreno, P I. Bartlein, P. 2007. Climatic controls of Holocene fire patterns in southern South America, *Quaternary Research* 68: 28–36.

Wilmshurst, J. M. McGlone, M.S. 1996. Forest disturbance in the central North Island, New Zealand, following the 1850 BP Taupo eruption. *The Holocene* 6 (4) 399-411.