

Capítulo 1

El enigmático origen del bosque relicto de Fray Jorge.

CAROLINA VILLAGRÁN, JUAN J. ARMESTO, L. FELIPE HINOJOSA,
JORGE CUVERTINO, CECILIA PÉREZ & CARLOS MEDINA

RESUMEN

El origen y desarrollo del bosque de Fray Jorge (FJ), dominado por olivillo, tiene estrecha vinculación con los eventos tectónicos y climáticos que afectaron el territorio de Chile durante el Terciario y Cuaternario. Los componentes leñosos de la flora de FJ se encuentran presentes en las Paleofloras del Paleógeno y corresponden a linajes tropicales con vínculos australasianos que poblaron el sur del continente Sudamericano antes del desmembramiento del Gondwana occidental, bajo condiciones climáticas más cálidas y lluviosas que las actuales. La segregación de los espectros florísticos característicos de los bosques subtropicales actuales de Chile, es decir, tanto de los relictos de neblina (tipo FJ) como del Bosque Esclerófilo de Chile central, se habría producido durante el calentamiento climático del Mioceno, a partir de las Paleofloras Mixtas de Chile central, que perdieron gran parte del elemento austral-antártico frío y se enriquecieron con aportes de linajes Neotropicales durante un período de continuidad con las floras del subtropico Sudamericano (pre-levantamiento final de los Andes). Este período se habría caracterizado por un clima cálido y un régimen pluviométrico biestacional, con lluvias invernales procedentes del oeste y lluvias estivales del este. A finales del Terciario, la conjugación de una serie de eventos, tales como la glaciación de la Antártica occidental y Patagonia, formación de la Corriente fría de Humboldt y levantamiento final de los Andes, determinaron el desarrollo de la “Diagonal Árida” de Sudamérica, la cual habría sido causante de: a) el desmembramiento de los bosques subtropicales Terciarios del cono sur de América y su restricción a los márgenes Pacífico y Atlántico del continente; b) fragmentación y contracción del margen norte de los bosques subtropicales de la costa Pacífica, debido al aumento de la aridez en el Desierto de Atacama; c) expansión de los bosques subtropicales del tipo esclerófilo en Chile central, producto del efecto de “barrera” de los Andes al flujo de los vientos húmedos de fuente Amazónica. Paralelamente, el paulatino levantamiento tectónico de las Alturas de Talinay, formación donde se encuentra hoy el bosque de FJ, en el Pleistoceno temprano a medio, proporcionó un refugio propicio para la persistencia de los remanentes más boreales del bosque subtropical, i.e., bosque de FJ. Postulamos que, con posterioridad, el aislamiento gradual de la cadena de bosques relictos del Norte Chico, al sur de FJ, se produjo desde el norte hacia el sur, como lo sugieren los patrones latitudinales de afinidad florística y edáfica. Durante los repetidos y prolongados períodos glaciales del Pleistoceno, los desplazamientos hacia el norte de los vientos del oeste, y concomitantes cambios de extensión de la Diagonal Árida, determinaron climas más húmedos y fríos en Chile central-sur. Probablemente, las condiciones más húmedas de los períodos glaciales

permitieron la subsistencia y continuidad de la comunidad boscosa relictual (olivillo) a lo largo de la costa de Chile centro-norte, aunque la paulatina incorporación de los componentes esclerófilos y valdivianos habrían alterando su flora y estructura vegetal. En contraste, los períodos interglaciales como el actual representaron marcados incrementos de aridez que acentuaron las discontinuidades de la comunidad costera de olivillo. La expansión del matorral semi-árido y restricción de los bosques relictos a cimas de cerros con neblina permanente, habría conducido tempranamente a la pérdida de los eslabones que conectaban FJ con Chile central, como lo demuestra la ausencia de elementos del Bosque Esclerófilo en los relictos del Norte Chico. La pérdida de especies, asociada a la reducción del área y fragmentación de los manchones de bosques relictos, habría determinado la fuerte dominancia actual del olivillo, una especie “pre-adaptada” a las condiciones de sequía.

Palabras Clave: Paleoflora, cambio climático, Terciario, aislamiento, fragmentación, Diagonal Árida, Glaciaciones.

INTRODUCCIÓN

Entre los problemas evolutivo-biogeográficos del territorio chileno, ninguno iguala el interés suscitado, desde hace ya más de un siglo, por el enigmático origen de Fray Jorge, el bosque más boreal de Chile, un archipiélago de verdes islas oscuras, flotando entre las densas neblinas que circundan las llamadas Alturas de Talinay (30°40'S; 71°35'O, 450 msm). Más que la increíble mantención de este enclave de vegetación higrofila, inmersa en una matriz de matorrales áridos, gracias al particular microclima proporcionado por la condensación de neblinas en las cimas de cerros costeros (Fig. 1), lo que ha fascinado a los naturalistas son las sorprendentes “disyunciones” biogeográficas, es decir, las amplias discontinuidades que exhiben los rangos de distribución de numerosos taxa de Fray Jorge. Esto se traduce en las notables afinidades que exhibe la flora de Fray Jorge (FJ) con la de distantes territorios del sur de Chile, separados por varios cientos o miles de kilómetros. Así, al nivel de especies, el bosque de FJ muestra sorprendente similitud con las comunidades templado-lluviosas del Bosque Valdiviano y Nordpatagónico del sur de Chile, y con las islas continentales y oceánicas de la costa Pacífica chilena, particularmente los Archipiélagos Guapiquilán y Esmeralda, al sur de Chiloé, y las islas Mocha y Guafo. Al nivel de géneros, el bosque de FJ presenta vínculos florísticos aún más notables con distantes territorios del globo, tales como Australasia, región separada actualmente por cerca de 10.000 km de océano; el Archipiélago de Juan Fernández, 650 km al oeste de la costa de Chile central (33° S), y los bosques neotropicales del sur de Brasil y Andes orientales de Bolivia y Argentina, separados por Cordilleras de hasta 6000 m de altitud y por más de 1000 km. de ecosistemas semiáridos, distribuidos a lo largo de la llamada “Diagonal Árida” del continente (Troncoso et al. 1980, Villagrán & Hinojosa 1997). Estas sorprendentes vinculaciones florísticas son las que han llevado a consignar al bosque de Fray Jorge como un “relicto”, es decir, un remanente de una antigua biota que pobló el territorio chileno en el pasado, bajo condiciones climáticas distintas a las actuales.

Frente a la pregunta acerca de la edad de las disyunciones y la procedencia de la enigmática flora y vegetación de Fray Jorge, dos hipótesis han dominado la literatura. De acuerdo a Philippi (1884) y Schmithüsen (1956), FJ sería un relicto del período Terciario, un remanente del antiguo poblamiento de nuestro territorio con bosques



Fig. 1. Aspecto del bosque de Fray Jorge y de la vegetación árida circundante. a. Alturas de Talinay, vistas desde la carretera Panamericana, mostrando la capa de neblina que rodea al bosque de Fray Jorge. b. Detalle de las cimas de Fray Jorge rodeadas por la neblina. c-h. Fisionomía del matorral xerofítico circundante al bosque de Fray Jorge y detalle de su flora, *Fuchsia lycioides* (d), *Leucocoryne purpurea* (g), *Puya chilensis* (h). i-k. Flora del interior del bosque, epífitas (i), Helechos (j) y Hongos (k).

cálidos y húmedos procedentes del Neotrópico. Para otros autores, FJ sería un relictos de las expansiones y retracciones de la vegetación chilena austral durante los ciclos glaciales-interglaciales del Cuaternario. De acuerdo a esta última hipótesis, la edad de los relictos de olivillo del Norte Chico puede ser asignada tanto al Pleistoceno tardío (Looser 1935, Skottsberg 1948), como al Pleistoceno temprano a medio (Muñoz & Pisano 1947, Wolfhügel 1949, Troncoso et al. 1980). Muchas veces, ambas hipótesis han sido consideradas como alternativas en la literatura y el énfasis en una u otra ha significado un acicate para la investigación, poniendo de relieve la extrema complejidad del enigmático origen de Fray Jorge.

Con respecto al problema del origen de FJ, se evitarían discusiones innecesarias si se considerara la perspectiva de Croizat (1962), el padre de la biogeografía de la vicarianza, quien destacó la importancia de identificar las escalas temporales y espaciales adecuadas para cada pregunta, separando así tres problemas diferentes pero interrelacionados: la edad del bosque aislado que encontramos hoy en las cimas de Fray Jorge, la edad de la comunidad vegetal (ensamble florístico) representada en FJ, y el origen de los elementos componentes de esta flora. En concordancia con esta advertencia de Croizat, los avances en la investigación paleobotánica del Terciario de Chile central y los estudios palinológicos y paleoclimáticos del Cuaternario de Chile de las dos últimas décadas, han puesto en evidencia que el problema del origen de la flora de FJ está ineludiblemente ligado al origen, desarrollo y paleodistribución de los bosques de Chile durante el Terciario, mientras que las “islas” de vegetación en las cimas de cerros costeros de Chile, como es el caso de Fray Jorge, corresponderían a remanentes de poblaciones que ocuparon altitudes menores que las actuales durante las eras glaciales del Pleistoceno. En este trabajo se revisan los antecedentes acerca de las afinidades florísticas, vegetacionales y edáficas entre FJ y otros bosques chilenos (Villagrán & Armesto 1980, Pérez & Villagrán 1985, Pérez 1994, Pérez & Villagrán 1994), se actualizan patrones fitogeográficos (Troncoso et al. 1980, Villagrán & Hinojosa 1997) de la flora de FJ, considerando filogenias moleculares recientemente publicadas, y se rediscuten las hipótesis acerca del origen del bosque, sobre la base de los modelos recientemente propuestos para la historia de los bosques chilenos durante el Terciario (Hinojosa 1996, 2003, Hinojosa & Villagrán 1997, Hinojosa & Villagrán manuscrito) y Cuaternario (Villagrán 2001).

AFINIDADES FLORÍSTICAS

El bosque relictos de Fray Jorge, con estrato arbóreo dominado por el olivillo (*Aextoxicon punctatum*) y la petrilla (*Myrceugenia correifolia*), no se encuentra totalmente aislado de sus análogos del sur de Chile, ya que en la costa de Chile central-norte existen varios otros sitios dominados por una o ambas especies relictuales. Para destacarlo con palabras de Looser (1935), se trata de “aisladas vanguardias de la flora austral... verdaderos eslabones aislados de una cadena rota que antes unió la vegetación del sur con la de Fray Jorge”. En la Figura 2 se muestran estos sitios en un esquema de la Cordillera de la Costa de Chile, destacándose las “islas” relictas ubicadas en cimas de cerros y quebradas de Chile central-norte, además de la distribución general de la asociación *Lapagerio-Aextoxiconetum* (Oberdorfer 1960) del Bosque Valdiviano, la más oceánica y con un dosel en que domina el olivillo.

En un análisis comparativo se cuantificó la similitud florística (excluyendo herbáceas y plantas no vasculares) entre trece sitios boscosos que abarcan el rango

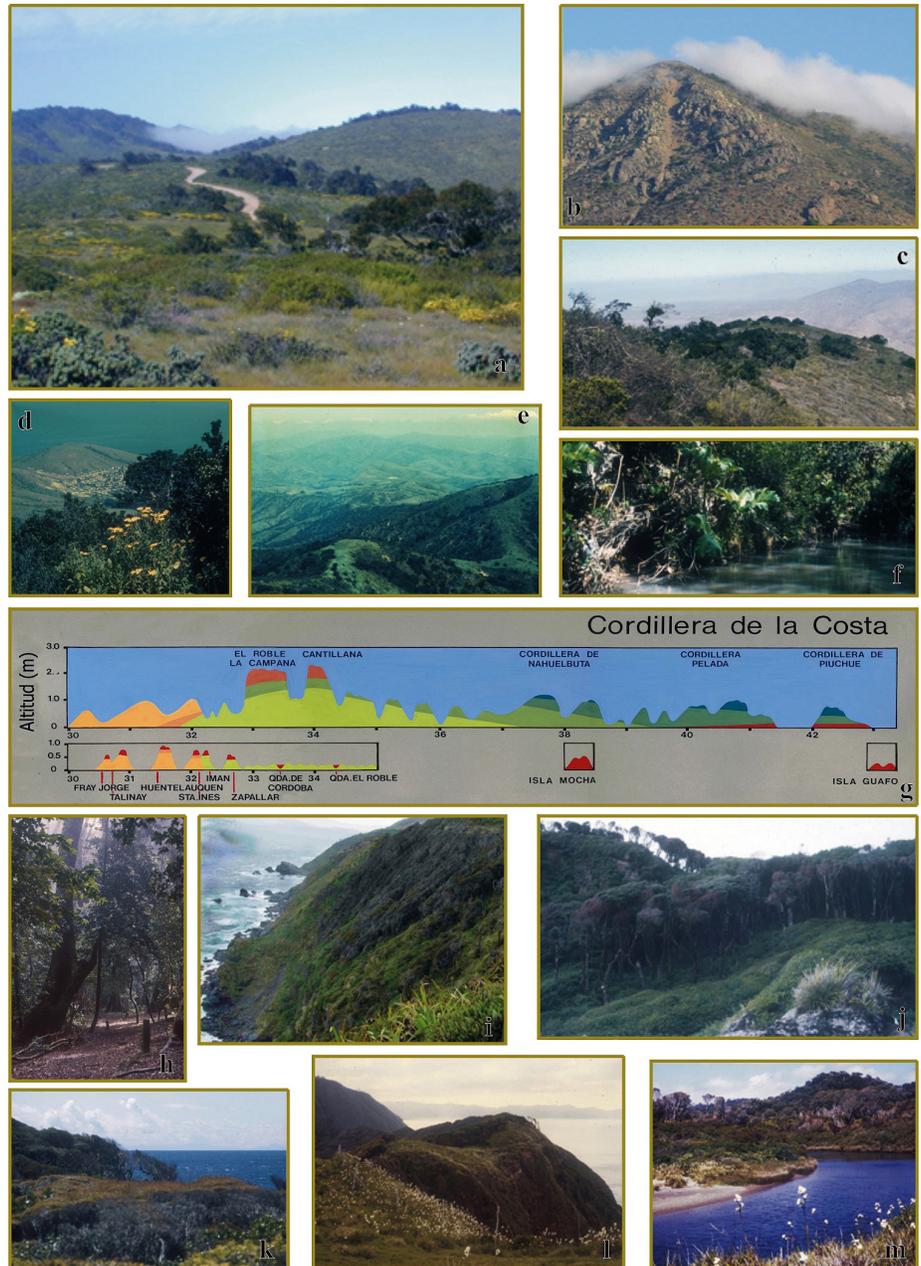


Fig. 2. Aspecto de los bosques de Olivillo a lo largo de Chile y esquema de su distribución. a. Fray Jorge. b. Cerro Talinay. c. Cerro Santa Inés. d. Qda. Agua Potable, Zapallar. e. Quebradas de Zapallar, vistas desde la cumbre La Higuera. f. Quebrada El Roble. g. Corte a lo largo de la Cordillera de la Costa, entre 33° y 44°S, destacando en rojo la distribución del olivillo en cimas de cerros y quebradas de Chile central-norte y en el litoral e islas del sur de Chile (Villagrán 1994). h. Isla Mocha. i. Guabún, Isla Grande de Chiloé. j. Isla Quilán, Archipiélago Guapiquilán. k. Isla Mayor, Archipiélago Esmeralda. l-m. Isla Guafo.

completo de la distribución del olivillo en Chile, entre FJ e Isla Guafo (30-44° S), distinguiendo cuatro sectores geográficos: 1) Norte Chico, incorporando la flora vascular de los cuatro relictos de cimas de cerros más boreales descritos en la literatura, separados entre sí por formaciones áridas: Fray Jorge (FJ), Talinay (T), Huentelauquén (H) y Santa Inés (SI), todos ellos incluidos en la asociación *Peperomio-Aextoxiconetum* descrita por Oberdorfer (1960). 2) Centro, incluyendo tres sitios de Chile central con bosque esclerófilo mezclado al elemento característicos de los bosques relictos dominados por olivillo, quebradas El Tigre (Ti), Córdoba (C) y El Roble (R), todos ellos integrados en la asociación *Boldo-Cryptocaryetum* (Oberdorfer 1960). 3) Centro-sur, incluyendo la Reserva Nacional Los Queules (Q), con bosque decíduo Maulino de *Nothofagus*, mezclado con elemento esclerófilo y relictual, con presencia abundante de olivillo. 4) Sur, incluyendo cinco localidades representativas de las tres asociaciones características del bosque templado-lluvioso tipo Valdiviano, con presencia de olivillo en el dosel: Villarrica (Vi), con bosque de roble y lingue (Asociación *Nothofago-Perseetum*, Oberdorfer 1960); Pérez Rosales 1 (PR1), con bosque de ulmo (Asociación *Eucryphietum*, Schmithüsen 1956); y tres localidades representativas de la asociación valdiviana dominada por el olivillo (Asociación *Lapagerio-Aextoxiconetum*, Oberdorfer 1960), tanto costero (Valdivia, Va), como andino (Pérez Rosales 2, PR2) e insular (Isla Guafo, G). Las floras de los 13 sitios, basadas en antecedentes publicados (Villagrán & Armesto 1980, Pérez & Villagrán 1985, 1994), agregando datos inéditos de los autores para isla Guafo y la flora de la Reserva Nacional Los Queules, fueron comparados usando el índice de similitud de Jaccard (Magurran 1988), que se basa en las diferencias en presencia y ausencia de especies entre sitios. El índice alcanza valores entre 0 (máxima diferencia) y 1.0 (todas las especies compartidas). En el dendrograma resultante (Fig. 3) se observa un conglomerado que agrupa las localidades del centro y Norte Chico y otro conglomerado que integra los sitios con bosque Valdiviano del sur de Chile. La localidad de los Queules ocupa una posición intermedia entre los dos grupos citados. Por otra parte, la localidad más

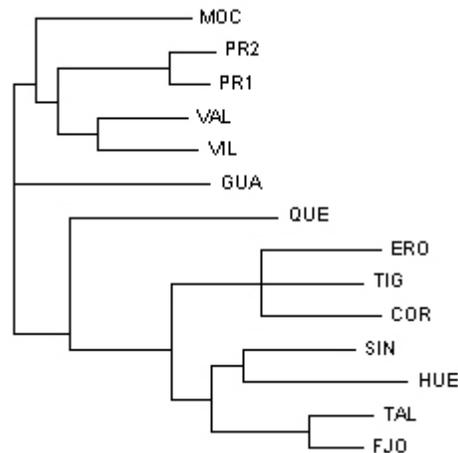


Fig. 3. Dendrograma de afinidades florísticas basado en el índice de Jaccard, considerando 13 sitios de bosques de olivillo en Chile central-sur (MOC= Isla Mocha, PR2= Pérez Rosales 2, PR1= Pérez Rosales 1, VAL= Valdivia, VIL= Villarrica, GUA= Isla Guafo, QUE= Los Queules, ERO= Q. El Roble, TIG= Q. El Tigre, COR= Q. de Córdoba, SIN= Cerro Sta. Inés, HUE= Huentelauquén, TAL= Talinay, FJO= Fray Jorge).

austral, Isla Guafo, se segrega de todos los sitios comparados. Dentro del conglomerado norte-centro, las cuatro localidades relictas del Norte Chico aparecen agrupadas separadamente de las localidades con bosque esclerófilo de Chile central, destacándose la alta afinidad entre los bosques aislados de FJ y Talinay.

En las Figuras 4 a-d se muestra la relación entre los valores de similitud florística, de acuerdo al índice de Jaccard, y la distancia geográfica, medida en km, entre pares de localidades, usando como modelo las dos localidades extremas (Fray Jorge e Isla Guafo), una localidad de Chile central (El Tigre) y una de Bosque Valdiviano (Valdivia). Como es esperable, en todos los gráficos se observa una relación decreciente entre la similitud florística y la distancia entre los sitios, partiendo de una similitud máxima de 1,0 cuando la distancia es cero. Sin embargo, estas tendencias no son equivalentes para todos los sitios comparados, ya que existen importantes diferencias asociadas a la posición de los bosques en el gradiente latitudinal. Para contrastar el comportamiento de los relictos aislados del Norte Chico, separados entre sí por vegetación semiárida, con las tendencias generales de las áreas boscosas históricamente continuas del centro-sur de Chile, realizamos un análisis de regresión entre distancia y afinidad florística sólo con estos últimos, excluyendo de la regresión los bosques relictos.

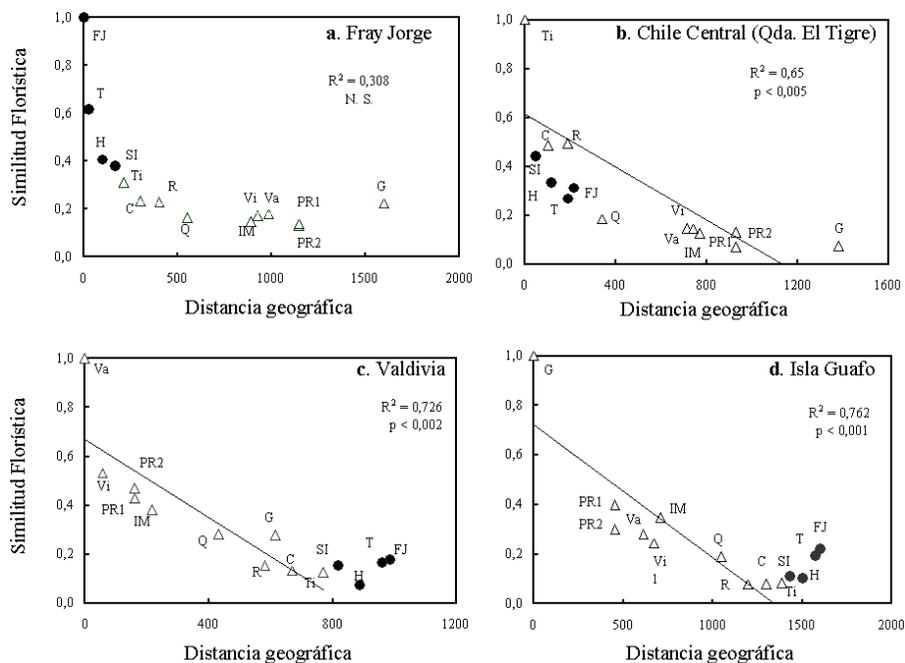


Fig. 4. Similitudes de la flora de 13 sitios de bosques de olivillo de Chile sur-central en relación a la distancia geográfica entre pares de sitios comparados. (Siglas de cada localidad se definen en el texto). Círculos: Localidades aisladas de la zona semiárida. Triángulos: Localidades continuas de Chile centro-sur.

En el caso del bosque de Fray Jorge (Fig. 4a) del extremo norte, al excluir de la regresión los relictos del Norte Chico, ya no se detecta un decrecimiento significativo de la similitud florística con la distancia, es decir, FJ exhibe niveles análogos de

afinidad florística con todos los bosques del centro y sur de Chile comparados. En contraste, los bosques relictos aislados del Norte Chico, a pesar de su cercanía con FJ, muestran un pronunciado decrecimiento de la similitud florística con la distancia.

La comparación del bosque de Quebrada El Tigre (Fig. 4b) de Chile central con los bosques del sur se caracteriza por un marcado y significativo descenso de la similitud florística con la distancia, destacando los bajos niveles de afinidad florística entre esta localidad de Chile central y los cuatro relictos aislados del Norte Chico, no incluidos en la regresión. Estos últimos, a pesar de su cercanía con El Tigre, caen por bajo la línea de regresión.

La relación entre afinidad florística y distancia para el bosque de Valdivia (Fig. 4c) del sur de Chile muestra la misma tendencia decreciente y significativa que el bosque de quebrada El Tigre, considerando todos los sitios de Chile centro-sur. En contraste con Quebrada El Tigre, en este caso las similitudes con los cuatro relictos aislados del Norte Chico caen por sobre la línea de regresión, mostrando estos bosques mayores niveles de afinidad florística que los esperados con las asociaciones valdivianas.

Por último, en el caso del bosque más austral comparado, Isla Guafo (Fig. 4d), existe también una tendencia decreciente significativa de la similitud florística con la distancia entre los sitios, considerando localidades de Chile centro-sur. Nuevamente, como en el caso de Valdivia (Fig. 4c), los cuatro relictos del Norte Chico se ubican por encima de la línea de regresión. Más aún, al contrario de lo esperado, éstos muestran una relación creciente entre afinidad florística y su distancia con la Isla Guafo, hecho que pone de relieve los mayores niveles de afinidad que se registran entre las localidades extremas del rango latitudinal del bosque de olivillo en Chile, Isla Guafo y Fray Jorge.

RELACIONES VEGETACIONALES Y EDÁFICAS

Comparaciones similares a las florísticas han sido llevadas a cabo para la estructura de la vegetación, clima y características químicas de los suelos en bosques de olivillo de la costa de Chile central-sur (Pérez 1994, Pérez & Villagrán 1985, 1994). Tal como se mostró en el análisis de afinidades florísticas, las abundancias (área basal de troncos y cobertura de follaje) y diversidad de especies muestran también patrones de interés biogeográfico: 1) Considerando la estructura de la vegetación existe nuevamente una estrecha similitud entre los bosques relictos del Norte Chico comparados (FJ, Huentelauquén y Sta. Inés) y los bosques templado-lluviosos del sur de Chile; 2) se observan fuertes pendientes de las curvas dominancia-diversidad en los relictos del Norte Chico, determinados por alta dominancia de *Aextoxicon punctatum*, tanto en términos de área basal de troncos como cobertura de follaje; 3) en comparación, se observan menores pendientes de las curvas dominancia-diversidad en Chile central, determinadas por una distribución más similar de las abundancias entre especies, debido a la incorporación de taxa esclerófilos con abundancias intermedias (Pérez & Villagrán 1985).

La relación entre parámetros edáficos, por ejemplo el porcentaje de saturación de bases (Fig. 5), y la posición latitudinal de los bosques costeros de olivillo, entre 30° 40'S y 44° S, muestra que las dos localidades más australes comparadas (Islas Guapiquilán y Guafo) exhiben valores similares a Fray Jorge, que caen fuera de la tendencia latitudinal. Si no se consideran estas dos localidades en el análisis de

regresión, se observa una tendencia lineal significativa de descenso del porcentaje de saturación de bases con la latitud (Pérez & Villagrán 1994). Pérez (1994) ha sugerido que, además de las condiciones del microclima, las similitudes edáficas entre los extremos norte y sur de la distribución del bosque de olivillo se deberían a la mayor dominancia de esta especie en el dosel. Sus hojas fuertemente esclerófilas determinarían, en gran medida, las características químicas del follaje, hojarasca y suelo superficial como, por ejemplo, bajas tasas de mineralización del nitrógeno del suelo, que producen limitación de nutrientes. Esta fuerte esclerofilia del olivillo determinaría mayor afinidad entre los suelos de los sitios en que la especie domina. Representaría una adaptación a los ambientes oceánicos que ocupa preferencialmente la especie, reduciendo las pérdidas de agua debidas al efecto de sequía fisiológica. Pese a la alta humedad atmosférica de los ambientes oceánicos, las plantas experimentan sequía provocada por el alto contenido de sales del “spray” marino.

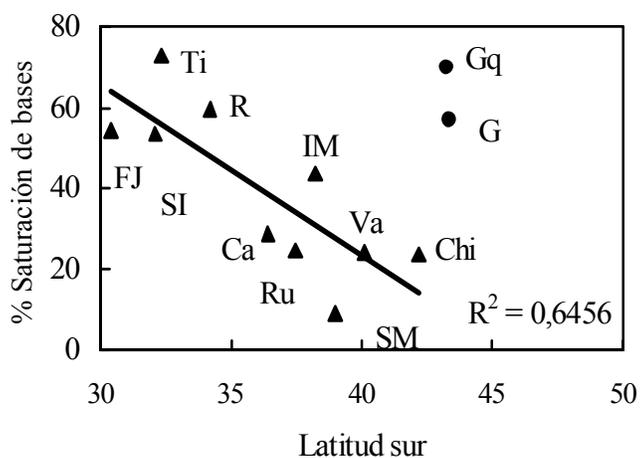


Fig. 5. Variación latitudinal en el porcentaje de saturación de bases del suelo en distintos bosques costeros de olivillo en Chile central-sur (modificado de Pérez & Villagrán 1994, Perez 1996). Los círculos (no incluidos en la regresión) muestran las dos localidades más australes. Sitios: FJ= Fray Jorge, SI= Sta. Inés, Ti= Q. El Tigre, R= Q. El Roble, Ca= Cerro Cayumanque, IM= Isla Mocha, Ru= Q. Rucaraquim, Va= Valdivia, SM= Fundo San Martín, Ch= Isla de Chiloé, G= Isla Guafo, Gq= Isla Guaquipilán.

DISYUNCIONES GEOGRÁFICAS ESPECÍFICAS

Flora leñosa

Aextoxicon punctatum Ruiz et Pav., el olivillo o tique (Fig. 6), único miembro del género *Aextoxicon*, es endémico de los bosques del sur de Sudamérica. Exhibe distribución aislada en las cimas de cerros de los relictos del Norte Chico y en quebradas húmedas del litoral de Chile central, entre 32° a 34°S, y desde allí al sur, domina en los pisos altitudinales inferiores de la vertiente Pacífica de la Cordillera

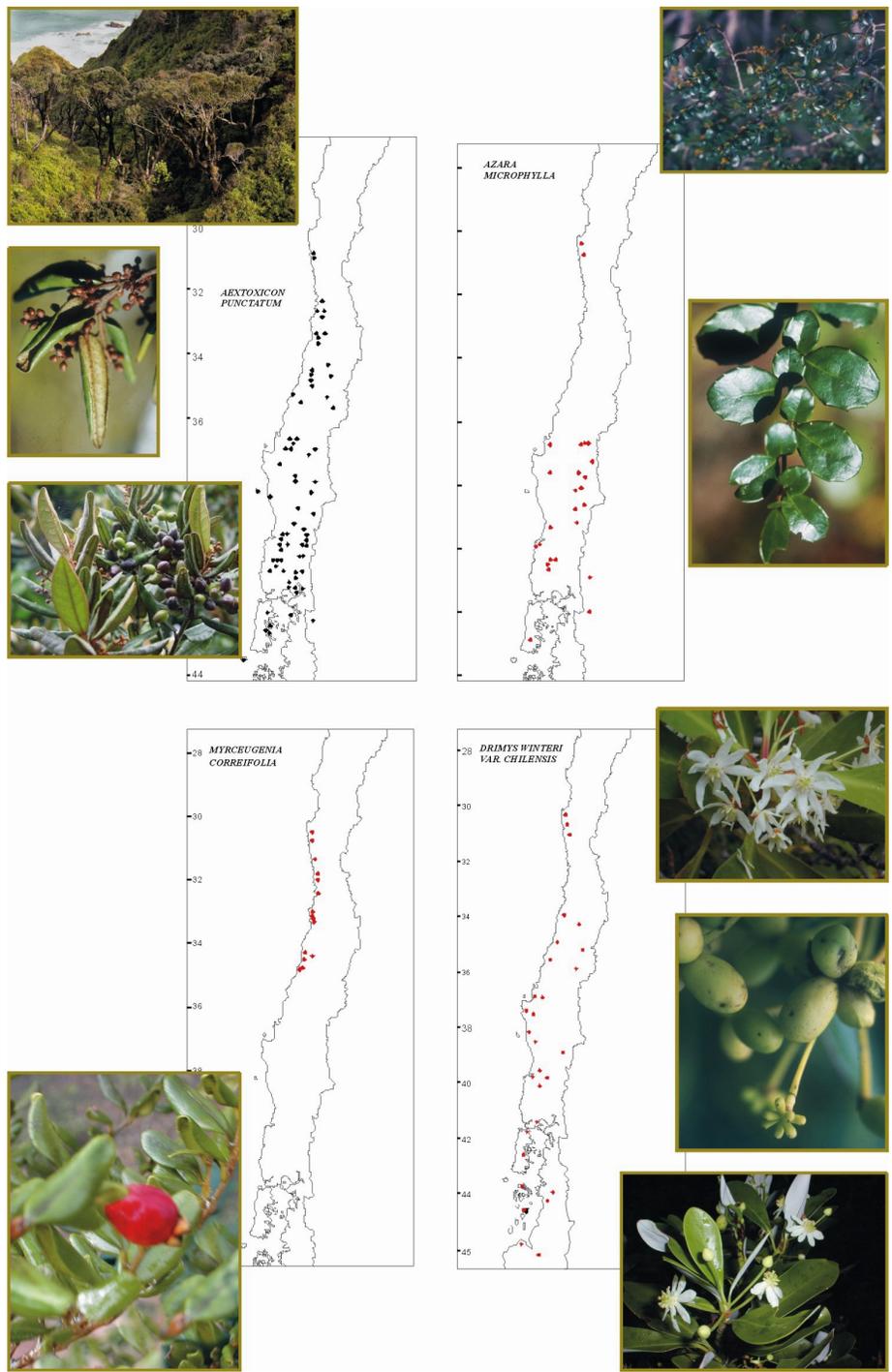


Fig. 6. Hábitos y distribución en Chile de especies de *Aextoxicon*, *Azara*, *Myrceugenia* y *Drimys*.

de la Costa, hasta la Isla Grande de Chiloé e islas circundantes del extremo SO. Es escaso en los Andes chilenos, con un par de localidades argentinas cercanas al sur de la distribución chilena, mientras que crece profusamente en la costa Pacífica de Chiloé e islas de su extremo SO, como los Archipiélagos de Guapiquilán, Esmeralda e Isla Guafo, esta última constituyendo el límite sur de la especie.

Azara microphylla Hook. f., chiñchiñ (Fig. 6). De las ocho especies chilenas del género *Azara*, *A. microphylla* es la única representada en Fray Jorge. La especie crece aislada en los dos relictos boreales, Fray Jorge y Talinay. Su rango de distribución es ampliamente disyunto, con una extensa área de hiato que llega hasta el río Ñuble, alrededor de los 37°S. Desde allí al sur, su rango es continuo hasta la isla Grande de Chiloé, con escasa representación en la vertiente argentina adyacente, cercana al extremo sur de distribución chilena de la especie.

Myrceugenia correaefolia (Hook. et Arn.) O. Berg, petrilla (Fig. 6). El género *Myrceugenia* en Chile, está representado por 14 especies en Chile continental y dos en Juan Fernández. *M. correaefolia*, la especie de Fray Jorge, exhibe un rango más o menos continuo entre Coquimbo y Colchagua, estrechamente asociado a cerros y quebradas litorales con influencia de neblinas.

Drimys winteri J.R. Forst. et G. Forst., canelo o voigue (Fig. 6). El género *Drimys*, está representado por dos especies en Chile continental (*D. winteri* y *D. andina*) y una especie en Juan Fernández (*D. confertifolia*). *D. winteri* se distribuye desde Coquimbo a Cabo de Hornos, Se han descrito una variedad, *D. winteri* var. *chilensis* (DC) A. Gray, que se distribuiría desde Coquimbo hasta Aysén, en ambas cordilleras y desde el nivel del mar hasta 1.700 m, en asociación con distintos tipos de bosques hígrófilos. En la costa de Chile central-norte esta variedad se distribuye, discontinuamente, asociada a bosques pantanosos de Mirtáceas. La variedad típica (*winteri*) se distribuye desde Aysén a Cabo de Hornos. La población de Fray Jorge comparte caracteres de ambas variedades (Troncoso et al. 1980).

Rhaphithamnus spinosus (Juss.) Moldenke, espino chau-chao, espino negro (Fig. 7). El género está representado por una especie en Juan Fernández (*R. venustus*) y otra en Chile continental, *R. spinosus*. Esta última exhibe distribución más o menos continua en la costa de Chile central-norte, tanto en los relictos de neblina, como en bosques edáficos dominados por Mirtáceas y bosques esclerófilos de quebradas húmedas. Del Maule al sur es abundante hasta isla Guafo, por la costa, y hasta Aysén por los Andes, con escasa representación en los territorios argentinos cercanos al límite sur de distribución de la especie.

Griselinia scandens (Ruiz et Pav.) Taubert, Yelmo (Fig. 7). El género *Griselinia* está representado por cinco especies en Chile, tres de las cuales se distribuyen entre Constitución y Aysén, 35°30'S-45°S (*G. racemosa*, *G. ruscifolia* y *G. jodinifolia*) y una es endémica del litoral de Paposó, *G. carlomunozii*, con par de pequeñas poblaciones aisladas en dos quebradas costeras del Desierto de Atacama (24°48'S y 24°56'S), alrededor de 650 km al norte de Fray Jorge; *G. scandens*, se distribuye en forma más o menos continua en el litoral de las regiones de Maule y Arauco, 35°30'° a 37°30'S. Además, exhibe poblaciones aisladas y ampliamente disyuntas en los tres relictos más boreales (Fray Jorge, Talinay y Huentelauquén), separadas por alrededor de 800 km de su rango continuo. También se ha documentado una población aislada en la costa de Corral (40°S) y otra en Valparaíso, sin precisión de la localidad exacta de la última (Dillon & Muñoz-Schick 1993).

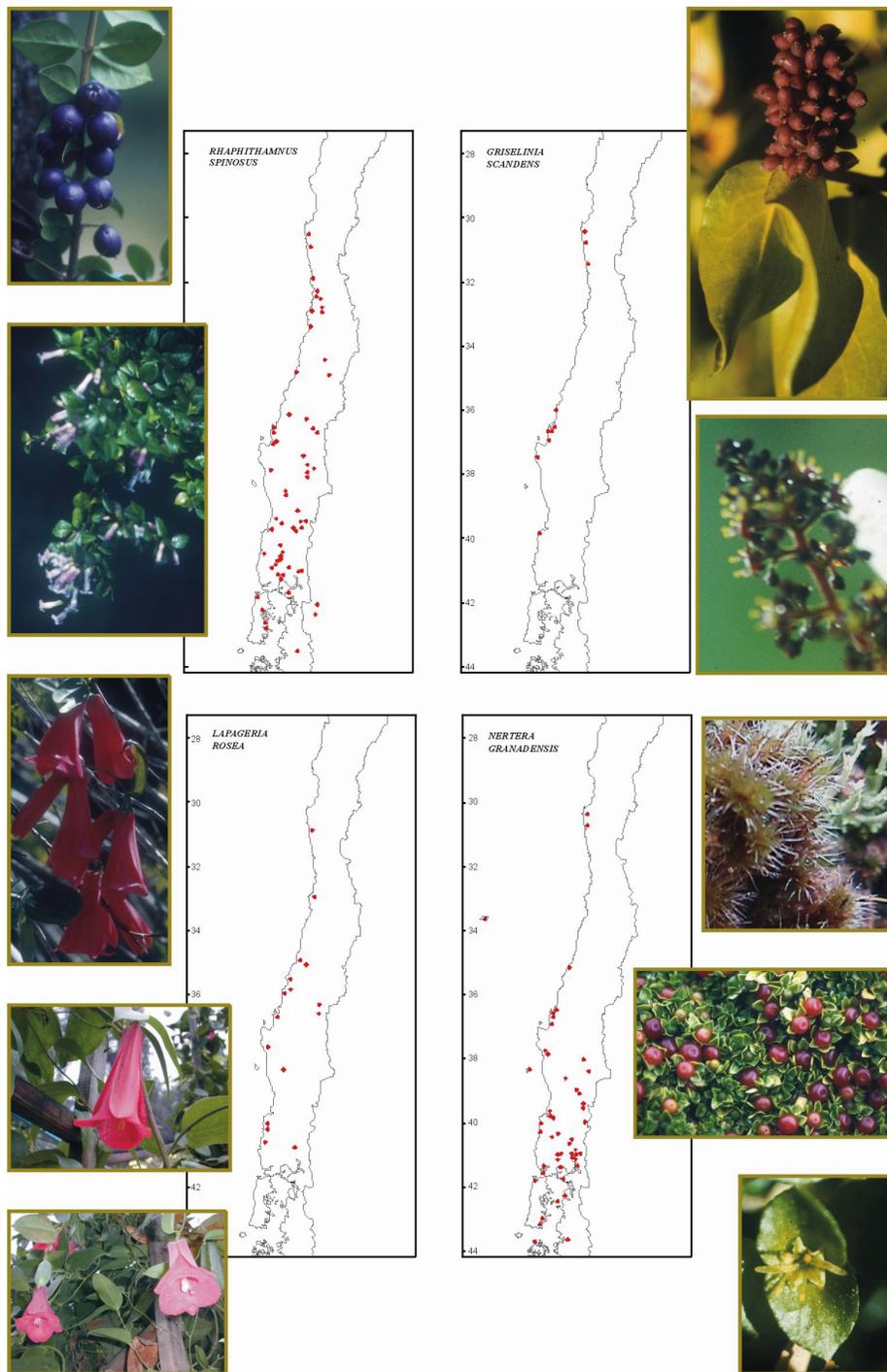


Fig. 7. Hábito y distribución de especies de *Rhapsithamnus*, *Griselinia*, *Lapageria* y *Nertera* presentes en Fray Jorge.

Herbáceas, enredaderas y epífitas

Lapageria rosea Ruiz et Pav., copihue (Fig. 7), una enredadera perteneciente a un género endémico y monotípico de la flora chilena. Recientemente, se ha documentado la existencia de una pequeña población de la especie en el bosque de Fray Jorge (Squeo et al. 2001). Crece en forma continua entre Curicó y Osorno (35-41°S), con una población aislada en la costa de Valparaíso.

Nertera granadensis (Mutis ex L.f.) Druce, queillénchucaco, chaquirita (Fig. 7), es la única especie del género en Chile. Crece aislada, como epífita, en los relictos de Fray Jorge y Talinay. Sigue un área de hiato que se prolonga hasta la costa de Curicó (35°) y, desde allí, crece profusamente hasta Magallanes, como epífita de distintos tipos de bosques templado-lluviosos.

Mitraria coccinea Cav., botellita (Fig. 8). El género monotípico *Mitraria* incluye esta única especie, endémica de los bosques del sur de Sudamérica. Es una epífita que exhibe poblaciones aisladas en Fray Jorge, seguidas de un extenso hiato distribucional que se prolonga hasta el Maule, a los 36°S. De allí al sur la especie exhibe distribución continua hasta Aisén, por los Andes y hasta las islas Guafo y Guaitecas, por la costa.

Sarmienta repens Ruiz et Pav., medallita (Fig. 8). El género monotípico *Sarmienta* incluye esta única especie, epífita, endémica de los bosques del sur de Sudamérica. Además de su presencia aislada en los relictos de Fray Jorge y Talinay, la especie exhibe distribución continua desde el Maule hasta las islas Guafo y Guaitecas, preferentemente asociada al bosque valdiviano, como epífita.

Peperomia (Fig. 8). De las siete especies chilenas del género, tres se restringen a Juan Fernández, *P. berteroana*, *P. skottsbergii* y *P. margaritifera*. Otras tres, de las cuatro representadas en Chile continental, están presentes en los relictos: *P. coquimbensis* (congonilla), exclusiva de Fray Jorge y Talinay; *P. doelli*, en Fray Jorge y en la costa del desierto de Atacama; y *P. fernandeziana* (champoe), aislada en los relictos de Fray Jorge, Talinay y Cerro Santa Inés, además en Juan Fernández y en unas pocas localidades de Llanquihue y Chiloé. Crece profusamente en los Archipiélagos de Guapiquilán e isla Guafo, en el límite sur de su distribución. Una cuarta especie de Chile continental, *P. nummularioides*, es más bien rara y restringida a la región de los Lagos, entre 40° y 41°S.

Dysopsis glechomoides (A. Rich.) Müll. Arg., cheipuco (Fig. 9). Esta especie herbácea pertenece a un género monotípico. Se distribuye aisladamente, en el suelo de los relictos de Fray Jorge, Talinay y Santa Inés, seguida de un área de hiato hasta el Maule. Desde allí su presencia es abundante hasta Magallanes, también en el sur de Argentina, en el piso de distintos tipos de bosques templado-lluviosos.

Uncinia phleoides (Cav.) Pers., quinquín (Fig. 9). Esta especie herbácea también está representada en los Andes centrales y del norte de Sudamérica. En Chile se distribuye desde Coquimbo hasta Chiloé e isla Guafo, restringida al litoral en Chile central y extendiendo hacia los Andes y Argentina, en el sur de su distribución.

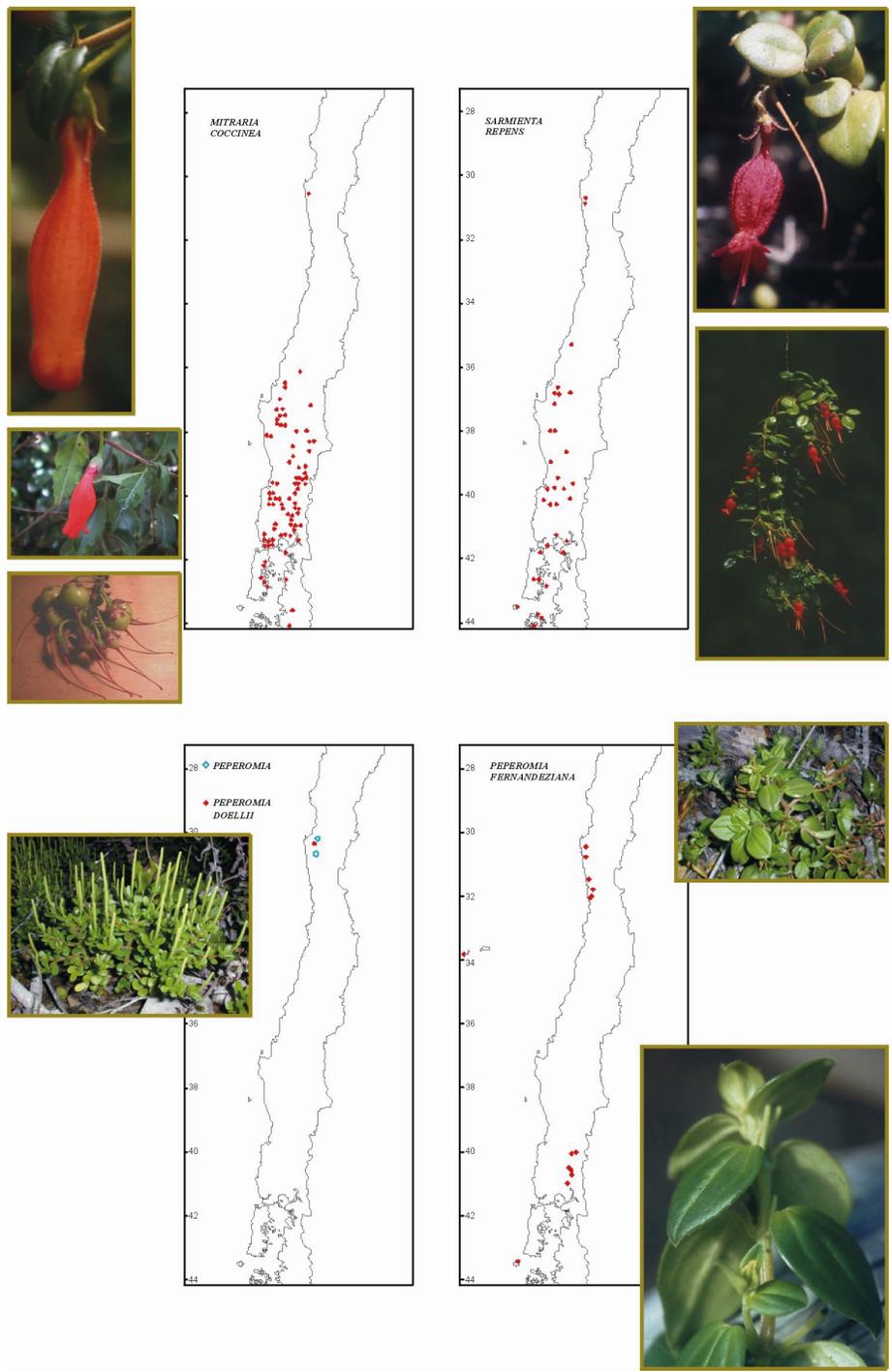


Fig. 8. Hábito y distribución de especies de *Mitraria*, *Sarmienta* y *Peperomia* presentes en Fray Jorge.

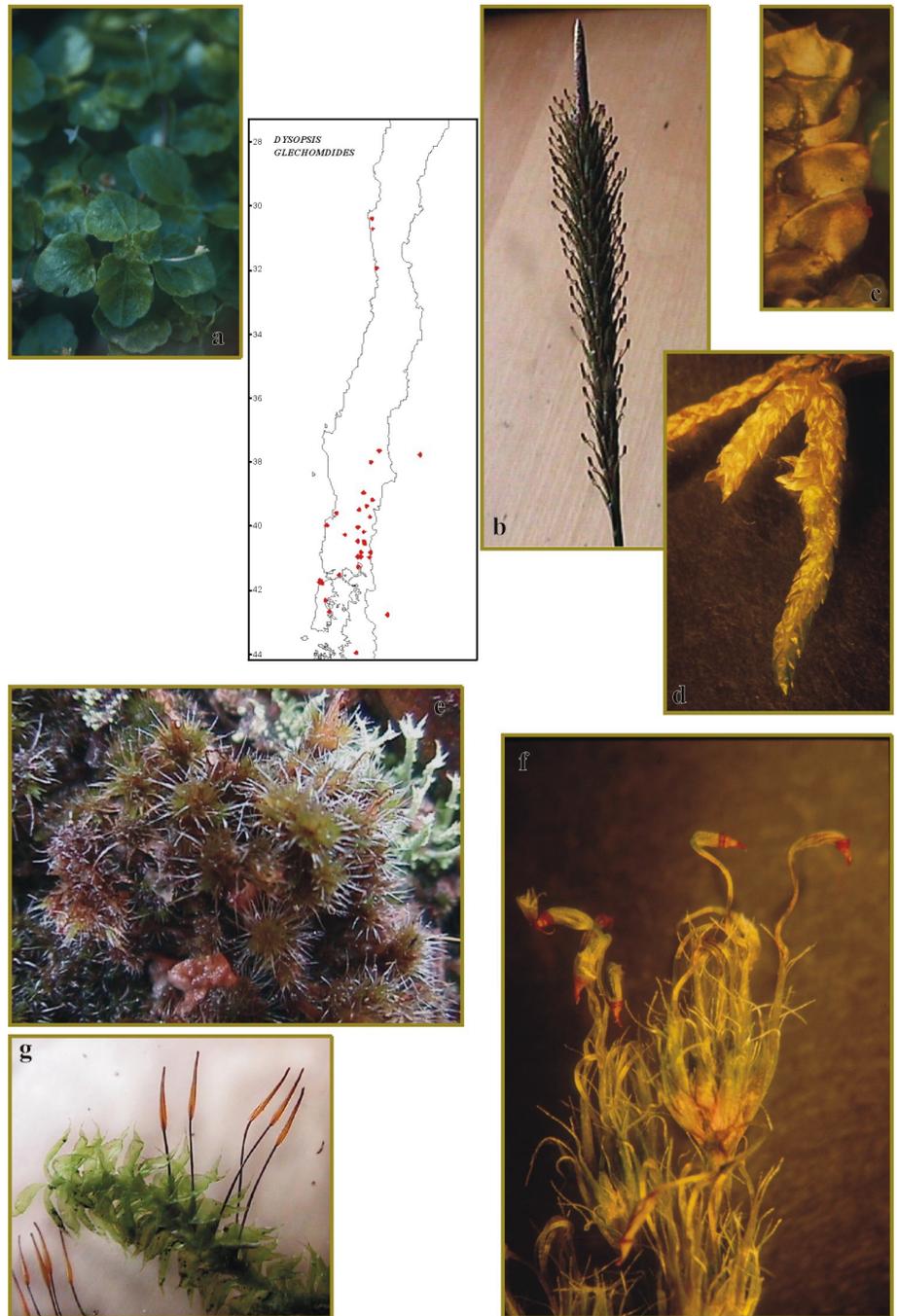


Fig. 9. Aspecto (a) y mapa de distribución en Chile de *Dysopsis glechomoides*. (b) *Uncinia phleoides*. (c) *Porella chilensis*. (d) *Weymouthia mollis*. (e-f) *Campylopus introflexus*. (g) *Ptychomnium cygnisetum*.

Criptógamas

Las especies de Criptógamas presentes en los relictos boreales, principalmente epífitas colectadas en el bosque de Fray Jorge, son las que exhiben mayor riqueza de especies, con seis especies de Helechos y más de 50 especies de Briófitas (Musgos y Hepáticas). Como las Angiospermas, las especies de Criptógamas, también exhiben notables disyunciones en sus rangos geográficos, tanto dentro del territorio chileno como con el Archipiélago de Juan Fernández.

Helechos

Entre los Helechos, varias especies presentes en Fray Jorge están ausentes o exhiben presencia discontinua y rara en Chile central, siendo frecuentes en los bosques templado-lluviosos del sur de Chile (Marticorena & Rodríguez 1995), como por ejemplo: *Hymenophyllum peltatum* (Poiret) Desv., con presencia aislada en Fray Jorge y Talinay, seguida de un amplio hiato hasta 39°38'S; *Asplenium dareoides* Desv. y *Rumohra adiantiformis* (G.Forster) Ching, aislados en Fray Jorge y continuos a partir de 36° S hacia el sur; *Hypolepis poeppigii* (Kunze) R.A.Rodr.; *Polypodium feuillei* Bertero var. *feuillei* y *Megalastrum spectabile* (Kaulf.) A.R.Sm. et R.C.Moran var. *spectabile*, todos ellos aislados en Fray Jorge, en escasos bosques pantanosos como en quebradas litorales muy húmedas de Chile central y muy frecuentes y continuos al sur de 36°S. Por otra parte, es interesante destacar algunas disyunciones que exhiben helechos aislados en la Provincia de Limarí, con la costa Pacífica desértica como es el caso de *Polypodium spinosae* Weath., con presencia restringida a dos áreas discontinuas, 30°27'S y 23°31'-24°S.

Musgos (Fig. 9)

De las alrededor de 30 especies de Musgos asociados a los relictos del Norte Chico, documentadas en la literatura (Brotherus 1924, Seki 1974, Robinson 1975, Scott & Stone 1976, Matteri 1985, He 1998) y en los Herbarios chilenos (SGO, UACH), una especie del Cerro Sta. Inés, además de cuatro especies y dos variedades del bosque de Fray Jorge (Tabla 1), se restringirían exclusivamente a esos dos sitios. Una de ellas, *Ptychomnium aciculare*, crece también en Australasia, mientras que los otros seis taxa son endémicos de Chile (Tabla 1). Al no haber sido coleccionadas, hasta la fecha, en otras localidades chilenas, la presencia de estos taxa podría constituir una expresión de diferenciación local en estos sitios, sugiriendo así antigüedad del aislamiento de los relicto de neblina del Norte Chico.

Por otra parte, los rangos de seis especies aisladas en Fray Jorge exhiben extensos hiatos distribucionales en Chile central: Así, cuatro de ellas tienen rangos continuos solamente a partir de los ríos BíoBío (37°S) y Cautín (39°S) hacia el sur, llegando *Eurhynchium corralense* hasta Llanquihue, mientras que *Rigodium adpressum*, *Syntrichia robusta* y *Weymouthia mollis* su rango sur llega hasta Magallanes. Otra especie se distribuye solamente en Osorno (41°S), *Orthodontium pellucens*, mientras que *Bryum perlimbatum* lo hace desde Aisén (45°S) a Magallanes (Tabla 1).

Las restantes especies de musgos tienen distribución más o menos continua. Entre ellas, tres especies aisladas en Fray Jorge (*Pleurothotrichum chilense*, *Pseudocrossidium leucocalyx* y *Funaria costesi*) y otras dos en el relicto Cerro Santa Inés de Pichidangui (*Costesia spongiosa* y *Tortula laevinervis*), su rango sur alcanza solamente hasta Chile Central (Tabla 1). En contraste, otras 12 especies aisladas en

Fray Jorge exhiben rangos australes más amplios, distribuyéndose en forma más o menos continua desde esa localidad hacia el sur, alcanzando los ámbitos de los bosques Esclerófilo, Valdiviano, Nordpatagónico y Subantártico, y llegando hasta Llanquihue (una especie), Aisén (seis especies) y Magallanes (cinco especies) (Tabla 1).

Hepáticas (Fig. 9).

El caso más notable de disyunciones geográficas de la flora aislada en Fray Jorge corresponde al de las Hepáticas (Tabla 2). De las alrededor de 25 especies documentadas en la literatura (Herzog 1944, Espinosa 1940, Engel 1978, 1990, Hässel et al. 1985) y en los Herbarios nacionales (SGO, UACH), una especie, *Frullania reicheana*, y una variedad de *Porella chilensis* (var. *fernandeziensis*), restringen su presencia continental al bosque de Fray Jorge. *P. chilensis* var. *fernandeziensis* también se encuentra en Juan Fernández, mientras que las otras dos variedades de la especie (var. *microloba* y var. *chilensis*) se encuentran aisladas en Fray Jorge y, además, en Chile central y sur, respectivamente (Tabla 2).

En contraste, 18 especies de hepáticas aisladas en Fray Jorge (una de ellas en Talinay, *Riccardia patens*), exhiben notables hiatos distribucionales a lo largo de Chile, aún más sorprendentes que los ya documentados para las Angiospermas. Entre ellas, seis especies exhiben rangos continuos solamente a partir del ámbito del bosque decido de *Nothofagus*, desde los ríos Maule (36°S), BioBío (37°) y Cautín (39°S), hacia el sur, llegando la mayoría de ellas hasta Aisén y Magallanes (Tabla 2). Otras seis especies de este grupo de hepáticas disyuntas exhiben rangos continuos solamente a partir del ámbito de los bosques templado-lluviosos tipo Valdiviano (a partir de 40°-41°S a Magallanes), mientras que las restantes seis especies de hepáticas se distribuyen desde el ámbito de bosque Nordpatagónico, a partir de 44°-51°S hasta Magallanes, exhibiendo estas últimas un hiato distribucional de más de 14° de latitud (Tabla 2).

Entre las restantes hepáticas de Fray Jorge, una variedad de *Porella chilensis* (var. *microloba*) se distribuye también en Chile central, mientras que otras cuatro especies exhiben rangos más o menos continuos desde Fray Jorge, o Chile central hacia el sur, llegando hasta el extremo austral del territorio, *Frullania magellanica*, *Lepidozia laevifolia*, *Metzgeria divaricata* y *Schistochila lehmanniana* var. *quadrifida* (Tabla 2).

Afinidades con el Archipiélago de Juan Fernández

Los bosques del Archipiélago de Juan Fernández exhiben también alta afinidad florística con los relictos de neblina (Troncoso et al. 1980). Al nivel de especies, es interesante de mencionar que el 29% del total de musgos y el 54% del total de hepáticas de Fray Jorge también se encuentran en el Archipiélago de Juan Fernández (Tablas 1 y 2). Al nivel genérico, Juan Fernández comparte con Fray Jorge la presencia de los géneros *Myrceugenia*, *Azara*, *Rhaphithamnus*, *Drimys*, *Peperomia*, *Dysopsis* y *Nertera*. La edad máxima de colonización de las islas, probablemente por dispersión ornitócora, correspondería al Plioceno y Pleistoceno temprano, ya que su origen ha sido fechado entre 1,01 y 5,8 millones de años A.P. (Stuessy et al. 1984).

Tabla 1. Especies de Musgos de los relictos del Norte Chico, tipo de rango geográfico, distribución chileno-argentina y elemento floral (EF), de acuerdo a la distribución mundial. (E = Endémicos del sur de Sudamérica; A = Austral-Antártico, territorios continentales templados; HS = amplios en el Hemisferio Sur; N = Neotropical; SC = Islas Subantárticas; C = Cosmopolita)

Nº	Especie	Tipo de rango	Rango de Distribución en Chile	EF
1	<i>Funaria integra</i> (C.Müll.) Lindb. var. <i>serrulata</i> Broth.	restringido	FJ. 30°40'S	E
2	<i>Mielichhoferia demissa</i> C. Müll.	restringido	FJ. 30°40'S (Herbario SGO)	E
3	<i>Psychomnium aciculare</i> (Brid.) Mitt.	restringido	FJ. 30°40'S	A
4	<i>Psychomnium cygnisetum</i> (C.Müll.) Par. var. <i>chilense</i> Broth.	restringido	FJ. 30°40'S (Herbario SGO)	E
5	<i>Tortula perarmata</i> Broth.	restringido	FJ. 30°40'S	E
6	<i>Tortula flavipes</i> Broth.	restringido	FJ. 30°40'S	E
7	<i>Aloina bifrons</i> (De Not.) Delgadillo	restringido	SI. 32°10'S (Herbario SGO)	E
8	<i>Eurhynchium corralense</i> (Lor.) Jaeg.	disyunto hasta 37°S	FJ. BióBio a Llanquihue	?
9	<i>Rigodium adpressum</i> Zomlefer	disyunto hasta 37°S	FJ?. BióBio a Magallanes	?
10	<i>Syntrichia robusta</i> (Hook. f. & Grev.) Zand.	disyunto hasta 37°S	FJ?. Ñuble a Cabo de Hornos, Malvinas	C
11	<i>Weymouthia mollis</i> (Hedw.) Broth.	disyunto hasta 39°S	FJ. Cautín a Magallanes. JF	A
12	<i>Orthodontium pellucens</i> (Hook. f.) Schimp	disyunto hasta 41°S	FJ?. Osorno	?
13	<i>Bryum perlumbatum</i> Cardot	disyunto hasta 45°S	FJ. Aisen a Magallanes, Malvinas	HS
14	<i>Costesia spongiosa</i> Thériot	continuo, Chile central	SI. Pichidangui a Quillota-Valparaíso	?
15	<i>Pleurothotrichum chilense</i> Broth.	continuo, Chile central	FJ. Coquimbo a Aconcagua (IV-V)	?

Continuación Tabla 1.

Nº	Especie	Tipo de rango	Distribución en Chile	EF
16	<i>Pseudocrossidium leucochlyx</i> (Mont.) Thér.	continuo, Chile central	F.J. Limarí a Santiago	?
17	<i>Funaria costesii</i> Thér.	continuo, Chile central	FJ?. Limarí, Petorca, Valparaíso	?
18	<i>Tortula laevinervis</i> Broth.	continuo, Chile central	SI. Pichidanguí a Valparaíso	?
19	<i>Catagoniopsis berteriana</i> (Mont.) Broth.	continuo, Valdiviano	F.J. Choapa a Valdivia. JF	?
20	<i>Fissidens curvatus</i> Hornsch.	continuo, Valdiviano	F.J. Choapa a Osorno, JF	?
21	<i>Bryum billardieri</i> Schwaegr.	continuo, Valdiviano	F.J. Coquimbo a Llanquihue, JF	SC
22	<i>Funaria commixta</i> Thér.	continuo, Valdiviano	FJ?. Limarí a Llanquihue	?
23	<i>Bryoerythrophyllum fuscinerium</i> (Mitt.) Zand.	continuo, Valdiviano	F.J. Valparaíso a Aisén	E
24	<i>Didymodon vinealis</i> (Brid.) Zand.	continuo, Valdiviano	F.J. Coquimbo a Aisén	?
25	<i>Rigodium toxarion</i> (Schwaegr.) Jaeg.	continuo, Valdiviano	F.J. Choapa a Aisén. JF	N
26	<i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Mitt.	continuo, Subantártico	F.J. Choapa a Tierra Fuego. JF	HS
27	<i>Neckera chilensis</i> Schimp.	continuo, Subantártico	F.J. Coquimbo a Magallanes	N
28	<i>Ptychomnium cygnisetum</i> (C.Müll.) Kind.	continuo, Subantártico	F.J. Coquimbo a Cabo Hornos, JF	A
29	<i>Rhaphidorrhynchium callidum</i> (Mont.) Broth.	continuo, Subantártico	F.J. Coquimbo a Magallanes	E
30	<i>Rigodium brachypodium</i> (C.Müll.) Paris	continuo, Subantártico	F.J. Choapa a Magallanes, JF	?

Tabla 2. Especies de Hepáticas de los relictos del Norte Chico, tipo de rango geográfico, distribución chileno-argentina y elemento floral (EF), de acuerdo a la distribución mundial. (E = Endémicos del sur de Sudamérica; A = Austral-Antártico, territorios continentales templados; HS = amplios en el Hemisferio Sur; N = Neotropical; SC = Islas Subantárticas; C = Cosmopolita)

Nº	Especies	Tipo de Rango	Rango de Distribución en Chile	EF
1	<i>Frullania reichena</i> Steph.	restringido	F.I. 30°40'S	E
2	<i>Porella chilensis</i> (Lehm. & Lindenb.) Trev. var. <i>Fernandeziensis</i> (Hertz.) Swails	restringido	F.I. 30°40'S, JF	E
3	<i>Chiloscyphus semiteres</i> (Lehm.) Lehm & Lindenb.	disyunto hasta 36°S	F.I. Maule a Concepción, JF, Malvinas	C
4	<i>Porella chilensis</i> (Lehm. & Lindenb.) Trev. var. <i>Chilensis</i>	disyunto hasta 36°S	F.I. Constitución hasta 51°S, JF	N
5	<i>Leptoscaphus expansus</i> (Lehm.) Grolle	disyunto hasta 36°S	F.I. Maule a Tierra del Fuego, JF, Malvinas	HS
6	<i>Radula flavifolia</i> (Tayl.) Tayl. Ex Gott. Lindenb. & Nees	disyunto hasta 36°S	FJ?. Maule a Cabo de Hornos, JF, I. De los Estados	?
7	<i>Harpalejeunea parasitica</i> (Hook. f. & Tayl.) Stephani	disyunto hasta 39°S	F.I. Cautín a Cabo de Hornos, JF, I. Estados	C
8	<i>Metzgeria decipiens</i> (Mass.) Schiffn.	disyunto hasta 39°S	FJ?. Corral a Tierra del Fuego, Malvinas, I. E los Estados, JF	C
9	<i>Tylimanthus limbatus</i> Steph.	disyunto hasta 40°S	F.I. Corral a Isla Desolación (53°S)	E
10	<i>Radula decora</i> Gott. Ex Steph.	disyunto hasta 40°S	F.I. Valdivia a Isla Virtudes (51°31'S), JF	N
11	<i>Plagiochila heterodonta</i> (Tayl.) Mitt.	disyunto hasta 40°S	F.I. Valdivia a Tierra del Fuego	C
12	<i>Riccardia patens</i> Hässel	disyunto hasta 40°S	T. Valdivia a Tierra del Fuego	?
13	<i>Hyalolepidozia bicuspidata</i> (Mass.) S. Arnell ex Grolle	disyunto hasta 41°S	F.I. Llanquihue a Magallanes, Malvinas, JF	HS
14	<i>Plagiochila fagicola</i> Schiffn.	disyunto hasta 41°S	FJ?. Llanquihue a Magallanes, Malvinas	?

Continuación Tabla 2

Nº	ESPECIES	TIPO DE RANGO	RANGO DE DISTRIBUCIÓN EN CHILE	EF
15	<i>Lepidozia fuegiensis</i> Steph.	disyunto hasta 44°S	F.I. Aisén a Tierra del Fuego, Malvinas	C
16	<i>Drepanolejeunea araucariae</i> Steph. var. <i>chilensis</i> Herzog	disyunto hasta 51°S	F.I. Isla Pazzi (51°S)	C
17	<i>Cololejeunea fernandeziana</i> Solari	disyunto hasta 51°S	F.I. Puerto Toro - Cerro El Morro (51°S) a Seno Otway, 53°30'S, JF	?
18	<i>Lophocola divaricata</i> Herzog	disyunto hasta ?	F.I. Sur de Chile	E
19	<i>Plagiochila rufescens</i> St.	disyunto hasta ?	F.I. Patagonia occidental	?
20	<i>Calura calyptrifolia</i> (Hook.) Dum.	disyunto hasta ?	F.I. Patagonia occidental a Tierra del Fuego, JF	SC
21	<i>Porella chilensis</i> (Lehm. & Lindenb.) Trev. var. <i>microloba</i> (Herz.) Swalls	continuo	F.I. Chile central, JF	E
22	<i>Frullania magellanica</i> Web. & Nees	continuo	F.I. Valparaíso a Tierra del Fuego, JF, Malvinas	A
23	<i>Schistochila lehmanniana</i> (Lindenb.) Steph. v. <i>quadrifida</i> (Evans) Hassel	continuo	F.I??. Coquimbo a Magallanes, Isla de los Estados	A
24	<i>Mezgeria divaricata</i> Evans	continuo	F.I. Santiago a Brunswick (53°30'S), JF	E
25	<i>Lepidozia laevifolia</i> (Hook.f. & Tayl.) G.L. & N.	continuo	F.I. Chile central a Magallanes, JF, Malvinas	C

DISYUNCIONES GEOGRÁFICAS GENÉRICAS

Géneros compartidos con el Neotrópico (Fig. 10)

Varios géneros de Angiospermas leñosas de Fray Jorge (*Myrceugenia*, *Azara*, *Griselinia* y *Drimys*), y de otros de bosques chilenos son compartidos, con el neotrópico (e.g. *Araucaria*, *Escallonia*, *Crinodendron*, *Lithrea*). También Criptógamas, como por ejemplo el complejo de poblaciones del helecho *Hymenophyllum magellanicum* (de la Sota 1973) y el género *Adiantum*, con la mayoría de las especies de América tropical, algunas compartidas con Chile (*A. chilense* var. *hirsutum*). Entre las Briófitas de Fray Jorge, musgos compartidos con el Neotrópico serían las especies *Rigodium toxarium* y *Neckera chilensis* (Tabla 1) y los géneros *Dicranoloma*, *Thuidiopsis* y *Ptychomnium* (Sehnem 1953); *Porella chilensis* y *Radula decora*, entre las Hepáticas (Tabla 2). También aves de la familia Rhinocryptidae, como los géneros *Scytalopus* y *Rhinocrypta* (Vielliard 1990).

***Myrceugenia*.** La Familia Mirtáceas está representada en Chile por 9 géneros, tres de los cuales son endémicos de los bosques templado-lluviosos del sur de Sudamérica (*Legrandia*, *Luma* y *Amomyrtus*); tres se relacionan con géneros australasianos (*Tepualia*, *Ugni* y *Myrteola*); y los restantes tres (*Myrceugenia*, *Blepharocalyx* y *Myrcianthes*) exhiben distribuciones disyuntas a través de América, tanto en la costa Pacífica de Sudamérica, como al este de los Andes, en el sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y noreste de Argentina. *Myrceugenia* integra 12 especies de Chile Continental, 1 de Juan Fernández y 34 del sur del Brasil. Landrum (1981) estudió la taxonomía del género *Myrceugenia* mostrando que, en los distintos cladogramas obtenidos, no se segregan los grupos de especies chilenas de las del Brasil. Los distintos linajes están integrados tanto por especies chilenas como brasileras, sugiriendo que la segregación Pacífico-Atlántico ocurrió como consecuencia de eventos de vicarianza. Sobre la base de estos resultados, el autor propone que el género se originó cuando los bosques subtropicales de Sudamérica estaban interconectados, en el Oligoceno-Mioceno.

***Azara*.** La Familia Flacourtiaceae está representada en Chile solamente por el género *Azara*, con ocho especies en Chile continental, una de las cuáles tiene una variedad en Juan Fernández (*Azara serrata* var. *fernandeziana*). La mayoría de las especies se concentran en los bosques esclerófilo y deciduo de *Nothofagus* de Chile central-sur, y solamente dos especies son componentes importantes de los bosques templado-lluviosos del sur de Chile, *A. lanceolata* y *A. microphylla*, la última con presencia aislada en Fray Jorge y Talinay. Además de Chile, el género está representado en Sudamérica por otras dos especies de los Andes orientales de Bolivia, Uruguay y sur de Brasil. El registro fósil de *Azara* en Chile central (35°47'S), tan antiguamente como el Eoceno Inferior (Troncoso 1992), sugiere que su diversificación ocurrió en esta región, migrando con posterioridad al subtrópico de Sudamérica. Sin embargo, la presencia en las regiones tropicales de América de los otros cinco géneros que conforman la Subtribu Flacourtiaceae-Flacourtiineae, a la cual pertenece *Azara*, sugieren que este taxón pertenece a antiguos linajes neotropicales que llegaron al sur de Sudamérica en el Cretácico-Paleoceno.

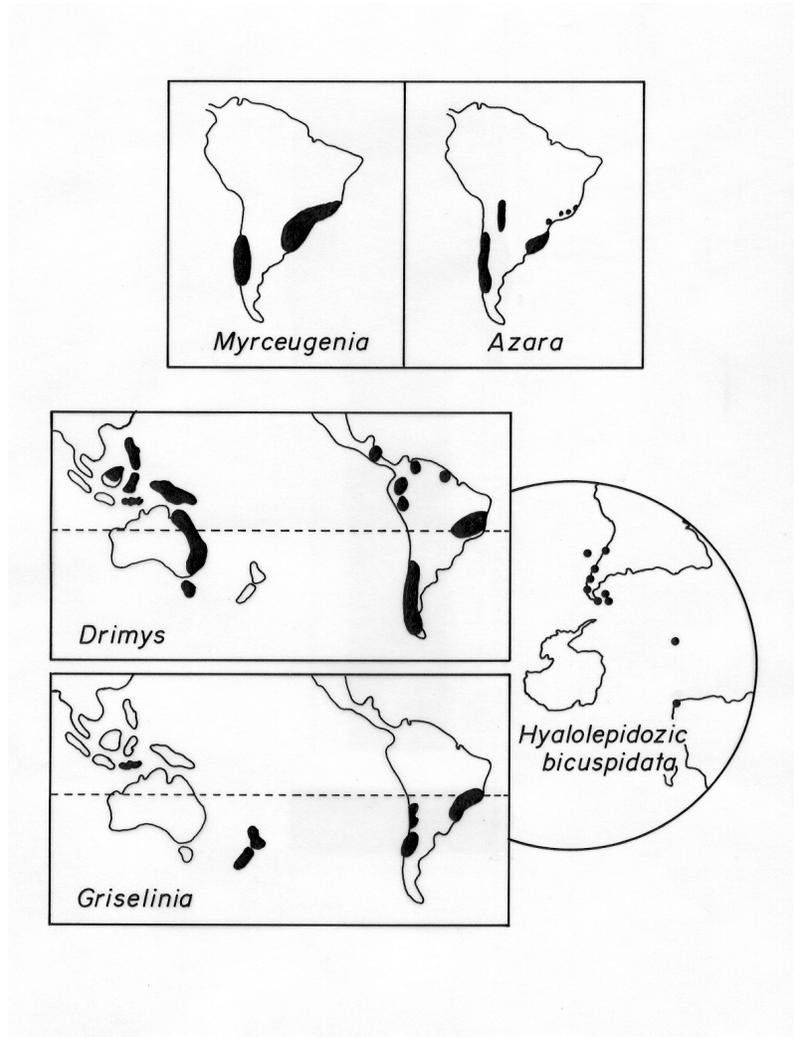


Fig. 10. Mapas mostrando las disyunciones en la distribución de géneros de Fray Jorge, tanto neotropicales (*Azara* y *Myrceugenia*) como australasianos (*Griselinia* y *Drimys*), y de la especie *Hyalolepidozia bicuspidata* (Hepática), en el hemisferio sur.

Géneros compartidos con Australasia (Fig. 10)

***Drimys*.** La familia Winteráceas, representada por el género *Drimys* en Sudamérica, exhibe mayor riqueza de géneros en Australasia. En Sudamérica está representada la sección *Wintera* del género *Drimys*, mientras que la sección *Tasmania* se distribuye en Australasia. Los estudios moleculares (Suh et al. 1993) son concordantes con un origen australasiano para la familia. Por lo tanto, el patrón biogeográfico sugiere que *Drimys* es un aporte austral-antártico a la flora Sudamericana. En Sudamérica, el género está representado por 5 especies: *D. confertifolia* de Juan Fernández; *D. granadensis* de América central y norte de Sudamérica; *D. brasiliensis* del norte de Argentina, Paraguay, sur de Brasil, límite Venezuela-Brasil y Guyana, y dos especies en Chile continental y Argentina, *D. winteri* y *D. andina*. La población de FJ corresponde a *D. winteri*, distribuida desde Coquimbo al Cabo de Hornos, y exhibe

caracteres de las dos variedades descritas: *D. winteri* var. *chilensis* (Coquimbo a Aisén) y *D. winteri* var. *winteri* (Aisén a Cabo de Hornos).

Estudios moleculares en 20 poblaciones chileno-argentinas de *Drimys* (Jara et al. 2002), incluyendo *D. andina*, *D. confertifolia* y las dos variedades de *D. winteri*, muestran que entre las poblaciones de *D. winteri* chilenas existe mayor divergencia genética que entre las de *D. andina* y *D. confertifolia*, y de éstas con las poblaciones argentinas de *D. winteri*. Por otra parte, la población de *D. winteri* de FJ exhibe altos valores de divergencia genética, tanto con las poblaciones de sitios bajos de su misma región, como con las restantes poblaciones de Chile. Este resultado es concordante con la mezcla de caracteres morfológicos de las dos variedades de la especie que exhiben las poblaciones de Fray Jorge (Troncoso et al. 1980). Esto sugiere que la población de FJ es producto de una migración que se produjo antes de la diferenciación de las especies chileno-argentinas (*D. andina* y *D. confertifolia*) y de la variedad *chilensis* descrita para *D. winteri*. El registro fósil de Sudamérica es concordante con la antigüedad del taxón. El género *Drimys* se registra por primera vez en las floras mixtas de Pichileufú (41° S), en el Paleoceno / Eoceno (Berry 1938). Durante el lapso Oligoceno-Mioceno estas floras mixtas, incluyendo probablemente a *Drimys*, son registradas en Chile central. Posteriormente, en el Plioceno, el desarrollo de la Diagonal Árida habría provocado el aislamiento de las poblaciones más boreales, antes de la expansión del bosque esclerófilo y Valdiviano hacia la costa Pacífica.

Griselinia, perteneciente a la Familia monotípica Griselinaceae, exhibe amplia disyunción transpacífica, con 5 especies en Sudamérica y dos en Nueva Zelanda. La mayor primitividad de las dos especies neozelandesas, incluidas junto a una de las especies chilenas (*G. jodinifolia*) en el Subgénero *Eugriselinia*, permiten consignar al género como un aporte austral-antártico a la flora de Fray Jorge (Dillon & Muñoz-Schick 1993). Las restantes cuatro especies sudamericanas se concentran en el litoral de Chile central-sur, con una notable excepción: *G. ruscifolia* var. *itatiatae*, una variedad de una de las especies chilenas, con poblaciones aisladas en el SE de Brasil.

Géneros endémicos

Los géneros monotípicos *Aextoxicon*, *Lapageria*, *Mitraria* y *Sarmienta* son endémicos de los bosques subantárticos del sur de Sudamérica. De acuerdo a estudios moleculares (Vinnersten & Bremer 2001), *Lapageria* se incluiría en la familia Smilacaceae, junto con otro género endémico y monotípico de Chile, *Philesia*; además de un género de Australia, Nueva Zelanda y Nueva Guinea, *Ripogonium*, y el género *Smilax*, de amplia distribución pantropical. De acuerdo al dendrograma propuesto por los autores, el aislamiento de Sudamérica de Australia correspondería con la segregación de *Lapageria* y *Philesia* del género australasiano *Ripogonium*, evento ocurrido hace cerca de 38 millones de años atrás, a finales del Eoceno. De acuerdo a estos antecedentes, *Lapageria* formaría parte de un linaje austral-antártico.

Mitraria y *Sarmienta* pertenecen a la familia Gesneriaceae, representada por tres subfamilias: (1) Gesnerioideae, de distribución neotropical; (2) Coronantheroideae, distribuida en los territorios australes de Chile, Australia y Nueva Zelanda; (3) Cyrtandroideae, de distribución paleotropical. Estudios moleculares de Mayer et al. (2003) muestran que las Cyrtandroideae corresponden a un clado monofilético, que es el grupo hermano de otro grupo formado por las subfamilias Gesnerioideae y

Coronantheroideae. Los dos géneros chilenos *Sarmienta* y *Mitraria* pertenecen a las Coronantheroideae, junto con otro género monotípico chileno, *Asteranthera*. De estos antecedentes se desprende que, probablemente, las dos Gesneriáceas de FJ corresponden a linajes austral-antárticos.

En lo que respecta a *Aextoxicon*, único miembro de la familia Aextoxicaceae, los antecedentes moleculares (Savolainen 2000) indican que su relación más próxima sería con otra familia endémica y monotípica de la flora chilena, Berberidopsidaceae, género *Berberidopsis*. El aislamiento taxonómico de estas dos familias indica su antigüedad, ratificada por registros fósiles de troncos de *Aextoxicon* en el Paleoceno inferior del sur de Sudamérica, 51°33'S (Nishida et al. 1988). Igual que en el caso de las poblaciones chilenas de *Drimys*, estudios moleculares recientes en poblaciones chilenas de olivillo (M. Núñez, trabajo en preparación) muestran mayor divergencia genética de las poblaciones de Fray Jorge y Santa Inés, con respecto a las restantes de Chile central-sur. Por otra parte, la nula diversificación específica de *Aextoxicon* y su distribución restringida principalmente a ambientes oceánicos de la costa Pacífica de Chile central-sur, e islas adyacentes, sugieren que se trata de un taxón especializado a condiciones costeras. De acuerdo a Pérez (1994), las condiciones ambientales oceánicas, con ingresos atmosféricos dominados por aerosoles de sales marinas y bajos niveles de nutrientes en los suelos, explicarían el alto grado de esclerofilia de las hojas de olivillo. Esta especialización morfológica habría conducido a una restricción ambiental y geográfica de la distribución de *Aextoxicon* y su dominancia en los bosques costeros e islas. Epífitas asociadas al olivillo, como *Peperomia* y *Sarmienta*, también exhiben adaptaciones a la sequedad fisiológica característica de los ambientes oceánicos, en este caso, la succulencia de las hojas.

CARÁCTER MIXTO DE LA FLORA DE FRAY JORGE

Como se ha mostrado, el rasgo más característico del bosque de Fray Jorge es el carácter fitogeográfico mixto de su flora, con géneros endémicos y monotípicos del territorio chileno-argentino, algunos de ellos pertenecientes a linajes austral-antárticos (*Mitraria*, *Sarmienta*, *Lapageria*) y otros taxonómicamente aislados y pertenecientes a familias endémicas (*Aextoxicon*); géneros neotropicales, con amplia disyunciones entre la costa Pacífica y Atlántica (*Myrceugenia*, *Azara*, *Rhaphithamnus*); géneros austral-antárticos, extendiendo a veces sus rangos hacia Australasia, Indonesia y América tropical (*Drimys* y *Griselinia*); y géneros pantropicales (*Peperomia*). Por lo demás, el carácter fitogeográficamente mixto es uno de los rasgos más significativos de la flora de todos los tipos de bosques de Chile, con máximo equilibrio entre componentes de distinta procedencia en los bosques de la transición climática mediterráneo-templada, entre 36 y 40°S (Villagrán & Hinojosa 1997). Este rasgo fue destacado, hace más de cuatro décadas, por Schmithüsen (1956), quien propuso un modelo que muestra que las formaciones vegetales de más de dos tercios del territorio chileno, entre 30° y 50°S, exhiben una característica combinación de elementos fitogeográficos de procedencias norte y sur, perteneciendo los ecosistemas forestales chilenos al dominio limítrofe entre los reinos florales Antártico y Neotropical.

ORIGEN PALEÓGENO DE LA FLORA DE FRAY JORGE

La interpretación histórica del carácter fitogeográfico mixto de la actual flora de bosques de Chile, como la resultante de la integración de las sucesivas paleofloras que llegaron al territorio durante el Terciario, hipótesis planteada por Schmithüsen

(1956), es sustentada por el registro fósil del Terciario del sur de Sudamérica y Antártida (e.g. Romero 1978, 1986, Hinojosa & Villagrán, 1997). Las reconstrucciones de vegetación del Paleógeno muestran una sucesión de tres paleofloras distintas, Neotropical (Cretácico-Paleoceno), Mixta (Eoceno) y Antártica (Eoceno-Oligoceno), las cuales se ilustran en la Fig. 11. Hacia finales del Paleógeno, las tafofloras mixtas con *Nothofagus* (*sensu* Romero 1978, 1986) de Chile central, como por ejemplo Cerro Las Águilas (33°19'S) del Eoceno / Oligoceno de la precordillera andina (Hinojosa 1996) y Navidad-Goterones (33°57'S) del Mioceno inferior de la costa (Troncoso 1991), registran varios de los géneros modernos y ya exhiben la mezcla de elementos fitogeográficos de distinta procedencia que caracterizan a los actuales bosques del sur de Sudamérica, con presencia del elemento neotropical (eg. *Myrceugenia*), endémico (eg. *Mitraria*) y fuerte representación del elemento austral-antártico dominado por *Nothofagus* y Coníferas (*Saxegothaea*, *Austrocedrus*, *Podocarpus*).

Componentes leñosos importantes de la flora del bosque de Fray Jorge ya estaban representadas en estas paleofloras paleógenas, como es el caso de *Aextoxicon*, en la Formación Cerro Dorotea, Paleoceno inferior, 51°33'S (Nishida et al. 1988). *Drimys*, en las Formaciones de Pichileufú, Paleoceno/Eoceno, 41°S (Berry 1938); Isla Seymour, Antártica, Eoceno; Caleta Cocholgue, Eoceno Inferior, 36°35'S (Gayó 2001); y Río Turbio, Eoceno medio a superior, 51°33'S (Hünicken 1967). *Myrceugenia*, en la Formación Loreto, del Eoceno/Oligoceno, 53°10'S (Fasola 1969); Formación Lonquimay, del Eoceno / Oligoceno, 38°30'S (Palma-Heldt 1983). *Azara*, en la Formación Quinamávida, del Eoceno Inferior, 35°47'S (Troncoso 1992). Es posible que la mayoría de los géneros endémicos y monotípicos de la actual flora de los bosques chileno-argentinos sean los descendientes de los linajes neotropicales y australasianos que llegaron al territorio durante el Paleógeno. Este pareciera ser el caso de lianas y epífitas, actualmente pertenecientes a géneros endémicos del territorio chileno, como *Lapageria*, *Sarmienta* y *Mitraria* presentes en Fray Jorge.

ORÍGEN NEÓGENO DE LA COMUNIDAD DE FRAY JORGE

Durante el óptimo térmico del Mioceno medio (15-17 millones de años), antes del levantamiento final de los Andes, se produjo en Chile central-sur una expansión de floras boscosas subtropicales cálido-húmedas (Figs. 11 y 12). Dos paleofloras de Chile central documentan este evento, Cerro Los Litres y Boca Pupuya. Cerro Los Litres, del Mioceno medio de la precordillera de Chile central (33° 18'S, Hinojosa 1996, Hinojosa & Villagrán 1997), registra una flora con carácter tropical-subtropical, sin *Nothofagus* ni elementos templado-fríos y dominada por Lauráceas y Monimiáceas. Esta paleoflora constituye el primer antecedente del espectro florístico del actual bosque esclerófilo de Chile central (con registro de *Peumus*, *Persea*, *Cryptocarya*, *Beilschmiedia*, *Myrceugenia*, *Persea*), además de elementos subtropicales de los bosques secos de Sudamérica (*Prosopis*, *Cochlospermum*+, *Leguminosites*) y de Yungas (*Athyana*+). Por otra parte, el afloramiento Navidad-Boca Pupuya, del Mioceno medio a superior de la costa (33°57'S, Troncoso 1991), registra una Paleoflora Mixta caracterizada por la pobreza del componente austral-antártico (2 taxa), en contraste con un notable predominio de taxa de carácter tropical-subtropical. Entre estos últimos destacan Mirtáceas (11 taxa), principalmente neotropicales, y Lauráceas pantropicales (4 taxa). Varios de los géneros fósiles de Mirtáceas presentan afinidades botánicas con géneros actuales, como *Tepualia*

(endémico), *Blepharocalyx* y *Myrcianthes* (ambos neotropicales y disyuntos con el sur del Brasil). Registra además al actual elemento endémico chileno (4 taxa).

Ambas taofloras del Mioceno de Chile central tienen un extraordinario valor biogeográfico por su evidente similitud con los bosques más húmedos del subtropical actual del Cono Sur de Sudamérica como, por ejemplo, el bosque del Planalto del sur de Brasil; el bosque Tucumano-Boliviano de la vertiente oriental andina; los relictos de neblina del Norte Chico de Chile; el bosque esclerófilo méxico de la Cordillera de la Costa de Chile central; el bosque valdiviano dominado por *Aextoxicon* y Mirtáceas, de la vertiente Pacífica de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur e islas adyacentes, como Guafo, Mocha y Juan Fernández.

De estos antecedentes se puede concluir que la segregación de los espectros florísticos característicos de los bosques subtropicales actuales de Chile central se habría producido en el Mioceno, como una consecuencia del aumento de las temperaturas, asociadas a humedad durante gran parte del año. Este escenario climático no tendría análogos en la actualidad y habría sido posible gracias al escaso efecto de sombra de lluvias que ejercían las montañas a la influencia de los dos regímenes hídricos que controlan las lluvias del subtropical de Sudamérica, las lluvias invernales procedentes del cinturón de los oeste y las lluvias de verano de fuente amazónica, procedentes del este (Fig. 12, Hinojosa 2003, Hinojosa & Villagrán manuscrito). Las floras subtropicales imperantes durante el Mioceno se habrían estructurado a partir de la Paleoflora Mixta de Chile central, la cual ya habían perdido gran parte del elemento austral-antártico frío, además del aporte de nuevos linajes neotropicales, durante este tiempo de interconexión de las floras a lo ancho del subtropical del continente.

La existencia de bosques subtropicales continuos a lo ancho de Sudamérica, a las latitudes de Chile y Argentina central, durante el Oligoceno-Mioceno, ya había sido propuesto por Landrum (1981), sobre la base de las estrechas relaciones taxonómicas entre distintos grupos de especies de *Myrceugenia*, con poblaciones modernas hoy ampliamente discontinuas entre la costa Pacífica de Chile y Atlántica. Así, las enigmáticas afinidades florísticas de la comunidad vegetal de Fray Jorge, tanto con distantes bosques de la costa Atlántica y Andes orientales de Sudamérica, destacadas por Landrum (1981) y Rambo (1951, 1952, 1953, 1956), como con la asociación costera del bosque templado-lluvioso tipo Valdiviano, ya discutidas, serían explicables si todas estas comunidades procedieran de una misma fuente, como ya lo propusiera Schmithüsen (1956), las floras mixtas cálido-lluviosas que ocuparon el subtropical de Sudamérica durante el Mioceno.

DESMEMBRAMIENTO DEL BOSQUE SUBTROPICAL TERCIARIO

Las evidencias paleobotánicas sugieren que las actuales disyunciones con el neotropical que exhiben los bosques chilenos, incluido Fray Jorge, sería una consecuencia del desmembramiento que experimentó la franja continua de bosques que se extendía a lo ancho del subtropical de Sudamérica durante el Mioceno. Este desmembramiento sería una consecuencia de la aridización del subtropical, en parte debido al creciente efecto de sombra de lluvias ejercido por los Andes, durante su levantamiento final en el Plioceno-Pleistoceno. Este proceso habría estado asociado a la expansión de formaciones xéricas, a lo largo de la así llamada "Diagonal Árida" de Sudamérica (Villagrán & Hinojosa 1997), como lo muestran los pocos registros paleobotánicos del Plioceno, provenientes de la Mesopotamia Argentina (entre los

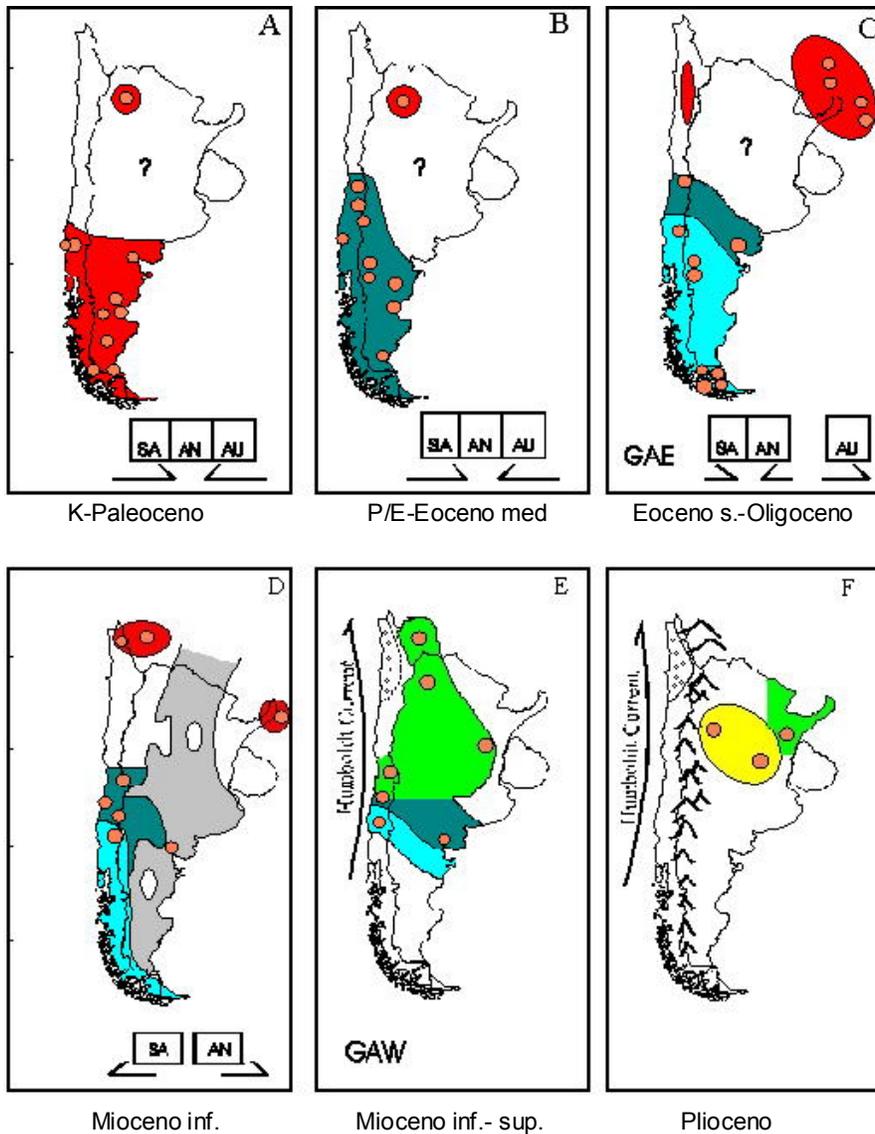


Fig. 11. Distribución de paleofloras de bosques durante el Terciario de Sudamérica. Con círculos naranjas se indican las posiciones de todas las tafofloras fósiles consideradas. En rojo, Paleoflora Neotropical; verde oscuro, Paleoflora Mixta; celeste, Paleoflora Antártica; Verde claro, Paleoflora Subtropical; Amarillo, Paleoflora Subtropical Xérica. Transgresiones marinas, en gris. SA=Sudamérica, AN=Antártica, AU=Australia. GAE=Glaciación Antártica Este. GAW= Glaciación Antártica Oeste (Hinojosa & Villagrán 1997).

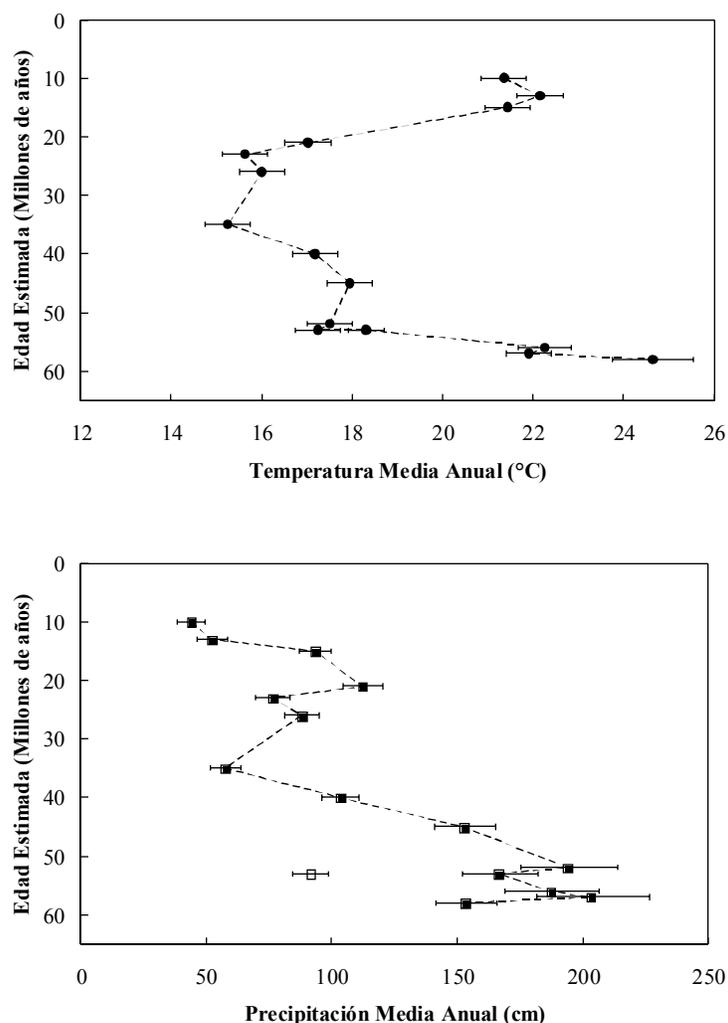


Fig. 12. Paleo-temperaturas (arriba) y paleo-precipitaciones (abajo) del Terciario de Sudamérica, realizadas sobre la base de un análisis fisionómico-climático de 15 taofloras, de acuerdo a Hinojosa (2003).

ríos Paraná y Paraguay, 28°-32°S). Estas taofloras ya muestran elementos xéricos afines con el Chaco actual, como *Schinus*, *Schinopsis*, *Celtis* (Anzotegui & Lutz 1987) y de Leguminosas afines a *Acacia* (26°S, Menéndez 1962). De acuerdo a recientes evidencias isotópicas de C y O en el NO argentino, en paleosuelos y dientes fósiles (Latorre et al. 1996), la estacionalidad habría incrementado en esta región, a partir del Mioceno superior y Plioceno (7-4 MA), evento que ha sido asociado al origen de las plantas C4.

La aridización de gran parte de los subtropicos de Sudamérica sería sincrónica con el enfriamiento del Océano Antártico, comienzo de la acumulación de hielo en Antártida occidental (Kvasov & Verbitski 1981, Flohn 1978, Kennett 1978), en el Mioceno/Plioceno, a los 4 -5 MA (Drewry 1978) e inicio de las glaciaciones

patagónicas en el sur de Sudamérica, a los 3,5 MA (Mercer 1976). Estos eventos habrían determinado un desplazamiento hacia el norte del cinturón de los oeste de las latitudes templadas. Las aguas subantárticas frías, que antes de la glaciación de Antártica oeste fluían a través del Paso de Drake, se habrían incorporado a la Corriente de Humboldt. Por otra parte, el levantamiento final de los Andes en el Plio-Pleistoceno, habría acentuado el efecto desecante de la Corriente fría de Humboldt, instaurada en su forma actual desde inicios del Plioceno (Zinsmeister 1978).

La interacción de todos estos factores habría determinado la formación de la Diagonal Árida, la cual tuvo tres efectos significativos en el problema analizado:

1. Desmembramiento de los bosques terciarios subtropicales del Cono Sur y su restricción a los Andes orientales y costas Pacífica y Atlántica del continente, áreas que quedaron separadas entre sí por varios cientos de kilómetros de formaciones áridas, imposibilitado así cualquier intercambio florístico posterior de los bosques chilenos con el neotrópico.

2.. Expansión de los bosques subtropicales esclerófilos en Chile central, adaptados a sequía de verano, una consecuencia del desarrollo del clima estacional mediterráneo, determinado por el efecto de sombra de lluvias de los Andes al flujo de los vientos de fuente Amazónica.

3. Fragmentación, y posterior eliminación, del borde norte de las bosques subtropicales de la costa Pacífica, al norte de 30°S, debido a la hiperaridez asociada al desarrollo del Desierto de Atacama. Así lo sugiere la presencia de flora emparentada con la relictual, alrededor de 650 km al norte del bosque de Fray Jorge, en quebradas desérticas costeras del Desierto de Atacama (24° y 25° S), representada por poblaciones aisladas escasas y pequeñas de plantas epífitas y enredaderas como *Peperomia doelli* (también presente en Fray Jorge), *Griselinia carlomunozii*, *Polypodium masafuerae*, *P. espinosae* y *Asplenium fragile* var. *lomense* (Dillon & Muñoz-Schick 1993, Marticorena & Rodríguez 1995).

4. Fragmentación del bosque subtropical al este de los Andes, en las actuales provincias del Monte y Chaco, debido al desarrollo de un clima tropical con sequía de invierno. Así, en las Sierras Pampeanas del noroeste Argentina, entre 28 y 30° S, se han descrito una serie de manchones de bosque húmedo discontinuos del área principal de distribución del bosque Tucumano-Boliviano, distribuido en la vertiente oriental del sur de Bolivia y noroeste de Argentina. Los ensamblajes florísticos y las aves de selva, varias de las cuales muestran diferencias subespecíficas, son similares entre sí han sido postulados como relictos de una banda continua de bosques que se extendía en el pasado más al suroeste de su actual latitud (Nores & Cerana 1990).

EL AISLAMIENTO DEL BOSQUE DE FRAY JORGE EN EL PLEISTOCENO

Un modelo de la vegetación glacial

Las características estructurales, y la conformación de los patrones de distribución actuales de los bosques del sur de Sudamérica, están estrechamente vinculados a los cambios climáticos del Cuaternario, particularmente las notables fluctuaciones del área de bosques ocurridas durante los ciclos glaciales-interglaciales del Pleistoceno.

De manera similar al caso del bosque de Fray Jorge, a lo largo de la Cordillera de la Costa de Chile se desarrollan otras poblaciones y comunidades de plantas que exhiben rangos discontinuos. Estas poblaciones se encuentran aisladas en cimas de cerros en el extremo norte de su área de distribución, constituyendo todas ellas la “huella biogeográfica” de las avanzadas glaciales. Uno de los casos notables son los bosques de *Nothofagus* (*N. obliqua* y *N. dombeyi*) y las comunidades altoandinas que conforman ‘islas’ biogeográficas en las cimas de la Cordillera de la Costa de Chile central. Otros ejemplos son los bosques mixtos de *Nothofagus* con coníferas (e.g. *Fitzroya cupressoides*, *Araucaria araucana*, *Prumnopitys andina*, *Austrocedrus chilensis*, *Lepidothamnus fonckii*) y las Tundras Magallánicas (e.g. *Donatia fascicularis*, *Astelia pumila*, *Drosera uniflora*, *Gaimardia australis*, *Pinguicula antarctica*), que ocupan las cimas costeras de Chile central-sur, entre 38-42° S (Villagrán 1994).

Tomando como base la correlación entre los registros palinológicos de la última glaciación de la Región de los Lagos del sur de Chile, que ha sido intensamente investigada durante las tres últimas décadas, Villagrán (2001) propuso un modelo paleogeográfico para esta región. Este modelo postula que, durante las edades glaciales, el elemento más higrófilo y resistente al frío de la vegetación austral, hoy restringido a cimas de cerros en sus rangos norte, habría sobrevivido en sitios bajos dentro de la región de los Lagos, siendo reemplazados en el Tardiglacial y Holoceno por los bosques Nordpatagónico y Valdiviano, que ocupan actualmente estas áreas. Además del registro polínico, sustenta este modelo el reciente hallazgo de numerosos troncos subfósiles de *Nothofagus* y coníferas, como alerce y ciprés (*Fitzroya cupressoides*, *Pilgerodendron uviferum*), remanentes del bosque glacial, en nueve localidades litorales de Llanquihue y Chiloé, fechados entre 42.600 y 49.780 años AP (Villagrán et al. 2003).

Del modelo enunciado es posible inferir migraciones glaciales de bosques similares en otras regiones de Chile. Por ejemplo, los bosques deciduos de roble (*Nothofagus obliqua*), actualmente aislados en las cimas de la Cordillera de la Costa de Chile central, entre 32° y 34°S. El único registro glacial disponible para la región central de Chile, Laguna Tagua Tagua (Heusser 1990), es consistente con el modelo, ya que muestra la presencia en el Llano Longitudinal de una vegetación dominada por *Nothofagus* y Coníferas, entre 43.000 y 10.000 años A.P.

La edad del bosque de Fray Jorge

De acuerdo al modelo discutido, las actuales poblaciones boreales aisladas del bosque de olivillo, pueden ser interpretadas como remanentes de la vegetación glacial, que ocupó los sitios bajos de la costa de Chile central (30° - 42°S), durante los repetidos avances de glaciares del Pleistoceno, bajo condiciones de clima más frío y probablemente más húmedas que las actuales (Troncoso et al. 1980). La existencia de tal comunidad es consistente con la paleodistribución de los bosques chilenos discutida para finales del Terciario, como asimismo con las evidencias paleoclimáticas cuaternarias que sugieren un desplazamiento hacia el norte del cinturón de los vientos del oeste (Heusser 1990) y un descenso de la capa de inversión térmica durante las edades glaciales (Veit 1995).

En el caso del aislamiento actual del bosque de Fray Jorge que nos preocupa, los datos geológicos, así como las evidencias edáficas y fitogeográficas ya presentadas, permiten precisar mejor los límites de edades para este evento. Por una parte, los

antecedentes geológicos muestran que la edad de llegada de la comunidad tipo Fray Jorge a las cimas que hoy ocupan en las Alturas de Talinay, no puede ser más antigua que el Pleistoceno temprano a medio, ya que solamente a partir de este tiempo las alturas han estado emergidas (Troncoso et al 1980). Por otra parte, la edad mínima del bosque de Fray Jorge tampoco parece corresponder a un avance de la flora austral durante la última glaciación, argumento sostenido por Looser (1935) y Skottsberg (1948), sobre la base de las relaciones valdivianas y ausencia de diferenciación de especies en Fray Jorge. Sin embargo, una especie vascular es endémica de los relictos de Fray Jorge y Talinay, *Peperomia coquimbensis* y, entre las Briófitas hemos ya mostrado varios ejemplos de especies y variedades restringidas a esa localidad y que podrían representar endemismos. Más aún, los estudios moleculares en *Drimys*, ya discutidos, muestran que existe diferenciación genética entre las poblaciones de las cimas de Fray Jorge, tanto con las de los sitios bajos de la misma región, como con todas las poblaciones de la variedad *chilensis* de Chile central-sur (Jara et al. 2002).

Adicionalmente, una serie de rasgos singulares de la vegetación de Fray Jorge, ya discutidos y que se sintetizan a continuación, no son compatibles con una edad tan reciente como el Pleistoceno tardío para el bosque de Fray Jorge:

1) La ausencia de especies esclerófilas en los bosques de Fray Jorge y Talinay, ya destacada por Schmithüsen (1956), hecho que sugiere que la colonización de las cimas de Talinay se produjo antes de la expansión del bosque esclerófilo en la costa de Chile centro-norte que ahora ocupa.

2) Los valores equivalentes de similitud florística entre el bosque de Fray Jorge y las distintas comunidades esclerófilas y Maulinas de Chile central y Valdivianas del sur de Chile (Fig. 4A) no apoyan la hipótesis de migraciones glaciales recientes de la flora austral hasta Fray Jorge, en cuyo caso se esperaría un decrecimiento gradual de la similitud florística de norte a sur, correspondiente a la distancia geográfica. Alternativamente, el patrón de similitud observado sugiere que el desmembramiento de los relictos del norte se produjo a partir de una comunidad boscosa más antigua y de amplio rango geográfico en el litoral chileno.

3) Relaciones generalizadas con el bosque Valdiviano, es decir, pese a las diferencias florísticas, contrastes ambientales y distribución altitudinal de las distintas asociaciones valdivianas, todas ellas exhiben valores de similitud similares con las comunidades relictas (Fig. 4C). De este resultado se desprende que las relaciones biogeográficas entre los bosques relictos y la flora de la región Valdiviana se remontarían a un tiempo anterior a la segregación espacial y florística de sus actuales asociaciones.

4) Carácter más conservativo de la flora y de los suelos de los extremos norte (Fray Jorge) y sur (Isla Guafo) del rango del bosque de olivillo, hecho que nuevamente sugiere que el aislamiento de estos sitios se produjo tempranamente, antes de la expansión y diferenciación de las asociaciones esclerófilas y de las templado-lluviosas actuales, las cuales se han mezclado con las especies relictas en un amplio rango geográfico de Chile centro-sur. De acuerdo al modelo palinológico de la Región de los Lagos, ya citado (Villagrán 2001), las asociaciones del bosque Valdiviano recién ocuparon su actual área en el Holoceno.

5) El hiato distribucional que exhiben los rangos de numerosas especies, con notables disyunciones entre las poblaciones boreales y las australes, separadas por distancias generalmente de más de 700 km de distancia, también sugiere que la comunidad relictual fue desestructurada en Chile central por la expansión de especies esclerófilas. Esto explicaría el abrupto decrecimiento de la similitud florística que se observa entre FJ y las localidades de Chile central (Fig. 4A).

6) Otro antecedente que reafirma la idea de que la vegetación relictual se fue desmembrando y aislando paulatinamente, desde el norte hacia el sur, es la presencia de flora emparentada con la de Fray Jorge en quebradas desérticas costeras del Desierto de Atacama (24° y 25° S). Ninguna de las especies de estas quebradas está representada actualmente en la flora esclerófila ni valdiviana, razón por la cual estas vanguardias no parecen corresponder a avances recientes de flora austral durante el Pleistoceno tardío, sino que más bien sugieren una distribución pasada aún más boreal de la flora relictual, una idea ya sugerida por Wolfhügel (1949), probablemente durante el desarrollo de la Diagonal Árida.

7) De manera similar, una cadena de fragmentos de bosque húmedo distribuidos en las Sierras Pampeanas del noroeste Argentina, entre 28 y 30° S, al SO y discontinuos del área principal de distribución del bosque Tucumano-Boliviano, sugieren que la fragmentación de esta banda de bosques sería una consecuencia del desarrollo de la Diagonal Árida.

FRAGMENTACIÓN Y REDUCCIÓN AREAL DEL BOSQUE DE FRAY JORGE EN EL HOLOCENO

El bosque de Fray Jorge es el más extenso de los bosques relictos. Está constituido por numerosos fragmentos, cuyas áreas varían entre 1 y 20 ha (Cornelius et al. 2001), dispersos en las cimas costeras de las Alturas de Talinay (450-550 m) y rodeados por vegetación semiárida, marcadamente xerofítica, dominada por arbustos deciduos de verano y cactáceas (Fig. 13). Los fragmentos de bosques persisten en las cimas debido a que los árboles alcanzan tamaños y alturas suficientes como para interceptar humedad, transportada por las neblinas costeras que ocurren con más frecuencia por sobre los 400 m de altitud. La intercepción de niebla sería además favorecida por la presencia de enredaderas y epífitas que crecen sobre los grandes árboles de olivillo (Fig. 13), aumentando así la superficie expuesta a las neblinas (Capítulo 9). En consecuencia, los fragmentos de bosque se encuentran restringidos al nivel altitudinal por sobre 400 m (Pérez & Villagrán 1994). La intercepción de neblinas aportaría hasta 1.000 mm de precipitación al bosque (Kummerow 1966), compensando así el reducido aporte de las lluvias regionales, las cuales no sobrepasan los 200 mm anuales en promedio, una cantidad insuficiente para sostener vegetación boscosa.

Los cambios climáticos postglaciales, asociados a un marcado incremento de la aridez en Chile centro-norte durante el Holoceno temprano a medio (Villagrán & Varela 1990, Villa-Martínez & Villagrán 1997, Jenny et al. 2002) y fuertes fluctuaciones en los montos de precipitación anual durante el Holoceno tardío (Jenny et al. 2002, Maldonado & Villagrán 2002), habrían tenido efectos significativos en la distribución y estructura de la vegetación relictual. Por un lado, la sequía habría incrementado el grado de discontinuidad de la comunidad de bosques relictos costeros y, al mismo tiempo, su aislamiento en las cumbres de cerros, en donde las neblinas costeras permiten la mantención de las condiciones microclimáticas

favorables. La restricción gradual de los bosques a las cimas con neblina permanente puede haber resultado en la pérdida de eslabones que conectaban FJ a los otros bosques relictos de más al sur, especialmente en cumbres más bajas, donde la neblina costera era menos frecuente. Aunque no se ha mostrado, es indudable que el número de especie que se conservaron en los relictos aislados tiene una estrecha relación con el área de los fragmentos remanentes después de la aridización del Holoceno. Un ejemplo de este efecto es el bosque relicto del cerro Huentelauquén, el de área más pequeña y menor número de especies (Villagrán & Armesto 1980). Actualmente, este fragmento se encuentra prácticamente extinto por efecto de perturbaciones humanas.

Por otra parte, el bosque ya aislado en las Alturas de Talinay habría experimentado una extensa fragmentación durante el Holoceno (Fig. 13). De acuerdo a Veit (1995), la capa de inversión térmica habría ascendido durante este período y, por ende, se habría reducido el área de influencia de neblinas, restringiéndola a las zonas más expuestas y de mayor altitud. Estudios recientes han demostrado que los fragmentos de bosque de FJ se comportan como pequeños “islotos” para las especies de aves e insectos (Cornelius et al. 2001, Barbosa et al. 2002), conservando especies que no aparecen en las zonas de vegetación xerofítica aledaña. Estos antecedentes sugieren que ha habido pérdidas de especies de aves, en comparación con los bosques más continuos del sur de Chile, lo cual sería un efecto directo del proceso de fragmentación. El tamaño de los fragmentos también influye en la composición y estructura florística, como lo ha mostrado Pérez y Villagrán (1985) para Fray Jorge.

La fuerte dependencia de la neblina que exhiben los actuales fragmentos de bosque es evidente al observar su ubicación topográfica, ya que ocupan exclusivamente las zonas con mayor flujo de humedad costera (Capítulo 8). Además, el borde de los fragmentos de bosque más expuesto al viento desarrolla árboles de más altura, mientras que en la zona opuesta del fragmento, donde la intercepción de niebla es menor, muchos árboles presentan desecamiento y mortalidad (Capítulo 9). Esto sugiere que los fragmentos tienen una dinámica asociada a la intercepción de neblinas, que podría ser fluctuante dependiendo de las variaciones en frecuencia e intensidad del flujo de niebla. Es posible que los aportes de niebla experimenten fluctuaciones interanuales, en correspondencia con las grandes variaciones de precipitación y temperaturas asociadas a los cambios de la Oscilación del Sur (Eventos El Niño y La Niña, ENOS), pero estas variaciones no han sido documentadas, por períodos suficientemente largos, como para analizar su posible efecto sobre el bosque (ver Capítulo 16). Si existen fluctuaciones en los aportes de niebla, los fragmentos podrían experimentar expansiones y reducciones de su área en función de estas variaciones, lo que tiene relevancia para la conservación del bosque relicto. Los datos palinológicos muestran que solamente después de 3.000 años A.P., en el Holoceno tardío, ha habido mayor recurrencia de oscilaciones climáticas tipo ENOS en Chile central y Norte Chico (Maldonado & Villagrán 2002, Villa-Martínez et al. 2003).

Paralelamente al proceso de fragmentación y pérdida de especies de los relictos aislados por efecto de la sequía del Holoceno, se habría producido un fuerte aumento de la dominancia de olivillo en los ensambles (Pérez & Villagrán 1985). Por sus características esclerófilas, ya discutidas, esta especie estaría pre-adaptada para tolerar la creciente aridez (Capítulo 12). También el proceso de fragmentación, asociado al incremento de luz en el piso del bosque, habría favorecido la regeneración de olivillo, que es una especie semi-tolerante que requiere de claros de

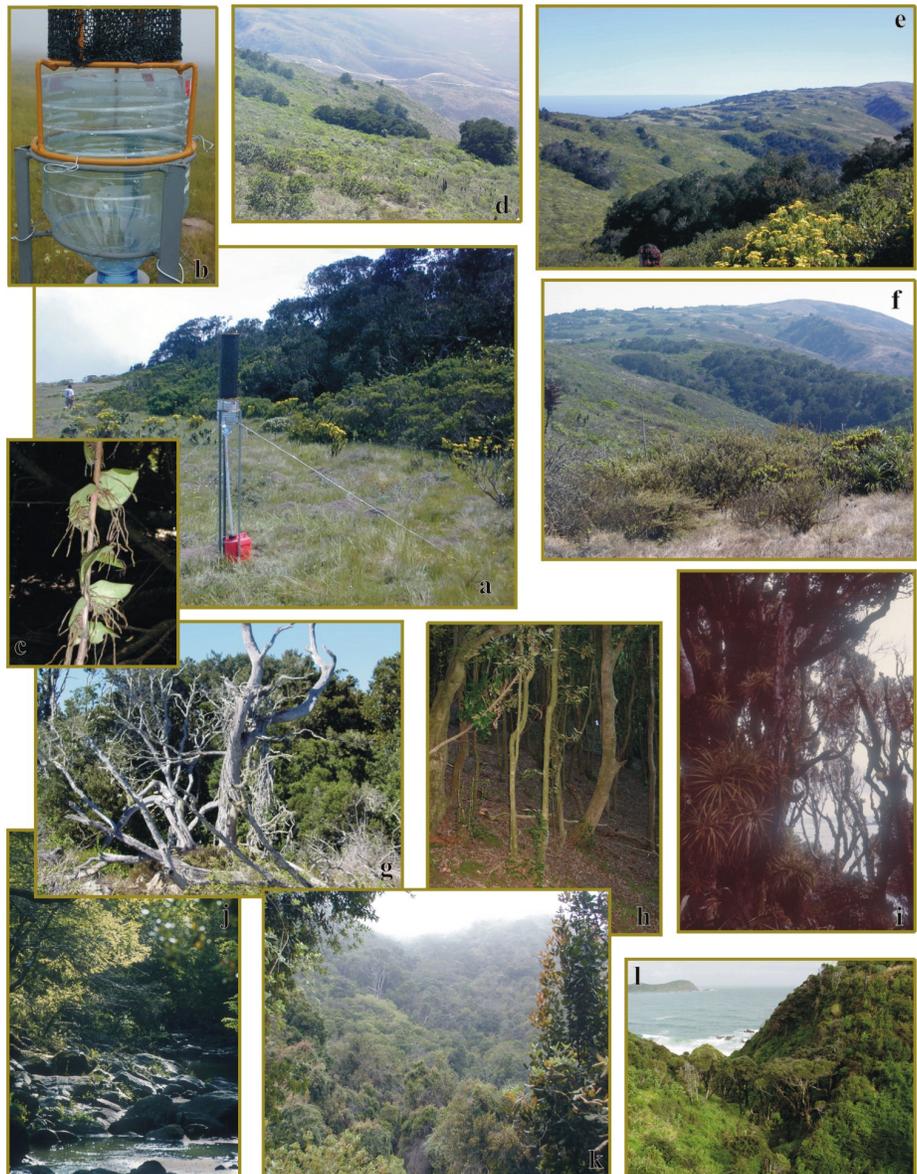


Fig. 13. (a-b). Colector de neblina instalado en Fray Jorge. (c) Una de las plantas más importantes en la captación de neblina, *Griselinia scandens*. (d-f) Aspecto y detalles del proceso de fragmentación que exhibe actualmente el bosque de Fray Jorge. (g) Petrillas muertas en el borde los fragmentos, uno de los efectos de la fragmentación. (h) Aspecto del sotobosque del relicto de Cerro Santa Inés. (i) Bosque de olivillo en Isla Mayor mostrando la profusión de epífitas. (j) Olivillos y petrillas mezclados con especies deciduas (*Nothofagus obliqua*) en Quebrada El Roble, Chile central. (k) Olivillos y petrillas mezclados con especies esclerófilas, especialmente peumo, boldo y belloto, en Quebrada El Tigre, Chile central. (l) Poblaciones puras de olivillo en el acantilado costero de Guabún, Isla Grande de Chiloé.

pequeña escala para alcanzar el dosel (LeQuesne et al. 1999).

Finalmente, la perturbación humana también ha influido en la situación actual de los relictos. El mismo nombre de Fray Jorge alude a un monje de La Serena que, por iluminación divina, habría conducido al descubrimiento del bosque, como fuente de madera para la construcción de las iglesias de La Serena (Capítulo 9). Por otra parte, la ocupación humana ha sido intensiva en la costa del Norte Chico, como lo muestran los más de 200 registros arqueológicos documentados en la costa de Los Vilos (Maldonado 1999).

SÍNTESIS Y CONCLUSIONES

Sobre la base de la discusión precedente, podemos concluir que el enigmático origen y desarrollo del bosque de Fray Jorge reside en su estrecha vinculación histórica con los eventos tectónicos y climáticos, y la compleja paleodistribución de los bosques del cono sur de Sudamérica y Chile durante el Terciario y Cuaternario. A continuación, se resumen cronológicamente los eventos más significativos de la historia del bosque de Fray Jorge.

1) Los componentes leñosos de la flora de Fray Jorge se encuentran presentes en las Paleofloras Mixtas del Paleógeno (inicios del Terciario) y corresponden a linajes neotropicales y australasianos que llegaron al continente antes del desmembramiento del Gondwana occidental, poblando las latitudes medias y altas, bajo condiciones climáticas más cálidas y lluviosas que las actuales.

2) La segregación de los espectros florísticos característicos de los bosques subtropicales actuales de Chile, tanto de los relictos de neblina (tipo FJ) como del bosque esclerófilo, se habría producido durante el calentamiento del Mioceno, a partir de las Floras Mixtas de Chile central, que perdieron gran parte del elemento austral-antártico frío y se enriquecieron por aporte de nuevos linajes neotropicales, durante un período de interconexión con las floras del subtropico americano, bajo condiciones cálidas y un régimen pluviométrico biestacional, con lluvias invernales procedentes del oeste y lluvias estivales del este.

3) A finales del Terciario, en el Plioceno-Pleistoceno, la conjugación de una serie de eventos tales como la glaciación de la Antártica occidental y Patagonia, formación de la Corriente fría de Humbolt y levantamiento final de los Andes, determinaron el desarrollo de la “Diagonal Árida”, la cual tuvo tres efectos significativos en el problema analizado:

3.1. Desmembramiento de los bosques subtropicales Terciarios del Cono Sur y su restricción a las costas Pacífica y Atlántica del continente, separados por varios cientos de kilómetros de formaciones áridas.

3.2. Fragmentación, y subsiguiente extirpación del margen norte de los bosques subtropicales de la costa Pacífica, debido al aumento de la aridez en el Desierto de Atacama, al norte de 30° S.

3.3. Expansión de los bosques subtropicales esclerófilos en Chile central, adaptados a la intensa sequía de verano característica del clima estacional mediterráneo, determinada por el efecto de sombra de lluvias de los Andes al flujo de los vientos húmedos de fuente Amazónica.

4. Paralelamente, el paulatino levantamiento tectónico de las Alturas de Talinay, durante el Pleistoceno temprano a medio, proporcionó un refugio y propició el concomitante aislamiento de los remanentes más boreales, i.e., bosque de FJ, separado posteriormente de su análogo más próximo, el bosque de Talinay por la excavación del lecho del río Limarí. Probablemente, el aislamiento de la cadena de relictos del Norte Chico, al sur de Fray Jorge, se produjo con posterioridad y gradualmente, desde el norte hacia el sur, como lo sugieren los patrones latitudinales de afinidad florística y edáfica ya discutidos.

4) Durante los repetidos y prolongados períodos glaciales del Pleistoceno, los desplazamientos hacia el norte de los vientos del oeste, y concomitantes cambios de la Diagonal Árida, determinaron climas más húmedos y fríos en Chile central-sur, con repetidos avances de los bosques australes, dominados por *Nothofagus* y coníferas, hacia latitudes más bajas que las actuales. Los bosques más calidófilos, como el bosque Valdiviano y Esclerófilo habrían encontrado refugio en el litoral y en la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur. Probablemente, el clima glacial más húmedo permitió la subsistencia y continuidad de la comunidad boscosa relictual a lo largo de la costa de Chile central, aunque la paulatina incorporación de los componentes del bosque esclerófilo y la incorporación de especies valdivianas habrían alterando paulatinamente, y repetidamente, su flora y estructura vegetal.

5) Los períodos interglaciales, en contraste, representaron marcados incrementos de aridez, que acentuaron paulatinamente la discontinuidad de la comunidad relictual costera de olivillo y, al mismo tiempo, determinaron su aislamiento en las cimas de los cerros favorecidos por la niebla. La expansión del matorral semi-árido y restricción gradual de los bosques relictos a las cimas con neblina permanente, habría conducido bastante tempranamente a la pérdida de eslabones que conectaban FJ con Chile central, como lo demuestra la ausencia del elemento esclerófilo en los relictos del Norte Chico. La pérdida de especies, asociada a la reducción y fragmentación de los manchones de bosque, habría determinado la fuerte dominancia actual del olivillo, una especie pre-adaptada a la sequía.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo financiero del Departamento de Investigación de la Universidad de Chile y FONDECYT en la investigación de varios aspectos, ya publicados por los autores, que sirvieron de base a esta integración. El modelo glacial aplicado al problema de esta publicación, fue desarrollado en el marco del actual proyecto FONDECYT de la primera autora (FONDECYT 1000905). El modelo terciario fue desarrollado durante la Tesis doctoral del tercer autor, financiada por FONDECYT 2000025. JJA agradece el apoyo de FONDAP-FONDECYT 1501-0001.

LITERATURA CITADA

- ANZOTEGUI LM & AI LUTZ (1987) Paleocomunidades vegetales del Terciario superior (Formación Ituzaingó) de la Mesopotamia argentina. Revista Asociación de Ciencias Naturales del Litoral (Santa Fé, Argentina) 18: 131-144.
- BARBOSA O & PA MARQUET (2002) Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* (Berlin), 132, 296-306.

- BERRY E (1938) Tertiary flora from the río Pichileufú, Argentina. Geol. Soc. America. Special Papers 12, 149 pp.
- BROTHERUS V (1924) Musci nonnulli Chilense a C. Skottsberg. Anno 1917 lectae. Acta Horti Gothoburgensis 1: 189-195.
- CORNELIUS C, H COFRÉ & PA MARQUET (2000) Effects of habitat fragmentation on bird species in a relict temperate forest in semiarid Chile. Conserv Biol 14:534–523
- CROIZAT L (1962) On the age of Fray Jorge and Talinay in Chile. Revista Universitaria 47: 57-61.
- DE LA SOTA ER (1973) La distribución geográfica de las Pteridófitas en el Cono Sur de América meridional. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 15: 23-34.
- DILLON MO & M MUÑOZ-SCHICK (1993) A revision of the dioecious genus *Griselinia* (Griselinaceae), including a new species from the coastal Atacama Desert of northern Chile. Brittonia 45 (4): 261-274.
- DREWRY DJ (1978) Aspects of the early evolution of West Antarctic ice. En: EM Van Zinderen Bakker (ed) Antarctic Glacial History and World Palaeoenvironments: 25-32. AA Balkema, Rotterdam.
- ENGEL JJ (1978) A taxonomic and phytogeographic study of Brunswick Peninsula (Strait of Magellan). Hepaticae and Anthocerotae. Fieldiana, Botany 41: 1-319.
- ENGEL JJ (1990) Falkland Islands (islas Malvinas) Hepaticae and Anthocerotophyta: A taxonomic and phytogeographic study. Fieldiana, Botany 23, New Series: 1-209.
- ESPINOSA MR (1940) Hepáticas chilenas fernandezianas y del continente. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 18: 125-128.
- FASOLA A (1969) Estudio palinológico de la Formación Loreto (Terciario medio), Provincia de Magallanes, Chile. Ameghiniana 6: 3-19.
- FLOHN H (1978) Comparison of Antarctic and Arctic climate and its relevance to climatic evolution. En: EM Van Zinderen Bakker (ed) Antarctic Glacial History and World Palaeoenvironments: 3-13. AA Balkema, Rotterdam.
- GAYÓ E (2001) Estudio de improntas terciarias y estimaciones paleoclimáticas en la zona de Concepción, VIII Región del Biobío, Chile. Tesis. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción, p.52.
- HÄSSEL DE, G MENÉNDEZ & S SOLARI (1985) Catálogo de las Hepáticas. En: O Boelcke, DM Moore & FA Roig (eds) Transecta Botánica de la Patagonia Austral: 299 – 342. Buenos Aires.
- HE S (1998) A Checklist of the Mosses of Chile. J. Hattori Bot. Lab. N° 85:103-189.
- HERZOG TH (1944) Eine leine Lebermoss Sammlung aus Chile. Acta Horti Gotoburgensis 5: 157-163.
- HEUSSER CJ (1990) Ice age vegetation and climate of subtropical Chile. Palaeogeography, Paleoclimatology, Paleoecology 80: 107-127.
- HINOJOSA LF (1996) Estudio paleobotánico de dos tafófloras terciarias en la Precordillera de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima terciario de Austrosudamérica. MS Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. 157 pp.
- HINOJOSA LF (2003) Fisionomía foliar y clima de las paleofloras mixtas del Terciario de Sudamérica. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 174 pp.
- HINOJOSA LF & C VILLAGRÁN (1997) Historia de los bosques del sur de sudamerica, I: Antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. Revista Chilena de Historia Natural 70: 225-239.

- HÜNICKEN M (1967) Flora terciaria de los estratos de Río Turbio, Santa Cruz. Revista Facultad de Cs. Exactas, Físicas y Naturales, Universidad de Córdoba, Ciencias Naturales 27: 139-227.
- JARA P, FA SQUEO & M HERSHKOVITZ (2002) Divergencia genética en *Drimys* (canelo) en Chile, mediante análisis con RAPD. Biological Research 35: R-54.
- JENNY B, BL VALERO-GARCÉS, R VILLA-MARTÍNEZ, R URRUTIA, M GEYH & H VEIT (2002) Early to Mid-Holocene aridity in central Chile and the southern westerlies: The Laguna Aculeo record (34 S). Quaternary Research, 58, 1-11.
- KENNETT JP (1978) Cenozoic evolution of circumantarctic palaeoceanography. En: EM Van Zinderen Bakker (ed). Antarctic Glacial History and World Palaeoenvironments: 41-56. AA Balkema, Rotterdam.
- KVASOV DD & M VERBITSKY (1981) Causes of Antarctic Glaciation in the Cenozoic. Quaternary Research 15: 1-17.
- KUMMEROW J (1966) Aporte al conocimiento de las condiciones climáticas del bosque de Fray-Jorge. Boletín Técnico de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile 24: 21-28.
- LANDRUM LR (1981) The Phylogeny and Geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). Brittonia 33: 105-129.
- LATORRE C, J QUADE & WC MCINTOSH (1996) The expansion of C4 grasses and global change in the Late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. Earth and Planetary Science Letters 146: 83-96.
- LEQUESNE C, C VILLAGRÁN & R VILLA (1999) Historia de los bosques relictos de "olivillo" (*Aextoxicon punctatum*) y Mirtáceas de la Isla Mocha, Chile, durante el Holoceno tardío. Revista Chilena de Historia Natural 72: 31-47.
- LOOSER G (1935) Argumentos botánicos a favor de un cambio de clima en Chile Central en tiempos geológicos recientes. Revista Universitaria 20: 843-857.
- MALDONADO A (1999) Historia de los bosques pantanosos de la costa de Los Vilos (IV Región, Chile) durante el Holoceno medio y tardío. MS Tesis, Universidad de Chile, Santiago.
- MALDONADO A & C VILLAGRÁN (2002) Paleoenvironmental changes in the semiarid coast of Chile (32° S) during the last 6200 cal years inferred from a swamp forest pollen records. Quaternary Research 58: 130-138.
- MAGURRAN AE (1988) Ecological diversity and its measurement. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- MARTICORENA C & R RODRÍGUEZ (1995) Flora de Chile. Volumen I. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción. 351 pp.
- MATTERI C (1985) Catálogo de los Musgos. En: O Boelcke, DM Moore & FA Roig (eds.) Transecta Botánica de la Patagonia Austral: 265-298. Buenos Aires.
- MAYER V, M MÖLLER, M PERRET & A WEBER (2003) Phylogenetic position and generic differentiation of Epithemateae (Gesneriaceae) inferred from plastid DNA sequence data. American Journal of Botany 90: 231-239.
- MENÉNDEZ C (1962) Leño petrificado de una Leguminosa del terciario de Tiopunco, Provincia de Tucumán. Ameghiniana 2: 121-126.
- MERCER JH (1976) Glacial history of southernmost South America. Quaternary Research 6: 125-166.
- MUÑOZ C & E PISANO (1947) Estudio de la vegetación y flora de los Parques Nacionales Fray Jorge y Talinay. Agricultura Técnica 7: 71-190.
- NISHIDA M, H NISHIDA & T OHSAWA (1988) Preliminary notes on the petrified woods from the Tertiary of Cerro Dorotea, Última Esperanza, Chile. A Report of the Botanical Survey to Bolivia and Southern Chile (1986-87), Faculty of Science, Chiba University, Japan: 16-25.

- NORES M & MM CERANA (1990) Biogeography of forest relics in northwestern Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 37-46.
- OBERDORFER E (1960) *Pflanzensoziologische Studien in Chile*. J. Cramer, Weinheim. 208 pp.
- PALMA-HELDT S (1983) Estudio palinológico del Terciario sedimentario de Lonquimay, Provincia de Malleco, Chile. *Revista Geológica de Chile* 18: 55-75.
- PÉREZ C (1994) Índices de esclerofilia en relación a la calidad química de la hojarasca y al grado de mineralización potencial del Nitrógeno del suelo superficial del bosque de olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 101-109.
- PÉREZ C (1996) Los procesos de descomposición de la materia orgánica en bosques templados costeros: Interacción entre suelo, clima y vegetación. En: JJ Armesto, C Villagrán & MTK Arroyo (eds). *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 301-315. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- PÉREZ C & C VILLAGRÁN (1985) Distribución de abundancias de especies en bosques relictos de la zona mediterránea de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 157-170.
- PÉREZ C & C VILLAGRÁN (1994) Influencia del clima en el cambio florístico, vegetacional y edáfico de los bosques de olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) de la Cordillera de la Costa de Chile: Implicancias biogeográficas. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 77-88.
- PHILIPPI F (1884) A visit to the northernmost forest of Chile. *Journal of Botany* 22: 202-211.
- RAMBO B (1951) O Elemento Andino no Pinhal Riograndense. *Sellowia* 3: 7-39.
- RAMBO B (1952) Análise geográfica das compostas sulbrasileiras. *Sellowia* 4: 87-159.
- RAMBO B (1953) História da flora do Planalto Riograndense. *Sellowia* 5: 185-232.
- RAMBO B (1956) A flora fanerogâmica dos Aparados Riograndenses. *Sellowia* 7: 235-298.
- ROMERO EJ (1978) Paleoecología y paleofitogeografía de las taofloras del Cenofítico de Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana* 15: 209-227.
- ROMERO EJ (1986) Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.
- ROBINSON R (1975) The mosses of Juan Fernández Islands. *Smithsonian Contributions to Botany* 27: 1-88.
- SAVOLAINEN V (2000) Phylogenetic of flowering plants based on combined analysis of plastid atpDNA and rbcL sequences. *Systematic Biology* 49: 306-362.
- SCOTT G & STONE I (1976) *The Mosses of Southern Australia*. Academic Press, 495 pp.
- SEKI T (1974) Moss Flora of Provincia de Aisén, Chile. *Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Div. 2 (Botany)* 15: 9-101.
- SCHMITHÜSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* 17: 1-86.
- SEHNEM A (1953) *Bryologia Riograndensis*. *Sellowia* 5: 95-106.
- SKOTTSBERG C (1948) Apuntes sobre la flora y vegetación de Frai Jorge (Coquimbo, Chile). *Acta Horti Gotoburgensis* 18: 91-184.
- SQUEO FA, G ARANCIO & JR GUTIÉRREZ (2001) *Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su conservación: Región de Coquimbo*. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena. 372 pp + xii
- STUESSY TF, KA FOLAND, JF SUTTER, RW SANDERS & M SILVA (1984) Botanical and geological significance of potassium-argon dates from the Juan Fernández Islands. *Science* 225: 49-51

- SUH Y, L THIEN, H REEVE & E ZIMMER (1993) Molecular evolution and phylogenetic implications of internal transcribed base sequences of ribosomal DNA in Winteraceae. *American Journal of Botany* 80: 1042-1055.
- TRONCOSO A (1991) Paleomegaflora de la Formación Navidad, Miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 42: 131-168.
- TRONCOSO A (1992) La taoflora terciaria de Quinamávida (VII Región, Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 43: 155-178.
- TRONCOSO A, C VILLAGRÁN & M MUÑOZ (1980) Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 37: 117-152.
- VEIT H (1995) Jungquartäre Landschafts-und Klimaentwicklung der zentralen Andes und ihres westlichen Vorlandes: Kenntnisstand und Probleme. *Geomethodica* 20: 163-194.
- VIELLIARD J (1990) Estudio bioacústico das aves do Brasil: o gênero *Scytalopus*. *Ararajuba* 1: 5-18.
- VILLAGRÁN C (1994) Quaternary history of the mediterranean vegetation of Chile. En: MTK Arroyo, P Zedler & M Fox (eds). *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystem in Chile, California and Australia*: 3-20. Springer Verlag, New York.
- VILLAGRÁN C (2001) Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur: la hipótesis glacial de Darwin. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 793-803.
- VILLAGRÁN C & JJ ARMESTO (1980) Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte Chico y la zona central con el bosque del sur de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 37: 87-101.
- VILLAGRÁN C & J VARELA (1990) Palynological Evidence for Increased Aridity on the Central Chilean Coast during the Holocene. *Quaternary Research* 34: 198-207.
- VILLAGRÁN C & LF HINOJOSA (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.
- VILLAGRÁN C, A LEÓN & F ROIG (2003) Paleodistribución glacial del alerce (*Fitzroya cupressoides*) en la Región de los Lagos de Chile. Manuscrito enviado a *Revista de Geología de Chile*.
- VILLA-MARTÍNEZ R & C VILLAGRÁN (1997) Historia de la vegetación de los bosques pantanosos de la costa de Chile central durante el Holoceno medio y tardío. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 391-401.
- VILLA-MARTÍNEZ R, C VILLAGRÁN & B JENNY (2003) Pollen evidence for Late Holocene climatic variability at Laguna Aculeo, central Chile (34°S). *The Holocene*: en prensa.
- VINNERSTEN A & K BREMER (2001) Age and biogeography of major clades in Liliales. *American Journal of Botany* 88: 1695-1703.
- WOLFHÜGEL (1949) Rätsel der Notohyalea. *Revista Sudamericana de Botánica* 8: 45-58.
- ZINSMEISTER W (1978) Effect of formation of the West Antarctic ice sheet on shallow water faunas of Chile. *Antarctic Journal US* 13: 25-26.