

HISTORIA DE LA VEGETACION ANDINA EN LOS VALLES DE ALTO BIOBIO Y
LONQUIMAY, CHILE CENTRO-SUR (38° - 39° S), DURANTE EL HOLOCENO.

ESTUDIO PALEOECOLOGICO BASADO EN EL ANALISIS DE POLEN.

MAURICIO JAVIER RONDANELLI REYES



UNIVERSIDAD DE CONCEPCION

CHILE

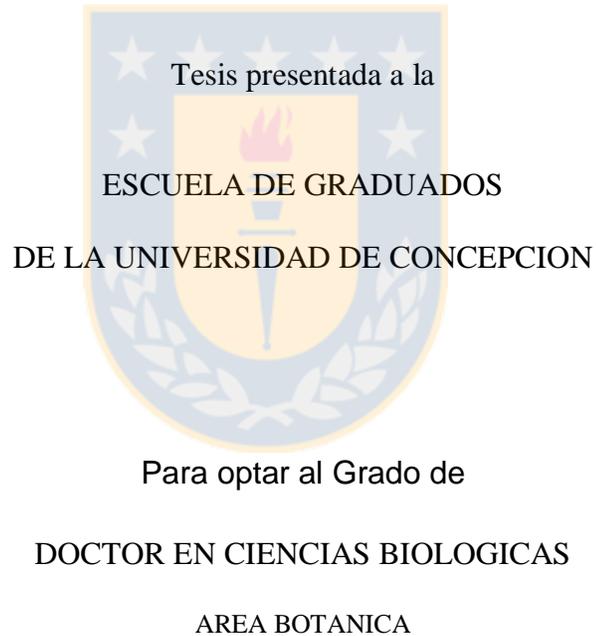
2001

HISTORIA DE LA VEGETACION ANDINA EN LOS VALLES DE ALTO BIOBIO Y
LONQUIMAY, CHILE CENTRO-SUR (38° - 39° S), DURANTE EL HOLOCENO.

ESTUDIO PALEOECOLOGICO BASADO EN EL ANALISIS DE POLEN.

Por

Mauricio Javier Rondanelli Reyes



CONCEPCION – CHILE

2001

UNIVERSIDAD DE CONCEPCION

ESCUELA DE GRADUADOS

Esta Tesis ha sido realizada en el Departamento de Geografía Física II, de la Facultad de Historia y Geografía de la Otto-Friedrich Universität Bamberg, República Federal de Alemania, en el marco de una beca doctoral integrada del Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), y en el Departamento de Botánica de la Universidad de Concepción, República de Chile.

Profesor

Guía:

Prof. Clodomiro Marticorena Pairoa

Ha sido aprobada por la
Siguiete Comisión
Evaluadora:



Dr. Dr. Habil. Frank Schäbitz
Universität Essen, Alemania

Dr. Alejandro Troncoso Aguilar
Universidad de Talca, Chile

Prof. Clodomiro Marticorena Pairoa
Universidad de Concepción, Chile

Jefe de Programa:

Dra. Magalis Bittner Berner

Director Escuela
de Graduados:

Dr. Miguel Espinosa Bancalari

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de esta Tesis de Grado siguió un largo recorrido a través de variados y singulares ecosistemas; desde el Alto Valle del río Biobío, en Los Andes de Chile centro-sur, hasta la hermosa ciudad de Bamberg, patrimonio cultural de la humanidad, en la Frankonia del norte, en tierras bávaras de la República Federal de Alemania; pasando por la onírica Suiza, y la imponente costa atlántica de Argentina, en ciudad de Mar del Plata. En este largo camino recibí numerosas muestras de amistad, compañerismo, apoyo, y amor, impagables. No siempre hubo buen tiempo, pero los amigos encontrados me permitieron seguir adelante y poder concluir hoy, este sueño viejo nunca olvidado.

En Alemania:

Al Servicio Alemán de Intercambio Académico (*Deutscher Akademischer Austauschdienst*) – DAAD -, por la beca doctoral otorgada para realizar esta tesis en la Universidad de Bamberg

A la Señora Maria Hartmann, mi Referat del DAAD, en Bonn

Al Prof. Dr. Karsten Garleff, profesor tutor de mi beca doctoral en la Universidad de Bamberg

Al Dr. Dr. Habil. Frank Schäbitz, profesor guía de mi tesis doctoral en la Universidad de Bamberg, y mi amigo

A la Dra. Helga Liebricht, profesora de cartografía en la Universidad de Bamberg, y mi amiga

Al señor Roland Beer, Jefe del Laboratorio de Palinología de la Universidad de Bamberg, y mi amigo

A mis compañeros de doctorado: Liliana Lupo, Julio Kulemeyer, Damaris von den Heyden, Heike Reichard y Martin Sage

En Suiza:

Al Prof. Dr. Kurt Graf-Meier, mi amigo de la Universidad de Zürich

Al Prof. Dr. Heinz Veit, amigo de la Universidad de Berna

A la Dra. Betinna Jenny, amiga de la Universidad de Berna

En Argentina:

A la Dra. Marta M. Páez, mi amiga de la Universidad Nacional de Mar del Plata

A la Dra. Silvina Stutz, mi amiga y compañera entrañable de Mar del Plata

Al Dr. Aldo R. Prieto, amigo de la Universidad Nacional de Mar del Plata

A la Dra. Virginia Mancini, amiga de la Universidad Nacional de Mar del Plata

A todos los amigos del Laboratorio de Palinología, de la Facultad de Ciencias, de la Universidad Nacional de Mar del Plata

En Chile:

Al Prof. Clodomiro Marticorena, profesor guía de esta tesis en la Universidad de Concepción

A la Dra. Magalis Bittner, Jefe de Programa del Doctorado en Ciencias Biológicas, área Botánica, de la Universidad de Concepción

Al Dr. Eduardo Ugarte, profesor, amigo, y director inicial de esta tesis doctoral en la Universidad de Concepción

A mis amigos del Laboratorio de Palinología de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile, en especial al Dr. Rodrigo Villa-Martínez y a los profesores Drs. Carolina Villagrán y Patricio Moreno

Al Departamento Forestal de la Universidad de Concepción, Campus Los Angeles

A mi madre y hermana, por su amor incondicional

A mis viejos, que partieron antes del término de esta aventura

A mi familia toda por estar siempre conmigo, en mi alma

A Claudia Marcela, motor último de mis sueños

A Dios, motor primero de todas mis revoluciones

A todos ellos

MUCHAS GRACIAS !

Los Angeles, Chile. Primavera de 2001.

*“ Bajo los volcanes, junto a los ventisqueros, entre los grandes lagos, el fragante, el silencioso, el enmarañado bosque chileno.....
Quien no conoce el bosque chileno, no conoce este planeta.
De aquellas tierras, de aquel barro, de aquel silencio, he salido yo a andar, a cantar por el mundo “.*

Memorias, por Pablo Neruda.



*“ Under the volcanoes, beside the snow-capped mountains, among the huge lakes, the fragant, the silent, the tangled Chilean forest.....
Anyone who hasn't been in the Chilean forest doesn't know this planet.
I have come out of that landscape, that mud, that silence, to roam, to go singing through the world “.*

Memoirs by Pablo Neruda



“ Sin prisa, pero sin pausa ”.

Johann Wolfgang Goethe.

Dedicado a los sueños de mi vida.

El Autor.

INDICE DE MATERIAS

	Página
PREFACIO	1
INTRODUCCION	5
OBJETIVOS DE LA INVESTIGACION Y PLANTEAMIENTO DE HIPOTESIS	13
METODOLOGIA DE LA INVESTIGACION	14
Sistema Actual	15
Sistema Fósil	16
Muestreo	16
Técnicas de Laboratorio y Microscopía	17
Análisis Estadístico	19
Calibración de edad radiocarbónica	20
AREA DE MUESTREO	21
GEOMORFOLOGIA, VEGETACION Y CLIMA ACTUAL	21
INTERPRETACION DE LA DINAMICA HISTORICA DE LAS COMUNIDADES VEGETALES DE ALTO BIOBIO Y LONQUIMAY BASADA EN LOS ESTUDIOS ACTUALES DE VEGETACION Y LLUVIA POLINICA	31
RESULTADOS POLINICOS FOSILES	

Análisis palinológico del perfil “Miraflores 2”	34
Discusión de resultados	38
Análisis palinológico del perfil “Galletué”	41
Discusión de resultados	45
Análisis palinológico del perfil “San Pedro”	48
Discusión de resultados	51
DISCUSION GENERAL DE LOS RESULTADOS	54
CONCLUSION	
Un modelo paleoecológico, basado en el análisis de polen, para la historia holocénica de las comunidades vegetacionales andinas, asociadas al bosque de <i>Araucaria araucana</i> (Molina) K. Koch, en Chile centro-sur.	65
RESUMEN	76
SUMMARY	78
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	80

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

	Página
TABLAS	
Tabla 1. Información radiométrica (^{14}C) para los perfiles estudiados	20
FIGURAS	
Figura 1. Mapa de ubicación de los perfiles fósiles estudiados en la Región biogeográfica del valle de Alto Bío-bío y valle de Lonquimay, Novena Región, de la Araucanía, Chile.	22
Figura 2. Diagrama de polen del perfil Miraflores 2, Valle de Alto Bío-bío.	35
Figura 3. Diagrama de polen del perfil Galletué, Valle de Alto Bío-bío.	42
Figura 4. Diagrama de polen del perfil San Pedro, Valle de Lonquimay.	49
Figura 5. Modelo paleoecológico. Fase I: Entre 8500 y 8000 años A. P.	68
Figura 6. Modelo paleoecológico. Fase II:	

Entre 7900 y 7000 años A. P.	69
Figura 7. Modelo paleoecológico. Fase III:	
Entre 7000 y 4500 años A. P.	70
Figura 8. Modelo paleoecológico. Fase IV:	
Entre 4500 y 3600 años A. P.	71
Figura 9. Modelo paleoecológico. Fase V:	
Entre 3600 y 3000 años A. P.	72
Figura 10. Modelo paleoecológico. Fase VI:	
Entre 3000 y 1000 años A. P.	73
Figura 11. Modelo paleoecológico. Fase VII:	
Entre 1000 y 500 años A. P.	74
Figura 12. Modelo paleoecológico. Fase VIII:	
Entre 500 años A. P. y el Actual	75

ANEXOS

1. DIAGRAMA DE LLUVIA POLÍNICA ACTUAL PARA EL ECOSISTEMA DEL VALLE DE ALTO BIOBÍO Y VALLE DE LONQUIMAY, NOVENA REGIÓN, DE LA ARAUCANÍA, CHILE.
(Rondanelli trabajo inédito).



PREFACIO

Paleoecología significa literalmente, “ecología del pasado”; sin embargo, existen diferentes criterios de demarcación del concepto. Los geólogos utilizan los fósiles como indicadores del tiempo estratigráfico y como herramientas para la reconstrucción de ambientes del pasado. Ellos hacen uso del principio de uniformidad, según el cual los procesos que han operado en el pasado son los mismos procesos que operan actualmente, este principio ha hecho famosa la frase, “el presente es la llave del pasado”. De acuerdo a este criterio geológico, paleoecología se definiría como la ciencia que reconstruye ambientes del pasado a partir de la evidencia fósil.

Una definición alternativa, que utiliza evidencia independiente de los ambientes del pasado para reconstruir las condiciones de vida de un fósil, es la aproximación del concepto biológico, en el que la paleoecología es la ciencia que reconstruye historias de vida, estrategias de vida y nichos de especies extintas a partir de la evidencia combinada del ambiente físico y químico del pasado con la información de las formas de vida de los fósiles.

Pero el registro fósil puede ser utilizado también, para probar hipótesis de la ecología de poblaciones o de comunidades. La estructuración de las comunidades, así como los tamaños poblacionales, son procesos cuyos efectos se prolongan por períodos amplios de tiempo. Evidentemente, no podemos pensar, de manera práctica, en emprender un trabajo empírico de tal magnitud; sin embargo, podemos observar el registro fósil para ver qué ha sucedido en el pasado. Este método es particularmente útil cuando se aplica al pasado reciente, es decir, al Pleistoceno tardío y al Holoceno, pocos miles de años atrás en relación a la historia evolutiva del planeta, y en donde podemos rastrear procesos que han influido en la actual distribución y abundancia de los taxa.

De acuerdo a lo anterior, surge el concepto ecológico en la definición de paleoecología, definiéndose como la ciencia que utiliza el registro fósil para reconstruir las historias de las poblaciones o comunidades en orden a someter a prueba las hipótesis de la ciencia ecológica contemporánea.

La presente investigación considera, como marco teórico de trabajo, este último concepto de paleoecología. Dado que la proyección hacia el pasado, que este estudio ha permitido, alcanza prácticamente todo el Holoceno, surge fuertemente el interés de comparar, en un sentido histórico, las hipótesis, que basadas en la ecología moderna, intentan comprender los patrones de distribución y abundancia de la vegetación en un ecosistema particular de Los Andes del sur de Sudamérica.

Interesa conocer la historia de estas comunidades y las relaciones de esta historia con los eventos ambientales probables que le han rodeado, y, con ello, interpretar los procesos biogeográficos que han operado en el transcurso de los últimos 10000 años.

El presente estudio, que utiliza la palinología como herramienta de trabajo para interpretar esta historia holocénica de la vegetación en Los Andes de Chile centro-sur, considera el comportamiento de la vegetación a nivel de comunidades. Dentro de estas comunidades aparecen como significativas, las poblaciones de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, debido, fundamentalmente, a su carácter vicariante. Extenso ha sido el debate, en las postrimerías del siglo veinte, para explicar la presencia discontinua de esta especie en ambas cordilleras del territorio chileno (Heusser *et al.* 1988, Villagrán *et al.* 1995). La respuesta a esta problemática tiene que ver con preguntas como ¿qué sucedió con las araucarias durante las glaciaciones?, ¿dónde se refugió la especie durante el Tardiglacial?, ¿fue la cordillera de Nahuelbuta un área refugio del pehuén?. Es decir, generalizando, que tal respuesta requiere, necesariamente, el conocimiento previo de la historia paleofitogeográfica del taxón.

Desde el punto de vista de la fitogeografía vicariante, la pregunta general que surge es ¿cuál es la relación histórica entre las floras? (Kluge 1988). Con este estudio no se pretende responder esta pregunta, puesto que la investigación se ha centrado sólo en un área de la distribución disyunta, la Cordillera de Los Andes; sin embargo, se tiene en consideración esta interrogante para que, una vez conocida la historia andina, se proceda a la correlación biogeográfica con la Cordillera de la Costa.

De acuerdo con Andersson (1996), la base fundamental de la biogeografía histórica es la historia evolutiva de las comunidades de seres vivos, lo cual es algo más que sólo el concepto de relación entre ellas. Más allá de la aplicabilidad casi estresante del método hipotético-deductivo (Popper 1934), como criterio de demarcación entre lo que es ciencia y metafísica, la biogeografía histórica necesita una reconsideración del concepto de verificación. Nagel (1979) y Seberg (1986) señalan que el objetivo que distingue a la ciencia es la organización y clasificación del conocimiento, sobre la base de principios explicativos, más allá de cualquier evento de refutabilidad empírica. La importancia del conocimiento histórico de las comunidades de seres vivos, como sustentación ontológica de la biogeografía histórica (Andersson 1996), es la base del conocimiento a partir del cual podemos creer que somos capaces de recuperar las historias del pasado y relacionarlas, evolutivamente, con su entorno.

De qué manera, recuperar las historias evolutivas de comunidades vegetales podría contribuir a un progreso en el conocimiento científico?. Desde la consideración filosófica de la ciencia contemporánea, el concepto de progreso constituye un espacio de discusiones desde el cual han surgido nuevas alternativas. Existe progreso cuando hay descubrimientos, cuando se desarrollan nuevos conceptos, en el surgimiento de nuevas preguntas, en la formulación de nuevos esquemas explicativos o nuevas pautas metodológicas.

Ya sea aplicando el principio de refutabilidad de Popper, aceptando la instauración de nuevos paradigmas en reemplazo de los antiguos, de acuerdo al concepto revolucionista de Kuhn (1962), considerando la teoría anarquista y pluralista del conocimiento de Feyerabend (1975) o el avance en el conocimiento científico a través de la aplicabilidad de

programas de investigación (Lakatos 1970), o simplemente reconsiderando el concepto histórico en las ciencias naturales, la biogeografía y la paleoecología contribuyen al progreso de la ciencia.

En este estudio no se han desarrollado conceptos nuevos, ni se ha pretendido, deliberadamente, escapar del método hipotético-deductivo; sí se han hecho nuevos descubrimientos, se han modificado algunos esquemas explicativos y han surgido preguntas nuevas; seguramente esto generará los nuevos conceptos o permitirá el ajuste de los ya existentes y el resultado final de esta investigación se traducirá en un avance del conocimiento.

Así pues, de acuerdo con las interrogantes biogeográficas anteriormente señaladas y la pretensión de contribuir al conocimiento paleoecológico de las comunidades vegetales andinas, se planteó esta investigación. Se pretendía alcanzar la historia Tardiglacial del bosque asociado a *Araucaria araucana* y con ello, conocer el comportamiento de esta especie. Pero en paleontología, nunca podemos estar seguros de las profundidades históricas alcanzadas en los muestreos empíricos, sino hasta conocidas las cronologías de los sedimentos y/o de los fósiles, y en este estudio cubrimos el pasado más reciente, el Holoceno. El concepto de plasticidad, tan recurrente en ecología, permitió readecuar el objetivo inicial de la investigación y centrarlo dentro del lapso cronológico de los últimos 10000 años de historia. El Holoceno es un período interesante de cambios sucesivos y alternados en los parámetros de temperatura y humedad, en relación a la influencia de los patrones de circulación atmosférica y sus posicionamientos diferenciales durante esta época, y que incluye uno de los eventos más categóricos en la evolución de los ecosistemas terrestres, la presencia humana.

Con los resultados obtenidos, se ha elaborado y se presenta un modelo evolutivo de los ecosistemas vegetacionales andinos de Chile centro-sur para el Holoceno. Desde la perspectiva filosófica de la ciencia, discutida anteriormente, podemos considerar que se ha contribuido al conocimiento, y desde el punto de vista empírico de la paleoecología, sigue

planteado el reto científico para próximas generaciones de biólogos evolucionistas, en orden a rescatar desde las profundidades históricas de los sedimentos cuaternarios, en Los Andes del extremo sur de Sudamérica, la historia glacial de *Araucaria araucana* y de su vegetación asociada.

INTRODUCCION

Los bosques nativos de Chile se clasifican como bosques templados debido a que se encuentran fuera de las regiones tropicales y afectos a temperaturas bajas. Se ubican de manera continua entre el río Maule (35°S) y Tierra del Fuego (55°S), extendiéndose también a sectores andinos de Argentina (Armesto *et al.* 1995).

Ecológicamente, los bosques templados actuales, situados al sur de los 38°S, están geográficamente aislados de las formaciones boscosas tropicales y subtropicales del continente; sin embargo, desde el punto de vista evolutivo, esta vegetación guarda relaciones florísticas ancestrales con otras formaciones vegetales de Sudamérica (Villagrán *et al.* 1995). También existe afinidad florística e histórica con territorios continentales ubicados a distancias mayores, como son Nueva Zelanda y Tasmania (Arroyo *et al.* 1995). Estas relaciones fitoevolutivas datan del Terciario y son consecuencia de la extensión boscosa que existía en aquella época, en donde había continuidad territorial entre América y Australasia, a través de Antártica (Axelrod *et al.* 1991, Hinojosa & Villagrán 1997). De esta manera, el bosque más austral de Sudamérica es actualmente una isla biogeográfica separada de las fuentes ancestrales de su comunidad biótica. Esta situación de aislamiento se ha mantenido inalterada durante el Cuaternario, limitando las posibilidades de intercambio florístico y faunístico y explica al mismo tiempo el endemismo extraordinario de este bosque, el que, sin embargo, se presenta con una heterogeneidad considerable debido a los factores topográficos que caracterizan al territorio del extremo sur sudamericano y a los patrones de circulación atmosférica que sobre éste operan, determinando diversos tipos vegetacionales (Armesto *et al.* 1995).

Topográficamente, la región de los bosques templados en Chile centro-sur se caracteriza por cuatro unidades geológico-geomorfológicas, que son, de este a oeste: Cordillera de los

Andes, Valle Longitudinal, Cordillera de la Costa y planicies marinas y/o fluvio-marinas. La Cordillera de los Andes, formada por rocas volcánicas e intrusivas, presenta un relieve abrupto generado por los movimientos tectónicos ocurridos durante el Terciario y Cuaternario. Durante las fases frías del Pleistoceno, esta región de alta montaña fue glaciada y los glaciares se extendieron hacia el sur y sureste del Valle Longitudinal. Las altas cumbres han mantenido glaciares durante todo el Holoceno. El Valle Longitudinal es un área con tendencia al hundimiento tectónico que presenta un relleno derivado de sedimentos cuaternarios y terciarios; el relieve es principalmente plano y hacia el sur y este de la región se presenta un modelado morrénico de lagos en cuencas glaciales y planicies fluvioglaciales que son el resultado de las diferentes fases de las glaciaciones pleistocénicas. La Cordillera de la Costa está formada principalmente por rocas metamórficas del basamento Paleozoico, rocas volcánicas y rocas intrusivas. Este macizo costero se caracteriza por una tendencia de ascenso tectónico. En las cumbres más altas de esta cordillera existen circos glaciales, lo que indica que la Cordillera de la Costa sobrepasó localmente el límite de las nieves permanentes durante el Pleistoceno Superior (Veit & Garleff 1995).

Las características estructurales y los patrones de distribución actuales de los bosques templados chilenos están estrechamente relacionados a las transformaciones que experimentó el bosque como consecuencia de las fluctuaciones glaciales que afectaron gran parte del territorio durante el Cuaternario (Villagrán *et al.* 1993, Villagrán *et al.* 1995). Rasgos fitogeográficos actuales, como la concentración de especies y endemismos en un área restringida de Chile, comprendida entre el río Maule y río Valdivia, distribuciones discontinuas de coníferas en la Cordillera de la Costa y Cordillera de los Andes, existencia de bosques relictos subantárticos en la Cordillera de La Costa y distribuciones bicéntricas de especies magallánicas, pueden ser interpretadas como el resultado directo de las transformaciones del bosque durante el Ultimo Máximo Glacial (UMG), es decir, en un período de tiempo comprendido entre ca. 20160 y 23020 años Antes del Presente (AP) (Donat 1933, Hollin & Schilling 1981, Denton 1993, Villagrán *et al.* 1993, Villagrán *et al.* 1995).

El análisis de polen fósil de depósitos cuaternarios ha resultado una herramienta fructífera para entender la dinámica histórica de los bosques chilenos.

Los trabajos pioneros y clásicos, sobre el tema, corresponden a Auer (1958), Heusser (1966, 1974, 1976, 1984), Heusser & Flint (1977), Heusser & Streeter (1980) y Heusser *et al.* (1981), quienes realizaron sus investigaciones en la región de Los Lagos y de Los Canales, en el sur de Chile, debido a la preservación óptima del polen y a la evidencia manifiesta de huellas glaciales que presentan ambas regiones.

Los perfiles palinológicos publicados para el extremo austral de Chile (al sur de los 53°S) indican que para la transición Glacial-Tardiglacial (ca. 15000 años AP) habrían existido áreas refugios para los bosques en los sectores más oceánicos del extremo suroriental del continente. La paleodistribución de los elementos de tundra magallánica sugieren también, la existencia de más de un refugio para este tipo de flora, lo que refuerza la tesis de Donat (1933) sobre la existencia de una barrera glacial entre las latitudes 48°S y 52°S, que explicaría las distribuciones bicéntricas actuales de algunos taxa de tundra magallánica y la distribución actual de *Nothofagus betuloides* y *Nothofagus dombeyi* (Villagrán *et al.* 1995). La vegetación Tardiglacial (ca. 14000 a 13000 años AP) habría estado dominada por gramíneas, compuestas y ciperáceas, bajo un dominio climático frío y seco. A comienzos del Holoceno (ca. 10000 años AP) se registra, en los perfiles la expansión de los bosques de *Nothofagus* (Heusser 1989a, b, Heusser & Rabassa 1987, Markgraf 1993).

La región de Los Lagos y Chiloé, ha concentrado la mayor parte de los estudios palinológicos realizados en el país, los que constituyen la fuente principal de información para reconstruir la historia de los bosques chilenos durante el último ciclo glacial-postglacial (Villagrán *et al.* 1995). Los trabajos de Villagrán (1980, 1985, 1988a, b, 1990a, b, 1991a, b), Villagrán y Armesto (1980, 1993), Villagrán *et al.* (1986, 1993, 1998), Moreno (1997), Moreno *et al.* (2001), Heusser (1990) y Denton (1993), permiten resumir el siguiente panorama evolutivo de la vegetación de la región de Los Lagos e Isla de Chiloé:

Previo al UMG, entre 45000 años y 33000 años AP, el bosque se caracterizó por la presencia de taxa arbóreos del tipo *Nothofagus dombeyi*, *Podocarpus nubigena*, *Fitzroya/Pilgerodendron*, *Drimys* y mirtáceas, asociados a elementos de tundra magallánica y abundantes taxa acuáticos. Durante el UMG, la vegetación estuvo dominada por elementos no arbóreos, principalmente gramíneas y compuestas, asociadas a trazas de tundra magallánica. Todos los espectros polínicos del período glacial corresponden florísticamente al mosaico de bosque Nordpatagónico. Durante el intervalo 14000 a 10000 años AP, correspondiente a la transición Glacial-Postglacial, se produce la colonización y expansión del componente nordpatagónico-subantártico, con *Nothofagus*, coníferas y mirtáceas. El sitio Puerto Octay indica dos pulsos de expansión, a los 14000 años AP y a los 12700 años AP. La isla de Chiloé evidencia estos procesos expansivos entre los 13000 y 12500 años AP. A partir de 11000 años AP, se hace más masiva la presencia de taxa de coníferas resistentes al frío (*Fitzroya/Pilgerodendron* y *Podocarpus nubigena*) en sitios de mediana altitud, en tanto que en las cimas de la Cordillera de la Costa, se desarrollan tundras subantárticas. Para la interfase Pleistoceno-Holoceno, entre 11000 y 9500 años AP, ocurre un cambio notable en la composición del bosque, al registrarse una fase de expansión de los elementos más termófilos del bosque Valdiviano actual (*Eucryphia/Caldcluvia*, *Weinmannia trichosperma*, *Tepualia stipularis* y *Aextoxicon punctatum*). La incorporación tardía de estos elementos al bosque, a principios del Holoceno, sugieren que los elementos más termófilos del bosque templado del sur de Chile no sobrevivieron la glaciación y se habrían desplazado hacia refugios ubicados hacia el norte de los 41°S, como, probablemente, la Cordillera de La Costa, que fue menos afectada por la influencia periglacial (Veit & Garleff 1995).

Al norte de los 40°S, los antecedentes palinológicos contrastan, en cuanto a cantidad de estudios realizados, con respecto a la información registrada para la región sur del país. El único registro glacial, para la zona mediterránea de Chile, corresponde al de Laguna de Tagua-Tagua (Heusser 1983, 1990), a la latitud 34°S, el que muestra un dominio de *Nothofagus* y coníferas (*Prumnopitys andina*) durante el UMG y Tardiglacial en la región y que ha sido inferido como el resultado de la acción que habrían tenido los vientos del oeste (Westerlies) al desplazarse hacia el norte de su epicentro actual, ubicado en los 41°S, y que

habrían ocasionado un período de gran humedad en la región producto de las precipitaciones asociadas a la acción de este frente (Heusser 1989c). La hipótesis trajo hasta nuestros días una gran controversia producto de que estas condiciones húmedas en Chile mediterráneo podrían ser explicadas con otros argumentos climáticos, independientes de la acción de los vientos del oeste (Markgraf 1989). Estudios recientes llevados a cabo en la misma región de Tagua-Tagua, con el objetivo de introducir multi-proxi data al registro evolutivo de la laguna, que incluyen sedimentología, geoquímica, polen y dataciones radiocarbónicas, han demostrado sustancialmente que la hipótesis del desplazamiento al norte de los Vientos del Oeste durante el Pleistoceno tardío es la más plausible para explicar los cambios de humedad en Chile central durante esa época (Jenny *et al.* 2001).

El resto de los estudios palinológicos en la región central y centro-sur de Chile corresponden a registros holocénicos que documentan los últimos 10000 años AP y el período actual.

Villagrán y Varela (1990) registran para la costa de Chile central un Holoceno temprano y medio caracterizado por la ausencia del bosque y el decrecimiento generalizado del matorral semiárido. Sólo a partir de 1720 años AP., se registra la probable recolonización del elemento arbóreo en el sector. El clima seco, detectado para la costa semiárida de Chile central, durante casi todo el Holoceno y cuya influencia se habría extendido hasta la precordillera andina, afectó la distribución del bosque decíduo de *Nothofagus* y, en general, al límite norte del bosque templado lluvioso.

Dos registros palinológicos en los bosques pantanosos de Quintero (Villa y Villagrán 1997), hablan de un Holoceno medio caracterizado también por la ausencia del elemento boscoso, y en donde se produce una transición climática y vegetacional, entre 5000 y 4000 años AP., desde condiciones áridas, con presencia de hierbas y halófitas, a una condición de mayor humedad, con aumento de taxa palustres que marcan el establecimiento del pantano actual. Sólo durante el Holoceno tardío se registra la presencia de taxa arbóreos y helechos, indicando con ello la presencia de un clima frío y húmedo.

En la región de Chile centro-sur, que abarca un amplio sector latitudinal (35°-39°S), los registros palinológicos se remiten sólo a dos sectores bien localizados: Isla Mocha, en el Océano Pacífico, frente a la provincia de Arauco, y la región de Alto BioBío y valle de Lonquimay, en los Andes chilenos. Ambos sectores ubicados en la zona de transición climática y fitogeográfica sudamericana de los 38°-39°S (Prohaska 1976, Hueck 1978).

Dos registros palinológicos que documentan el Holoceno tardío en Isla Mocha (Lequesne *et al.* 1999) indican que el bosque se habría mantenido durante todo el Holoceno tardío, con un registro continuo de su cobertura forestal pero en donde ciertas poblaciones, tales como el bosque de *Aextoxicon punctatum* (olivillo) y mirtáceas se habría visto interrumpido varias veces a través de este período debido a la sucesión de varias fases húmedas, en donde habría sido reemplazado por bosques de *Drimys winteri* (canelo) y el desarrollo de pantanos, situación parecida a lo registrado en la costa de Chile central para igual período (Villa-Martínez & Villagrán 1997).

A 38° de latitud sur, en los Andes de Chile centro-sur, cuatro registros palinológicos obtenidos en la subcuenca del Alto Valle del río BíoBío (Rondanelli 1992) documentan los últimos 4600 años de historia de este ecosistema. De acuerdo a esta información, una transición climática desde condiciones frías y húmedas a frías y secas habría permitido la transformación del paisaje desde un ecosistema boscoso, dominado por *Araucaria* y *Nothofagus*, a uno de tipo bosque abierto con dominio de la estepa andina. La cronología del estudio, si bien es escasa (una datación radiocarbónica), destaca dos hechos que pudieran ser significativos en la comprensión de la historia de estas comunidades vegetacionales altoandinas; por un lado, un evento catastrófico, del tipo volcánico, que habría afectado los patrones de abundancia de la vegetación a aproximadamente 2500 años AP., y por otra parte, el establecimiento probable del paisaje vegetal actual, vale decir, de las comunidades boscosas abiertas de *Nothofagus* y *Araucaria*, junto con el coironal andino, a 500 años AP. En esta misma región latitudinal, pero en el sector este de la cordillera de Los Andes, en territorio argentino, dos estudios palinológicos completan los registros fósiles para esta zona geográfica. Markgraf (1987), que destaca en su registro de Vaca Lauquén, el comportamiento que habría tenido la comunidad boscosa de *Nothofagus*

en su límite más septentrional durante el Holoceno, puntualizando que la distribución de los stands de *Nothofagus* habría experimentado pocos cambios en los últimos 11000 años. Su análisis sobre los cambios en la composición de estos stands ha sido tema de discusión hasta nuestros días. De manera sucinta este registro nos informa de tres períodos climáticos holocénicos; el primero de ellos entre 8500 y 6000 años AP., de carácter árido, otro entre 6000 y 4500 años AP., frío y húmedo y los últimos 3000 años con un clima seco. Este último período se correspondería climáticamente con lo registrado en el Holoceno tardío de Alto Bío Bío (Rondanelli 1993); sin embargo, las fases breves y sucesionales de incrementos en la humedad no son registrados en el perfil trasandino. El otro estudio corresponde al realizado por Heusser *et al.* (1988), en el área de distribución andina del pehuén, en la provincia de Neuquén, Argentina. En este estudio, dos registros palinológicos, Paso del Arco y Río Malleo, documentan los últimos 3000 años de historia en la región. De acuerdo a estos registros, el autor concluye que las comunidades de *Araucaria araucana* y de *Nothofagus* se caracterizan por ser comunidades adaptadas a la dinámica de catastrofismo y recolonización de nicho, dinámica característica de esta vasta zona volcánica de los Andes del sur. Esta situación ha sido validada también en el comportamiento fitosociológico de los bosques de fagáceas de la región andina del sur de Chile (Veblen *et al.* 1980, Veblen 1982). En relación a *Araucaria*, se concluye que el tipo de sedimento, de carácter volcánico, sobre el que esta especie se distribuye, así como la incapacidad del polen de araucaria, de dispersarse a grandes distancias, hace muy problemático un estudio interpretativo de la evolución del taxón a través del Cuaternario; sin embargo, el gran reto de los palinólogos cuaternaristas sería precisamente este hecho, descubrir su historia glacial y entender como pudo sobrevivir a estos eventos y dónde (Heusser 1989b,c; Villagrán *et al.* 1995).

Los estudios realizados en Alto Bío Bío (Rondanelli 1992, 1993) registraron una historia de las comunidades vegetales asociadas al bosque de *Araucaria araucana* y de este taxón en particular, que abarca 4500 años AP., y demostraron que si bien un sedimento cargado con ceniza volcánica dificulta un análisis palinológico expedito, éste resulta no ser imposible.

En la región mediterránea de Chile central, donde opera una sensibilidad extraordinaria en el registro de los cambios climáticos globales, debido a su carácter de interfase entre los dos grandes sistemas atmosféricos que afectan a Sudamérica, como son el cinturón de los vientos del oeste (westerlies) de las latitudes templadas y los Alisios del este (easterlies), de las latitudes subtropicales (Villagrán 1996), se genera un patrón fitogeográfico particular dado por la transición vegetacional entre los elementos del bosque mediterráneo y el bosque siempreverde de la región templada de Chile. Los 38° de latitud sur marcan el límite entre las formaciones vegetacionales áridas y semi-áridas del norte de Chile y las formaciones de bosques húmedos templado-subtropicales de la región centro-sur del país (Villagrán & Hinojosa 1997). Este carácter fitogeográfico se ve reforzado por el efecto modificador en el clima que tienen los Andes, el anticiclón del Pacífico Sur, la corriente fría de Humboldt y la corriente Circumpolar Austral (Schmithüsen 1956, Oberdorfer 1960, Cabrera & Willink 1973, Hueck 1978, Aceituno 1996, Marchant 1997).

De esta manera, hoy en día observamos en la región comprendida alrededor de la latitud 38°S, la mayor concentración de la riqueza específica de la flora chilena y conjuntamente con ello, rangos discontinuos de poblaciones y comunidades en las altas cimas de la Cordillera de La Costa y de Los Andes, conformando verdaderas islas fitogeográficas. Un área geográfica restringida que concentra cerca del 70% de la riqueza botánica específica del país y la distribución vicariante de ciertas poblaciones vegetales distribuidas actualmente en este área, sugieren fuertemente una interpretación relacionada con áreas refugios y vegetación remanente producto de la última edad glacial y desarrolladas bajo un clima más frío y probablemente más húmedo (Villagrán & Hinojosa 1997).

Estas situaciones fitogeográficas y climáticas, consideradas desde el punto de vista del comportamiento evolutivo de los ecosistemas de cordillera durante el Cenozoico, fueron la base de sustentación científica para justificar los estudios palinológicos realizados en la subcuenca del Alto Valle del río Biobío (Rondanelli 1992). Los resultados de dicha investigación informaron de una historia comunitaria de la vegetación de aproximadamente 4500 años AP., en donde los taxa parecen haber sorteado, con mayor o menor éxito, cambios climáticos, efectos catastróficos del tipo volcánico y la presión modificadora del

hombre en el ecosistema. Sin embargo, esta historia no consiguió llegar hasta la época glacial y tampoco logró cubrir todo el Holoceno.

De acuerdo a los resultados de la investigación paleoecológica señalada anteriormente, se siguió investigando en las profundidades glacio-lacustres del ecosistema de Alto Biobío, con el objetivo de recuperar la historia de las comunidades vegetacionales andinas de Chile centro-sur.

OBJETIVOS DE LA INVESTIGACION Y PLANTEAMIENTO DE HIPOTESIS

La investigación propuesta, de carácter paleoecológico, entendiéndose como tal la utilización del registro fósil en la reconstrucción de las historias de poblaciones y comunidades en orden a relacionarlas con las hipótesis proporcionadas por la ecología contemporánea, como ha sido discutido en el prefacio de la presente investigación, tiene como objetivo general rescatar la historia fitoevolutiva del ecosistema andino del Alto Valle del río Biobío y Valle de Lonquimay, a 38° 30' de latitud sur, durante el Cuaternario superior.

Para conocer esta historia de la vegetación, se utilizó el análisis palinológico como herramienta de trabajo para poner en evidencia el comportamiento de los taxa vegetales (presencia / ausencia y abundancia relativa) a través del tiempo. El estudio palinológico fue complementado con análisis de sedimentos y dataciones radiocarbónicas que permiten describir, sobre la base de cronologías ciertas, el comportamiento de la vegetación en ambientes de depositación conocidos.

La interpretación del desarrollo histórico de estas comunidades vegetales se realizó comparando los resultados fósiles aportados por la presente investigación, con información de tipo fitosociológica, geomorfológica y climatológica actual, disponibles para el área de trabajo propuesta.

Esta investigación pretende la descripción de un modelo fenomenológico para la historia evolutiva de la vegetación andina, a 38° de latitud sur, en los últimos 10000 años, para, tras

ello, responder la pregunta ¿ refleja éste, de alguna forma, los cambios ambientales característicos del Holoceno, tales como variación climática, volcanismo y presencia humana ?

A través del análisis de fenómenos observados, aportados por la metodología a emplear, se pretende finalmente obtener un modelo causal que nos permita responder nuestra interrogante y genere a su vez, una hipótesis explicativa de los hechos que operaron sobre el ecosistema en estudio y que se traducen en el tipo de paisaje que observamos actualmente. El planteamiento de esta hipótesis final es la contribución al progreso en el conocimiento científico, en el área de la paleoecología, para los ecosistemas andinos del extremo sur de Sudamérica.

METODOLOGIA DE LA INVESTIGACION

Para reconstruir la historia vegetacional y el paisaje, a través del tiempo, utilizando para ello el método clásico de comparación entre datos fósiles y vegetación actual, las especies características de la asociación vegetal, ligadas fuertemente a las condiciones del ambiente, juegan un rol importante. Estas especies indicadoras poseen en general una sensibilidad elevada y suelen ser las primeras en desaparecer o en modificar su densidad dentro de la comunidad, cuando el medio acusa algún grado de modificación; también suelen ser las últimas en reinstalarse cuando se restablecen las condiciones originales (Roig 1973; Birks & Birks 1980). El conocimiento de estas especies indicadoras, aporta una información valiosa en la reconstrucción paleoecológica.

En este sentido, el conocimiento acerca del sistema de vegetación actual, presente en el ecosistema de Alto Biobío y Valle de Lonquimay, resulta de gran importancia para este estudio paleoecológico. Los estudios vegetacionales realizados por Ugarte (1993), en relación al comportamiento fitosociológico de las comunidades andinas del sector Icalma-Liucura, y por Páez *et al.* (1997), en relación al análisis de lluvia polínica en un transecto este-oeste a través de la latitud 38°S, constituyen los únicos referentes fitogeográficos

publicados para este ecosistema. Con el propósito de complementar y objetivar la interpretación clásica antes señalada, se compararán los resultados de ambos estudios con los resultados del análisis palinológico fósil que permita la reconstrucción histórica del desarrollo de la comunidad vegetacional en el área.

a) Sistema Actual

Vegetación y Clima :

Hueck (1978) ubica al sector de Alto Biobío y Valle de Lonquimay en el margen norte de la Región de los Bosques de *Araucaria* chileno-argentinos. En esta zona *Araucaria araucana* forma bosques mixtos con especies de *Nothofagus* y entra en contacto con la estepa patagónica que se extiende hacia el este.

Del estudio de Ugarte (1993), se ha tomado como material referente para las consideraciones fitoevolutivas:

1. Carta de la vegetación (Escala 1:50000) de la subcuenca de Alto Biobío.
2. Análisis de DECORANA para relevamientos fitosociológicos ordenados según posición en el primer eje.
3. Descripción de los tipos fisionómicos-estructurales y comunidades vegetales, determinados para el sector de Alto Biobío.

Páez *et al.* (1997), en su estudio sobre vegetación y dispersión polínica a través de una transecta longitudinal este-oeste desde Zapala, Argentina hasta Lonquimay, Chile, trabajan la relación existente entre la lluvia actual de polen, la vegetación actual y el clima de esta región de transición climática característica entre los patrones de circulación atmosférica generados por los vientos del oeste y la circulación subtropical proveniente del este. Sus resultados determinan la presencia de cinco unidades polínicas que caracterizan la vegetación del sector.

De este estudio, se ha tomado como material referente para las consideraciones fitoevolutivas:

1. Tabla de información climática (precipitación y temperatura) para la zona en estudio.
2. Diagrama de coberturas porcentuales de la vegetación en diferentes formaciones de estepa.
3. Diagrama de frecuencias porcentuales de la vegetación en diferentes formaciones de estepa.
4. Diagrama polínico de superficie del transecto este-oeste, a través de diferentes formaciones de estepa entre Argentina y Chile.
5. Descripción de las cinco unidades polínicas determinadas para el área de estudio.

Geomorfología :

El estudio e interpretación comparativa entre los resultados fósiles y la información actual no estarían completos sin el apoyo de los estudios geomorfológicos. Mardones *et al.* (1993) aportan el conocimiento más actualizado en relación a los patrones pedogenéticos, morfológicos y de desarrollo glacial de la región estudiada.

De este estudio, se ha tomado como material referente para las consideraciones fitoevolutivas:

1. Carta Geomorfológica (Escala 1:50000) del curso superior de la hoya del Biobío.
2. Carta de estabilidad morfogenética (Escala 1: 50000) en el Alto Biobío.
3. Descripción geomorfológica – evolutiva del sector de Alto Biobío.

b) Sistema fósil

Muestreo:

Para este estudio se obtuvieron, por perforación mecánica, tres perfiles estratigráficos en la subcuenca del Alto Valle del río Biobío: “Miraflores 2”, “Galletué” y “Huallenmapu”, y un perfil, “San Pedro”, prospectado en el valle de Lonquimay.

El perfil “Miraflores 2” corresponde a una sección de 700 cm de profundidad, de la que se obtuvieron cuatro dataciones radiocarbónicas. El perfil Galletué corresponde a una sección de 650 cm de profundidad, de la que se obtuvieron tres dataciones radiocarbónicas. El perfil Huallenmapu resultó ser estéril al análisis palinológico y fue excluido del estudio. El perfil San Pedro corresponde a una sección de 470 cm de profundidad, de los cuales sólo los primeros 120 cm resultaron fértiles al análisis palinológico y constituyeron finalmente la sección estudiada. De esta nueva sección se obtuvo una datación radiocarbónica.

Técnicas de Laboratorio y Microscopía:

Las muestras obtenidas de todos los perfiles fueron procesadas en el laboratorio de palinología y sedimentología de la Cátedra de Geografía Física II, de la Facultad de Historia y Geografía, de la Universidad Otto-Friedrich Bamberg, Baviera, en la República Federal de Alemania. Las preparaciones polínicas que conforman la palinoteca de referencia generada en este estudio se encuentran depositadas en el Laboratorio de Palinología y Edafología, del Departamento Forestal de la Universidad de Concepción, Campus Los Angeles, Chile.

El procesamiento de las muestras para análisis de polen siguió la metodología clásica (Faegri & Iversen 1975). El peso de las muestras fósiles para el análisis de laboratorio varió entre 3 y 40 g. Previo al tratamiento físico-químico, a cada muestra se le agregaron 2 tabletas de *Lycopodium*, como testigo. El set de referencia tiene una media de 25080 esporas. El agregado del taxón foráneo permite estimar los valores representativos de la suma polínica para cada muestra y calcular los valores de la concentración polínica en granos por gramo de sedimento seco (Stockmarr 1971).

Tratamiento físico-químico de las muestras:

1. Filtrado: cada muestra se filtró a través de tamices de 5 y 10 μm . La fracción separada se concentró a través de sucesivos centrifugados en tubos de 50 ml.
2. Tratamiento con hidróxido de potasio (KOH) al 10% en baño térmico a 100°C durante 10', con el objetivo de obtener la defloculación de las arcillas y la eliminación de los ácidos húmicos. Se realizaron repetidos lavados con agua destilada hasta obtener un sobrenadante limpio.
3. Tratamiento con ácido clorhídrico (HCL) al 10%, en frío, para obtener la eliminación de los carbonatos. Se lava repetidamente con agua destilada.
4. Tratamiento con cloruro de zinc (ZnCl_2) para separar la fracción orgánica de la fracción inorgánica del sedimento.
5. Tratamiento con ácido fluorhídrico (HF) para la eliminación de los silicatos. Se deja reaccionar durante 12 horas en frío, o durante 10' en baño térmico, a 100°C. Posteriormente se lava, sucesivamente, con HCL (10%) en caliente y con agua destilada.
6. Tratamiento con mezcla acetolítica preparada con nueve partes de anhídrido acético puro ($(\text{CH}_3\text{CO})_2\text{O}$) y una parte de ácido sulfúrico concentrado (H_2SO_4), para la eliminación del material celulósico. Se somete a baño térmico a 100°C durante 5'. Se lava con ácido acético glacial (CH_3COOH), se descarta el sobrenadante. Los residuos se lavan con agua destilada y se trasvasan a tubos de 5 cm^3 , tipo Kahan, siendo suspendidos en glicerina fenicada.
7. Montaje: para realizar el análisis microscópico se montó sobre un portaobjetos una alícuota del concentrado polínico en glicerina, previamente homogeneizada con vórtex. La preparación se selló con parafina.

Análisis de Carbón:

El recuento de las partículas de carbón, presentes en las muestras, fue considerado como un taxón más dentro de la suma polínica, contabilizando sólo aquellas partículas cuyo tamaño era igual o superior a 50 μm .

De la suma polínica:

El conteo polínico se realizó con un microscopio óptico, de aumento final 1000x y se contaron como mínimo 300 granos de polen por preparación, siguiendo el método de “área mínima” utilizada en los estudios de comunidades vegetales, adaptada al recuento polínico por Bianchi y D’Antoni (1986).

La identificación de los tipos polínicos, basada en las características morfológicas y morfométricas, se realizó con ayuda de la literatura existente (Heusser 1971; Markgraf & D’Antoni 1978; Villagrán 1980, Strahl 1998), y el material palinológico de referencia registrado para la zona por Rondanelli (1992).

Análisis estadístico:

Los recuentos polínicos se organizaron en matrices de datos. Los casos corresponden a las muestras y las variables a los tipos polínicos. Los valores de los tipos polínicos se expresaron en porcentajes. Estos porcentajes se calcularon sobre una suma total de la que se excluyeron las esporas de hongos y helechos, esto último, principalmente para evitar sobrerrepresentación en las fases relacionadas con incrementos de humedad.

Para el análisis estadístico de cada perfil se respetaron todos los tipos polínicos que fueron determinados en cada una de las muestras, sin embargo y de acuerdo al criterio de consenso palinológico actual, ciertos tipos fueron agrupados bajo una o a lo más dos nomenclaturas

taxonómicas de identificación, tal es el caso de los tipos pertenecientes a las familias Fagaceae, Podocarpaceae, Poaceae, Asteraceae y Apiaceae.

Los métodos numéricos multivariados se emplearon como ayuda para la interpretación de los datos obtenidos. Estos permiten trabajar con el mayor número de variables, dando igual peso a todas, y establecer relaciones importantes en la interpretación de los datos polínicos fósiles (D'Antoni & Schäbitz 1990). El programa de computación empleado fue Coniss-Tilia (Grimm 1987), con el cual se construyó una base de datos y un análisis cluster con los resultados del análisis palinológico de las muestras fósiles para establecer una zonación en cada perfil. Este método de clasificación utiliza como coeficiente de disimilitud la distancia de Edwards Cavalli-Sforza (Prentice 1985) que impone a las muestras la restricción de guardar el orden secuencial, que en este caso es el orden temporal. El análisis calcula la similitud entre todos los pares de muestras en función de su composición polínica, para luego agruparlas con muestras adyacentes, utilizando los desvíos de la suma de cuadrados como medida de la variabilidad total de la secuencia.

Análisis sedimentológico:

Los tres perfiles estratigráficos, que resultaron fértiles en cuanto a presencia y abundancia de polen, fueron analizados sedimentológicamente al detalle, considerando cada variación litológica observada a ojo desnudo y por disgregación manual. Para la determinación del color de los sedimentos se utilizó la tabulación del Código Internacional de Sedimentología.

Calibración de edad radiocarbónica a años calendario:

Todas las muestras datadas radiocarbónicamente fueron procesadas en el laboratorio Beta Analytic Inc., en Florida, Estados Unidos de América (Tabla 1).

Perfil / Profundidad máxima	Profundidad (cm)	Método	Edad ¹⁴ C (A. P.)	Valor δ 13 (0/00)	Lab. Nro.
--------------------------------	---------------------	--------	---------------------------------	----------------------	-----------

Miraflores 2 / 700 cm	125 - 128	AMS	2440 ± 40	-23,1	Beta-116556
	352 - 355	AMS	3120 ± 40	-29,0	Beta-120950
	586 - 589	AMS	4120 ± 40	-26,0	Beta-116557
	695 - 698	AMS	7550 ± 50	-28,0	Beta-120951
Galletué / 650 cm	242 - 245	AMS	5620 ± 40	-28,5	Beta-120948
	364 - 367	AMS	6690 ± 50	-24,2	Beta-116558
	553 - 556	AMS	7790 ± 60	-28,2	Beta-120949
San Pedro / 130 cm	122 - 125	AMS	2610 ± 40	-28,2	Beta-120952
	361-364 *	AMS	4770 ± 50	-27,5	Beta-116555

Tabla 1. Información radiométrica (^{14}C) para los perfiles estudiados.

* : Datación correspondiente a tramo polínicamente estéril del perfil.

AREA DE MUESTREO (Fig. 1)

El perfil “Miraflores 2” corresponde a una sección de 700 cm de profundidad, que fue sondeada en sedimentos lacustres cuaternarios del sector denominado Mallín Miraflores (38°42'S, 71°22'W) a 1195 m, en el valle del mismo nombre, el que está ubicado sobre fondo de auge glacial, hacia el oeste de la llanura frontal del glaciar de Galletué, en la subcuenca del Alto Valle del río Biobío, Provincia de Lonquimay, Novena Región de la Araucanía, Chile.

El perfil “Galletué” corresponde a una sección de 650 cm de profundidad, sondeada en sedimentos lacustres cuaternarios ubicados en la ribera oeste de la laguna de Galletué (38°40'S, 71°20'W) a 1100 m, en la Reserva Nacional Galletué, y que se corresponde con una llanura frontal del glaciar del mismo nombre, en la subcuenca del Alto Valle del río Biobío, Provincia de Lonquimay, Novena Región de la Araucanía, Chile.

El perfil “San Pedro” corresponde a una sección de 120 cm de profundidad que fue sondeada en sedimentos lacustres cuaternarios de la ribera oeste de la Laguna de San Pedro (38° 26'S, 71° 15'W), ubicada a una altura de 900 m y a 4 km al norte de la ciudad de Lonquimay, Provincia de Lonquimay, Novena Región de la Araucanía, Chile.

GEOMORFOLOGIA, VEGETACION Y CLIMA ACTUAL

El área de estudio corresponde a una cuenca intraandina inserta a una latitud en donde la Cordillera de Los Andes presenta un relieve caracterizado por un doble alineamiento relacionado con patrones tectónicos. Al oriente se distribuyen mesetas con altitudes menores a 2000 m, y hacia el sector occidental, los conos volcánicos y los cordones montañosos de carácter granítico alcanzan altitudes iguales o superiores a 3000 m. En este contexto fisiográfico, el valle de Alto Biobío sigue la dirección del surco tectónico que se proyecta entre el valle de Lonquimay y el lago Aluminé, en territorio argentino (Sandoval, 1977).



Figura 1. Mapa de ubicación de los perfiles fósiles estudiados en la región biogeográfica del valle de Alto Biobío y valle de Lonquimay, Novena Región, de la Araucanía, Chile.

: indica ubicación de perfiles fósiles estudiados en esta investigación.

x : indica ubicación del perfil fósil “Miraflores 1” (Rondanelli 1992)



Este sector andino se corresponde con los 38° 30' a 38° 45' de latitud sur, que se caracteriza por formar parte de la zona de transición entre los patrones de circulación atmosféricos, originados por los vientos del oeste, la incidencia subtropical de los vientos del este y las perturbaciones del frente polar. De acuerdo a su estructuración fisiográfica, la cuenca de Alto Biobío, queda al abrigo de la circulación del oeste, lo que en el marco de la morfología glacial, determina una atenuación del efecto de las fluctuaciones climáticas del Cuaternario, y el motivo por el cual las lenguas glaciares habrían quedado retenidas al interior de las montañas, a aproximadamente una altitud de 1100 m, durante el transcurso de la última glaciación (Mardones 1991).

Por otra parte y debido a la tectónica de falla, el volcanismo juega un rol relevante en la morfología y desarrollo de los suelos de la cuenca. En la actualidad, el ecosistema valle de Lonquimay – Alto Biobío no presenta centros volcánicos activos; sin embargo, el relieve indica una asociación a dos tipos de volcanismo, activos en el pasado: volcanismo de tipo fisural, de edad Pliopleistocénica, y volcanismo central moderno Tardiglacial y Postglacial (Mardones *et al.* 1993).

De esta manera, la tectónica de falla, el volcanismo y las glaciaciones contribuyen a la estructuración de tres grandes unidades de relieve: los cordones occidentales, de naturaleza predominantemente granítica, las llanuras glaciales y fluvioglaciales intramontañas y las plataformas volcánicas alto-andinas fronterizas (Mardones *et al.* 1993).

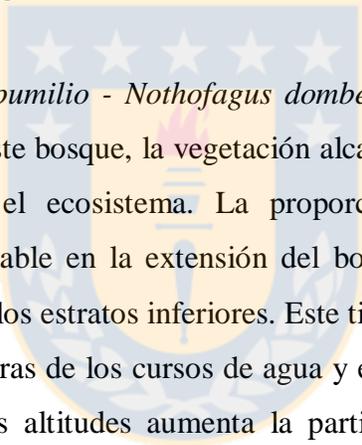
Los sectores estudiados en la subcuenca del valle de Alto Biobío, se ubican en la zona intramontana de llanuras glaciales y fluvioglaciales que dan origen al sistema hidrográfico del río Biobío, más específicamente, en el sistema lacustre de Galletué.

El valle de Miraflores, en donde fue prospectado el perfil “Miraflores 2”, corresponde a un auge glacial, con modelado en forma de “U”, con circos y nevizas en las cabeceras. Las laderas muestran abundante erosión torrencial, postglacial y actual, y procesos de remoción en masa, como derrumbes y acumulación de derrubios. La laguna de Galletué, en cuya ribera oeste fue prospectado el perfil “Galletué”, corresponde a un antiguo glaciar que

originó una extensa llanura de sedimentos cuaternarios y auges glaciares (Mardones *et al.* 1993).

El sector estudiado en el valle de Lonquimay, en donde fue prospectado el perfil “San Pedro”, se ubica en la zona ecotonal entre la vertiente oriental del cordón occidental (sector Cordillera de Las Raíces) y la llanura intramontañosa de origen fluvio-glacial y tectónico que alberga al pueblo de Lonquimay.

La vegetación actual del sector del Alto Valle del río Biobío (Ugarte 1993), puede ser categorizada a la forma de tipos estructurales, según composición y forma de crecimiento, por estratos, de las especies dominantes. Así, distinguimos actualmente en el ecosistema, las siguientes unidades de vegetación:-

- 
- a) Bosque de *Nothofagus pumilio* - *Nothofagus dombeyi* - *Araucaria araucana* (Lenga-Coigüe-Araucaria): en este bosque, la vegetación alcanza la mejor expresión estructural y de composición en el ecosistema. La proporción entre las especies arbóreas dominantes es muy variable en la extensión del bosque, así como también entre las especies que conforman los estratos inferiores. Este tipo se desarrolla entre 1200 y 1800 m, asociado a las cabeceras de los cursos de agua y en laderas de exposición sur a sureste. Hacia las máximas altitudes aumenta la participación de araucarias, pudiendo ocupar también los escarpes más expuestos. La participación de esta conífera en el bosque, es en forma de manchones aislados y multietáneos, presentando generalmente buena regeneración.
 - b) Bosque achaparrado, “Krummholz”, de *Nothofagus pumilio* (Lenga): corresponde a la franja que marca el límite del crecimiento arbóreo. Se encuentra por encima del bosque de Lenga-Coigüe-Araucaria. Existe escasa información fitosociológica referida a este tipo vegetacional, pudiendo establecerse que participan generalmente sólo lengas y araucarias; éstas últimas no presentan crecimiento achaparrado, aunque pueden encontrarse suprimidas. Este tipo ha sido considerado normalmente bajo el tipo

Nothofagus pumilio, presente en los bosques deciduos de alta montaña (Veblen & Schlegel 1982).

- c) Bosque de *Nothofagus pumilio* – *Nothofagus dombeyi* – *Araucaria araucana* explotado (Matorral denso de *Chusquea quila*) (Bosque de Lengua-Coigüe-Araucaria explotado, con matorral denso de quila): esta categoría fue considerada en relación a la regeneración observada de las comunidades vegetales de reemplazo en áreas en donde el bosque ha sido explotado a tala rasa, seguido generalmente por quema de desechos y en donde se realizan actividades de pastoreo. La vegetación dominante es la gramínea *Chusquea quila*, que permite estabilización temporal de la vegetación a la forma de matorrales. Existe una proporción alta de especies herbáceas introducidas. La inestabilidad de la comunidad vegetal es alta, debido principalmente, a la cantidad de biomasa susceptible a perturbaciones por fuego.
- d) Bosque bajo de *Nothofagus antarctica* y *Araucaria araucana* (Ñirre y Araucaria): el ñirre y la araucaria coexisten y constituyen la base estructural de esta unidad de vegetación. Aunque existe una conexión florística entre este tipo vegetacional y el tipo Lengua-Coigüe-Araucaria, dada a través de la presencia de la araucaria, su mayor afinidad la presenta con la formación del coironal, cuyas especies forman el estrato inferior del tipo, o se alternan en un mosaico ecotonal. Esta comunidad ocupa los fondos de valle de Icalma y Galletué y se dispone también en la llanura por la cual discurre el río Bíobío hacia el norte.
- e) Bosque abierto de *Nothofagus obliqua* (Roble): se encuentra a la forma de remanentes muy alterados. Los individuos aparecen aislados, la estratificación es pobre, generalmente conformada por un dosel inferior constituido por un matorral bajo de berberis (calafates) y quila. El estrato herbáceo es prácticamente inexistente, quedando muchas porciones de terreno con suelo desnudo. La inestabilidad de la comunidad es marcada.

- f) Pastizales de altura, “coironales”: vegetación de tipo herbácea que cubre áreas extensas de terreno, dominadas por gramíneas que crecen en forma de champas y otras especies vegetales que forman cojines. Está fuertemente relacionada con la estructura y composición vegetal de la estepa oriental, distribuida ampliamente en el sector argentino. Se presenta en sectores abiertos y expuestos en las llanuras que rodean al lago Galletué y en las plataformas orientales. Según las especies que participan, este coironal puede conformar la comunidad de *Festuca-Acaena-Baccharis-Rumex*, y en sectores de mayor sequedad relativa (o por acción de pastoreo), la comunidad cambia a *Acaena-Mulinum*.
- g) Matorral de *Discaria*: aparece como comunidad de reemplazo en sectores de pastizal degradado. Se caracteriza por el predominio marcado de *Discaria articulata*.
- h) Humedales: corresponde a comunidades que se disponen en el extremo de mayor humedad dentro del gradiente ambiental del ecosistema, asociadas a llanuras menores, en donde las napas freáticas altas, facilitan la formación de “vegas andinas”. La vegetación está constituida principalmente por especies de juncáceas y ciperáceas.

Ugarte (1993) puntualiza, en relación a su análisis de DECORANA, que en el ordenamiento de la vegetación como un continuo, se observa claramente el rol central que desempeña *Araucaria araucana*, conectando a todos los tipos de bosque, presentes en el área de estudio, excepto al bosque de Roble abierto. Este aspecto de la vegetación cobra importancia singular cuando se comparan los resultados de los perfiles polínicos fósiles (Rondanelli, esta investigación) con la data preliminar de lluvia de polen para la región de Alto Biobío – Lonquimay – Cordillera de Las Raíces (Rondanelli, inédito) (Anexo 1)

Páez *et al.* (1997), en su estudio sobre vegetación y dispersión polínica actual, en un transecto este-oeste a través de la latitud 38°S, entre Argentina y Chile, distinguen seis unidades florístico-vegetacionales en esta zona de transición climática subtropical-templada:

1. Matorral subdesértico: corresponde a la vegetación comprendida en la transición Monte desértico y Estepa Patagónica, en Argentina.
2. Matorral bajo de Estepa de *Mulinum*: vegetación caracterizada fisionómicamente por la presencia dominante de esta umbelífera, asociada a gramíneas perennes. Esta unidad se desarrolla a continuación de la unidad vegetacional anterior, hasta cerca del límite con Chile, en las cercanías de Pino Hachado.
3. Formaciones compuestas Alto Andinas: Aquí los autores distinguen las siguientes subunidades:
 - 3.1 Estepa de pastos de laderas orientales (de exposición Este): vegetación dominada por pastos perennes de las especies de *Poa*, *Festuca scabriuscula* y *Chusquea*. Dentro de esta unidad, por sobre los 1400m s.n.m., se presentarían los primeros parches discontinuos de *Araucaria araucana*. El área geográfica ocupada por esta unidad vegetacional corresponde a territorio argentino.
 - 3.2 Bosquetes deciduos de *Nothofagus antarctica* (Ñirre), asociados a pantanos turbosos: vegetación conformada por manchones densos de Ñirre y matorrales bajos que se distribuyen en la ladera fría de exposición sur y que a partir del sector de Pino Hachado, en la frontera entre Chile y Argentina, a 1550m s.n.m., comienzan a perder la homogeneidad florística, característica del sector oriental de la cordillera y pasan gradualmente a formar un mosaico vegetacional junto con Cyperaceae y Juncaceae. *Araucaria araucana* sólo se presenta en roqueríos, en pequeña cantidad y asociada a una extensa formación de pastos que cubren las laderas.
 - 3.3 Parches de vegetación subnival: Sobre 1800m s.n.m., en laderas de exposición Este y sobre 1600m s.n.m., en laderas de exposición Oeste, se desarrollan formaciones vegetacionales subnivales abiertas, dominadas por caméfitos y hemicriptófitos. El área corresponde al límite fronterizo natural, de divisoria de aguas, entre Chile y Argentina.

- 3.4 Matorral bajo de Estepa, en laderas de exposición Oeste: vegetación tipo estepa, que presenta un decrecimiento marcado de las especies de hierbas perennes. Dominan *Festuca thermarum* y *Chusquea*. El matorral es principalmente de *Mulinum spinosum* y *Haplopappus prunelloides*. En las partes bajas de las laderas, surge *Acaena integerrima*. Esta unidad vegetacional se distribuye ya, completamente en territorio chileno.
4. Formaciones compuestas de matorral bajo de *Acaena* y hierbas: Entre 1350 m, y la zona de Liucura, a 1050 m, domina la pradera de *Acaena splendens*, la que se prolonga incluso, a menor altitud, entremezclándose con manchones de *Baccharis magellanica* y *Discaria trinervis*. Los autores indican que la monotonía del paisaje estaría sugiriendo una presión intensa de pastoreo.
5. Manchones de Rhamnaceae: Entre Liucura y Lonquimay, a través del Valle del río Bío-Bío, entre 900 y 1100m s.n.m., se desarrolla un matorral denso espinoso. Domina *Colletia hystrix*, *Berberis microphylla* y *Discaria chacaye*. El paisaje muestra disturbio antrópico evidente, según los autores.
6. Estepa sobre escoria volcánica: Sobre sustrato volcánico, en la ladera sur del volcán Lonquimay y en las alturas máximas de la Cordillera de Las Raíces, se desarrollan formaciones abiertas de matorral y estepa herbácea que se relacionan florística y fisionómicamente. El bosque de *Araucaria* y *Nothofagus* se presenta alrededor de estas formaciones.

De estas seis unidades florístico-vegetacionales, sólo la sub-unidad 3.4 y las unidades 4, 5 y 6, corresponden al estudio del transecto a través de territorio chileno, pudiendo ser relacionadas con los estudios de Ugarte (1993).

En este sentido, es interesante destacar dos situaciones puntuales, las que serán tratadas más en extenso en la discusión general de la presente investigación; la primera, hace referencia

al marco geográfico muy general utilizado por Páez *et al.* (1997) para analizar la vegetación en el área correspondiente al sector de la subcuenca de Alto Biobío, estableciendo para el área sólo una unidad florístico-vegetacional, la unidad 5, de manchones de Rhamnaceae, en tanto que Ugarte (1993), para igual sector, tipifica ocho unidades fisionómicas-estructurales. La segunda situación, es que al relacionar estos dos estudios, se observa correspondencia a nivel ecosistémico regional, entre unidades de vegetación.

El estudio de Páez *et al.* (1997) determinó también cinco unidades polínicas, basadas en la lluvia de polen actual. Estas unidades polínicas son:

1. Espectro polínico de matorral subdesértico. Registrado para territorio argentino.
2. Espectro polínico de estepa y matorral bajo de *Mulinum*. Registrado para territorio argentino.
3. Espectro polínico de formaciones Alto Andinas: Registro para ambas laderas andinas. El taxón dominante corresponde a Poaceae.
4. Espectro polínico de Estepa, en escoria volcánica: Registro en el sector subnival, aledaño al pueblo de Lonquimay; los taxa dominantes son *Nothofagus* y *Araucaria*.
5. Espectro polínico del matorral de *Acaena* y manchones de Rhamnaceae: Registro en zonas bajas de laderas andinas occidentales, entre 900 y 1350 m. Son dominantes *Rumex*, Rhamnaceae, Compositae-Liguliflorae, *Acaena* y Poaceae.

Estas cinco unidades polínicas registradas por Páez *et al.* (1997) y los resultados preliminares del análisis de lluvia polínica, para el sector de la subcuenca de Alto Biobío, Lonquimay y Cordillera de Las Raíces de Rondanelli (inédito, ver anexo 1), son los únicos referentes actuales para el análisis comparativo con el registro polínico fósil resultante de esta investigación.

Climáticamente, la mayor discontinuidad en el régimen pluviométrico anual en Chile, se encuentra a 38°S (Van Husen 1967). Al norte de los 38°S, se extiende la zona de clima mediterráneo, caracterizada por la concentración de lluvias en invierno; al sur de esta

latitud, en la zona templado-húmeda, las precipitaciones se producen a través de todo el año (Prohaska 1976).

El área de estudio, ubicada dentro de una cuenca intraandina de origen tectónico, presenta un régimen pluviométrico local, producto del efecto de abrigo orográfico (Mardones *et al.* 1993). El valle de Lonquimay, situado a sotavento de la barrera volcánica formada por los volcanes Tolguaca, Lonquimay y Llaima y de la Cordillera de Las Raíces, presenta una precipitación media anual de 1944.6 mm y un régimen térmico controlado por la estructuración del relieve, que se caracteriza por veranos relativamente templados, con una temperatura media anual de 8.6°C (Páez *et al.* 1997). Para el valle de Alto Biobío, subcuenca inserta entre el valle de Lonquimay y el cordón oriental de la Cordillera de Los Andes, no existe, en rigor, un registro climático (Rondanelli 2000); el punto de referencia más próximo, lo constituye el registro de la estación Aluminé, en territorio argentino, el cual indica una precipitación media anual de 969 mm y una temperatura media anual de 8.3°C. Considerando datos climáticos de las regiones argentinas colindantes con el área geográfica en estudio (Prohaska 1976, Páez *et al.* 1997), se puede señalar que la precipitación disminuye marcadamente en sentido oeste-este, siendo los valles chilenos de exposición oeste y sur los más húmedos, con precipitaciones medias anuales por sobre los 2000 mm, así como el valle del río Allipén, y la región del plató patagónico, en Argentina, las regiones más secas, con precipitaciones medias anuales inferiores a 300 mm. La presencia de nieve en los ecosistemas de Alto Biobío y Lonquimay es estacional; se presenta en los meses de invierno y permanece hasta el mes de noviembre.

INTERPRETACION DE LA DINAMICA HISTORICA DE LAS COMUNIDADES VEGETALES DE ALTO BIOBIO Y LONQUIMAY, BASADA EN LOS ESTUDIOS ACTUALES DE VEGETACION Y LLUVIA POLINICA. Resultados preliminares de lluvia polínica en el ecosistema Alto Biobío – Lonquimay – Cordillera de Las Raíces (Anexo 1).

Relacionando los datos palinológicos, aportados por los últimos centímetros de los perfiles estudiados en el ecosistema andino valle de Lonquimay – Alto valle del río Biobío, con la información botánica actual podemos discutir acerca de si el comportamiento de las asociaciones vegetales presentes hoy en día se corresponden con la interpretación sugerida por la información paleopalinológica.

De acuerdo con esto, Páez *et al.* (1997) determinan las unidades vegetacionales de matorral herbáceo mixto de *Acaena* y vegetación parche de Rhamnaceae para las asociaciones vegetales características del sector de Alto Biobío. De acuerdo al espectro polínico de la lluvia de polen, estos autores determinan para dicho ecosistema la unidad polínica de matorral de *Acaena* y vegetación parche de Rhamnaceae. En ambos casos, la presencia de un bosque de *Nothofagus* y *Araucaria* se encuentra ausente. Si bien los datos de los perfiles fósiles señalan la presencia de estos taxa, al menos el de *Acaena*, la información para el sector estudiado incluye taxa arbóreos, los que aparentemente no constituyen unidades vegetales relevantes para el estudio de vegetación actual referido. Es importante señalar que debido a la escala espacial de trabajo utilizada por Paéz *et al.*, en el estudio de un transecto Atlántico-Pacífico, los puntos referenciables en el sector chileno de Alto Biobío, no fueron más de cuatro. En los estudios de vegetación de Ugarte (1993), por el contrario, el marco espacial de trabajo fue exclusivamente la región comprendida entre Lonquimay por el oeste, y Liucura por el este, con lo que la posibilidad de establecer unidades vegetacionales más acotadas aumenta.

Rondanelli (trabajo inédito) realizó en el área referida cinco transectos vegetacionales, este-oeste, abarcando altitudes entre 700 y 1750 m, los que implicaron un total de 22 puntos referenciables para análisis de lluvia polínica. El resultado, posterior a la aplicación del

ordenamiento estadístico CONISS (Grimm 1987), que da igual peso a todas las variables, se traduce en el establecimiento de cuatro agrupamientos polínicos (ver Anexo 1).

Al comparar estos grupos con los resultados vegetacionales de Paéz *et al.* (1997), para el sector en estudio, encontramos que existe correlación a nivel de un solo grupo, el grupo que caracteriza a la estepa andina (grupo C). Sin embargo, al relacionar los agrupamientos polínicos con las unidades vegetacionales referenciadas por Ugarte, podemos correlacionar los cuatro agrupamientos con las unidades de vegetación: Grupo A, que caracteriza al bosque de *Araucaria araucana* y *Nothofagus pumilio* presente en Alto Bío Bío asociado a pastizales y perturbación antrópica, con la unidad de vegetación Bosque de *Nothofagus pumilio* – *N. dombeyi* - *A. araucana* (Lenga-Coigüe-Araucaria) explotado con matorral denso de *Chusquea quila*. Grupo B, que caracteriza al bosque de *Nothofagus obliqua* (Roble) de altura, con la unidad de vegetación Bosque abierto de *Nothofagus obliqua*. Grupo C, que caracteriza a la estepa altoandina, con la unidad de vegetación pastizales de altura, “coironales”. Grupo D, subgrupo D1, que caracteriza al bosque de *A. araucana* y *N. antarctica* (araucarias y ñirres), de Alto Bío Bío, con la unidad de vegetación Bosque bajo de *N. antarctica* y *A. araucana* (ñirre y araucarias). Subgrupo D2, que caracteriza al bosque de *A. araucana* y *N. dombeyi* (araucarias y coigüe), de la vertiente occidental de la cordillera de Las Raíces, en Lonquimay, con la unidad de vegetación Bosque de *N. pumilio* – *N. dombeyi* – *A. araucana* (Lenga-Coigüe-Araucaria).

De acuerdo a estos resultados, se han inferido todas las relaciones de afinidad entre la composición vegetal develada por los diagramas polínicos fósiles y la que actualmente podemos encontrar en los ecosistemas estudiados. Se ha asociado el comportamiento porcentual, de presencia-ausencia, de los taxa fósiles, con las alternativas, de asociación grupal, de mayor similitud del espectro polínico actual.

Del análisis establecido cabe destacar aún, dos hechos finales, que también guardan relación con los análisis de vegetación. Uno de ellos tiene relación con el tipo polínico *Nothofagus obliqua*; este taxón se presenta más o menos continuo a través de los perfiles fósiles de Alto Bío Bío, siempre con bajos porcentajes de representación en el espectro y sin

relación aparente con la presencia de *Araucaria*. Esta situación guarda relación directa con los patrones de humedad ambiental, en el sentido de que niveles bajos de estrés hídrico de verano, permiten un mejor desarrollo de su cobertura vegetal. Los estudios de vegetación hablan de que su presencia en el lugar de estudio obedece más bien a un carácter relicto, muy alterado, y en donde no se sigue la dinámica de regeneración establecida para la comunidad de *Araucaria araucana* y el bosque de *Nothofagus* (Ugarte 1993), dinámica influenciada fuertemente por la actividad antrópica, y que altera los contactos entre las comunidades y las relaciones de abundancia relativa a nivel de poblaciones (Montaldo 1974, Ugarte 1993). Al analizar los resultados de lluvia polínica actual (ver Anexo 1) se destaca en el espectro el agrupamiento “B”, que resulta ser independiente del resto de los agrupamientos polínicos y que se caracteriza fundamentalmente por la presencia de *N. obliqua* (roble), con porcentajes de cerca del 60%; este punto referencial del transecto realizado en Alto Biobío (Rondanelli inédito) corresponde precisamente a la estación muestreada directamente bajo bosque de *N. obliqua* de altura, en las proximidades de Icalma. Sólo donde existe esta especie, por degradado que se presente el stand, se le encuentra representado en el espectro polínico. Estos datos confirman lo establecido por Montaldo (1974) y Ugarte (1993).

El segundo hecho tiene que ver con la dinámica actual del bosque de *A. araucana*, *N. pumilio* y *N. dombeyi*. De acuerdo a lo postulado por los autores citados anteriormente y por Veblen (1982), la dinámica de estos bosques andinos está fuertemente asociada a los patrones de perturbación catastrófica, de tipo volcánica y carácter cíclico y a la intervención antrópica, de carácter continuo, en que las actividades de quema, corta y pastoreo facilitan la regeneración y establecimiento de unas especies por sobre otras. Frente al catastrofismo volcánico, *N. dombeyi* (coigüe) demuestra buenas condiciones de oportunismo; frente a la corta y tala extensiva, *N. pumilio* (lenga) aprovecha hábilmente los habitats disponibles. En relación a ambos factores, *Araucaria* se manifiesta como un hábil estratega del equilibrio dinámico que se establece en esas condiciones y aunque lenta, sobrevive al vulcanismo y al fuego; *N. antarctica* (ñirre), considerado un competidor débil, aprovecha sin embargo, las oportunidades que le ofrecen los ambientes poco favorables, como son los fondos de valle y

las pendientes más secas, especialmente después de los incendios (McQueen 1976). El pastoreo favorece definitivamente a la vegetación de estepa.

Estas consideraciones se ven robustecidas a través del análisis de lluvia polínica (Rondanelli inédito, ver Anexo 1), ya que los diferentes agrupamientos tienen relación directa con las premisas consideradas en la dinámica de estas comunidades; es así como el Grupo A, corresponde al bosque impactado de *Araucaria* y *Nothofagus* que domina el valle de Alto Biobío, estas comunidades prácticamente carecen de sotobosque y su vegetación acompañante es la estepa. Las comunidades de estepa de altura y del valle de Lonquimay, corresponden al agrupamiento C, el subgrupo D1 corresponde a la dinámica establecida entre *Araucaria* y *N. antarctica* (ñirre) y son las comunidades que aprovechan los fondos de valle de Alto Biobío y las laderas de exposición este. El subgrupo D2 incluye al bosque de altura, más hidrófilo de *A. araucana*, *N. pumilio* (lenga) y *N. dombeyi* (coigüe), de las laderas de exposición oeste y noroeste.

RESULTADOS POLINICOS FOSILES

Análisis palinológico del perfil “Miraflores 2”

(Fig. 2)

(corresponde a la publicación: *Historia vegetacional del bosque andino de Araucaria araucana (Molina) K. Koch, en la cuenca del Alto Valle del río Biobío, Provincia de Lonquimay, Chile centro-sur, durante el Holoceno. Análisis palinológico del perfil Miraflores 2. Zbl. Geol. Paläont. Teil I. (1999). Heft 7/8: 1041-1051. Stuttgart, 2000.*)



Figura 2. Diagrama de polen del perfil Miraflores 2, valle de Alto Biobío.

El análisis palinológico del perfil "Miraflores 2" permite diferenciar tres zonas en el diagrama de polen. Estas zonas polínicas se describen a continuación, de base a techo:

Zona M2-I : entre 700 cm y 452 cm, y con edades entre 7550 y 3600 años antes del presente (AP). El contenido polínico sugiere, una transición de base a techo, desde condiciones de bosque frío, semi húmedo, caracterizado por polen de *Nothofagus* tipo *antarctica /dombeyi* (65%), *Nothofagus* tipo *obliqua* (5%), *Araucaria* (15%), Cupressaceae (5%) y taxa más xéricas como Apiaceae, Caryophyllaceae y halófitos tipo Chenopodiaceae, a un ambiente francamente frío y húmedo, en donde el componente arbóreo participa conjuntamente con el herbáceo y el de humedales; el incremento de los taxa acuáticos a partir de 7000 años AP., refuerza el carácter de esta transición, que aproximadamente a 4000 años AP., indica un ambiente de laguna, con porcentajes aproximados del 500% entre esporas de *Isoetes* y granos de *Myriophyllum*. La presencia de taxa como *Ephedra*, *Berberis* y Apiaceae, con porcentajes cercanos al 10%, refuerzan la idea de un gradiente térmico frío. Aproximadamente a 4100 años AP., el sedimento evidencia actividad volcánica a través de la sedimentación de ceniza, lo que se manifiesta en el diagrama de polen con la disminución de los porcentajes polínicos y de la frecuencia polínica absoluta. Hacia el techo de la zona, los taxa acuáticos van disminuyendo y una vegetación baja con Ericaceae, Apiaceae, Chenopodiaceae, Poaceae, Urticaceae y polen de Monocotyledoneae, domina el diagrama, indicando un cambio en el gradiente de humedad hacia condiciones más secas. La información sedimentológica indica una base con material mezclado entre turba y ceniza volcánica, con estratos intermedios de turba y hacia el techo de la zona, sedimento tipo limo.

Zona M2-II : entre 452 cm y 30 cm, y con edades entre 3600 y 500 años AP. Esta segunda zona polínica ha sido dividida en tres fases, en relación al efecto observado por perturbación de tipo volcánica sobre la vegetación y al comportamiento del estrato herbáceo.

Fase M2-II.1 : entre 452 cm y 300 cm, y con edades entre 3600 y 3000 años AP. Esta fase presenta la mayor potencia de sedimento volcánico, así como capas de sedimento finamente entremezclado entre turba y ceniza. Cada manifestación de esta actividad volcánica, está acompañada de una disminución en los porcentajes de los taxa, la cual es posteriormente revertida, en el estrato arbóreo, por *Nothofagus*, *Araucaria* y Cupressaceae; sin embargo, los porcentajes de fagáceas y araucaria disminuyen en relación a la zona polínica anterior; *Nothofagus* tipo *antarctica /dombeyi* decrece a un 40%, *Nothofagus* tipo *obliqua* decrece, de base a techo, de un 5% a un 1% y *Araucaria* disminuye a un 5%. El polen de Cupressaceae, por el contrario, encuentra en esta fase sus máximos valores porcentuales, llegando a 10%. Al comienzo de la fase, el estrato herbáceo se caracteriza por los incrementos de Convolvulaceae, Caryophyllaceae y Apiaceae, como especies pioneras de habitats perturbados. Chenopodiaceae aparece hacia el techo de la fase. El porcentaje de *Berberis* sube a 15% y el de *Ephedra* disminuye a menos del 5%. Las Poaceae disminuyen a menos del 10%, las Cyperaceae decrecen de un 25% a un 5% y el polen de acuáticas desaparece del registro. La diversidad determinada indica un gradiente frío constante y una disminución marcada de la humedad hacia el techo de la fase.

Fase M2-II.2 : entre 300 cm y 150 cm, y con edades entre 3000 y 2400 años AP. En esta fase, *Nothofagus* tipo *antarctica /dombeyi* y *Araucaria* alcanzan nuevamente porcentajes altos, con 70% y 10% respectivamente; *Nothofagus* tipo *obliqua* no supera el 3% y las Cupressaceae disminuyen de base a techo, hasta desaparecer del registro. No se registra evidencia de los taxa indicadores de ambiente acuático y los de humedales no superan, hacia el techo de la fase, el 10%. *Berberis* llega a alcanzar un 25% en el tramo superior de la fase, formando junto a *Nothofagus* y *Araucaria*, el componente vegetacional dominante. *Ephedra* alcanza un 2% y el polen de Apiaceae, un 5%. El gradiente ambiental se torna más seco y siempre frío. El techo de la fase registra nuevamente acción volcánica y las concentraciones polínicas disminuyen.

Fase M2-II.3 : entre 150 cm y 30 cm, y con edades entre 2400 y 500 años AP. La fase se caracteriza por el incremento de Poaceae, que alcanza un 30%. La transición hacia el techo de la fase evidencia un decrecimiento en el porcentaje de los granos de polen de

Nothofagus tipo *antarctica /dombeyi*, el que alcanza un 30%. *Araucaria* continúa con un registro porcentual promedio del 5%. Aproximadamente a 1000 años AP., se registran incrementos en los porcentajes de Apiaceae (10%), Labiatae (más del 5%) y Cyperaceae (10%); *Berberis* incrementa sus porcentajes de base a techo, llegando a un 20%; se registra polen de Rosaceae tipo *Acaena*. Se evidencia en la litología, el último estrato con sedimento volcánico, después del cual, los taxa arbóreos disminuyen notoriamente en relación al componente arbustivo-herbáceo. El gradiente ambiental es frío, algo más húmedo que las fases precedentes.

Zona M2-III : entre 30 cm y 0 cm, y con edades entre 500 años AP., y el Actual. Esta última zona del perfil se caracteriza por un aumento sustancial de la concentración polínica que está dado casi exclusivamente por los porcentajes de los taxa del estrato herbáceo, especialmente por aquellos tipos polínicos asociados a perturbación de tipo antrópica: se registra polen tipo *Acaena* y se hacen dominante en el espectro, Apiaceae (75%), Asteraceae, Subfamilia Liguliflorae (40%) y Poaceae (15%). Cyperaceae alcanza un 10% y en el estrato arbustivo, *Berberis* alcanza más del 10%. En el estrato arbóreo, *Nothofagus* tipo *antarctica /dombeyi* registra menos del 10%, *Araucaria* menos del 2% y el polen de Podocarpaceae, un 3%. Se sugiere un gradiente ambiental frío, semi-seco.

Discusión de resultados

De acuerdo a la información entregada por el perfil "Miraflores 2", el bosque de *Araucaria-Nothofagus* ha estado presente en la subcuenca del río Biobío, desde al menos todo el Holoceno Medio.

El período entre 7500 y 7000 años AP., se caracteriza por la presencia de elementos pioneros de carácter xérico como Apiaceae, Caryophyllaceae y de halófitos como Chenopodiaceae, asociados al bosque de *Nothofagus* y *Araucaria*, lo que podría estar sugiriendo un gradiente ambiental relacionado con la última fase del óptimo climático del Holoceno Temprano.

Entre 7000 y 3600 años AP., se observa una composición de bosque frío y húmedo, con *Nothofagus* tipo *antarctica /dombeyi*, *Araucaria*, Cupressaceae, Podocarpaceae y trazas de elementos del actual bosque Valdiviano de latitudes medias (*Lomatia* y Lauraceae tipo *Persea*). El registro de *Araucaria*, para este período, representa la información palinológica holocénica más longeva que se tiene para el pehuén, en su área de distribución andina. El registro de ambos tipos polínicos de *Nothofagus* indica que los niveles de humedad, asociados a la duración de los períodos de estrés hídrico de verano, habrían estado dentro del umbral ecológico requerido para el crecimiento de *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus dombeyi* (Veblen *et al.* 1995; Markgraf 1987). La fase de incremento en el gradiente de humedad, observada a partir de los 7000 años AP., y representada por la masiva presencia de taxa acuáticos, indica extensión del espejo de agua de la Laguna de Galletué. Esta situación se corresponde con lo citado por Garleff & Stingl (1984), Stingl & Garlef (1985) y Schäbitz (1989), en relación al aumento de precipitaciones registrado durante este período para el norte de Patagonia, y con los datos de Markgraf (1987), en relación a una fuerte tendencia fría observada en el intervalo 6000 - 4500 años AP., en la zona argentina de distribución norte del bosque deciduo subantártico. Entre 4200 y 4100 años AP., se observa en el sedimento la depositación de ceniza volcánica, lo que provoca una perturbación local con disminución de la cobertura vegetal y aparente modificación del espejo de agua de la Laguna. Posteriormente, y de acuerdo a la información polínica, el ecosistema se restablece bajo condiciones ambientales siempre frías y húmedas; a partir de 4000 años AP., se sugiere un ambiente francamente lacustre, con presencia de bosque aledaño.

Entre los 3600 y 500 años AP., se suceden alternadas situaciones de depositación de material volcánico en el ecosistema, lo que facilita la respuesta vegetacional de las especies del estrato matorral/arbóreo, típicas de disturbio: *Nothofagus* tipo *antarctica /dombeyi*, estrategia oportunista debido al tipo de dispersión de sus semillas (Ugarte 1993); *Araucaria*, considerada una gran estrategia del equilibrio entre episodios volcánicos (Veblen 1982), y *Ephedra*, que al parecer ve favorecidas sus posibilidades de colonización en ambientes perturbados por la escoria volcánica (Heusser *et al.* 1988). El gradiente ambiental frío decrece marcadamente en sus niveles de humedad. No se registran indicadores polínicos lacustres y el ecosistema de laguna da paso a un ambiente de tipo palustre, siempre con

presencia de bosque. Entre 2400 y 2500 años AP., se registra acción volcánica, tras la cual, elementos de carácter xérico comienzan a ser más dominantes. Las Poaceae experimentan un fuerte incremento a partir de esta fecha, junto a Apiaceae y Berberidaceae; la concentración de polen arbóreo comienza a disminuir; este cambio en la estructura vegetacional se corresponde, para igual período, con los resultados del perfil "Miraflores 1" en Alto Biobío (Rondanelli 1992). Hacia el techo de la fase M-II.3 del perfil, entre 1000 y 500 años AP., decrece marcadamente la concentración del polen arbóreo y se incrementan las coberturas del matorral (*Berberis*), del estrato herbáceo (Poaceae y Asteraceae) y de humedales; el gradiente ambiental, siempre frío, evidencia un relativo aumento en las condiciones de humedad aunque menos drásticas que para la fase 7000-3600 años AP. La información palinológica sugiere un ecosistema con mayor participación del estrato de hierbas y matorrales, y una apertura del dosel arbóreo; esto concuerda con lo referido por Schäbitz (1989), para la región de Cerro Domuyo, al norte de Neuquén, quien señala que a partir de 1000 años AP., comienzan paulatinamente a establecerse las actuales condiciones climáticas del ecosistema que favorecen la presencia de los pastizales andinos.

En los últimos 500 años AP., el ecosistema de la subcuenca de Alto Biobío experimenta el cambio más drástico hacia un ecosistema de estepa fría con dominio de Asteraceae, Apiaceae y Poaceae, y con presencia restringida del elemento arbóreo. La condición ambiental, de tendencia más bien seca, visualizada a través de los tipos polínicos determinados, se contrasta con un registro pluviométrico medio anual de 1300 mm, lo cual hace pensar primeramente, en una sequedad de tipo edáfica (Rondanelli 1993); sin embargo, el pastoreo y la explotación de los recursos vegetales realizados por el hombre, principalmente en los últimos 300 años, puede ser también causa suficiente para explicar el patrón vegetacional actual de la zona (Markgraf 1987; Heusser *et al.* 1988; Mardones *et al.* 1993). Por otro lado, los estudios realizados sobre la lluvia de polen actual en esta región de Alto Biobío, han señalado a la unidad polínica de *Acaena* y Rhamnaceae como evidencia de intervención antrópica (Páez *et al.* 1997), resultado que se observa en el análisis palinológico de los últimos centímetros del presente perfil. Ello es congruente con las referencias históricas (Villalobos 1989), que indican que toda la región de Alto Biobío,

desde el sector de la Laguna del Laja hasta la zona de la Laguna de Icalma, ha sido en los últimos tres siglos, escenario activo de ocupación humana, uso de la tierra y transhumancia.

Análisis palinológico del perfil “Galletué”

(corresponde al trabajo: *Historia vegetacional del bosque andino de Araucaria araucana (Molina) K. Koch, en la cuenca del Alto Valle del río Biobío, Provincia de Lonquimay, Chile centro-sur, durante el Holoceno. II: Análisis palinológico del perfil Galletué.* Enviado a Revista Chilena de Historia Natural, 2001b)

El análisis palinológico del perfil “Galletué” permite diferenciar cinco zonas en el diagrama de polen (Fig. 3). Estas zonas polínicas se describen a continuación, de base a techo:

Zona GI: Entre 650 cm y 580 cm, y con edades aproximadas entre 8500 y 7900 años AP. El contenido polínico sugiere condiciones iniciales frías y relativamente húmedas que facilitan el establecimiento del bosque de *Nothofagus*, caracterizado por polen de *Nothofagus* tipo *antarctica/dombeyi* (45%), escasa representación de polen de *Araucaria* (<5%) y de Cupressaceae (<5%), asociado con una estrata herbácea menguada, caracterizada principalmente por polen de Poaceae (20%), Asteraceae (10%), polen tipo *Urtica* (10%) y polen tipo Amaryllidaceae (20%). Hacia el techo de la zona el ambiente se torna marcadamente húmedo, con mayor participación del componente herbáceo y de plantas acuáticas, y en donde disminuye el porcentaje polínico de *Nothofagus* tipo *antarctica/dombeyi* (20%). Aparece polen de *Nothofagus* tipo *obliqua* (5%) y de *Araucaria* (5%); en el matorral arbustivo incrementa *Ephedra* (10%), y en el componente herbáceo predominan las Poaceae (40%). Se registra polen de Ciperaceae (15%) y un incremento de los taxa acuáticos, principalmente de esporas de *Isoetes* y granos de *Myriophyllum*, que hacia el techo de la zona indican la presencia de un ambiente lacustre. El sedimento es arenoso, con presencia de partículas de carbón (menos de 5000) y sin evidencia de material volcánico.



Figura 3. Diagrama de polen del perfil Galletué, valle de Alto Biobío.

Zona GII: Entre 580 cm y 265 cm, y con edades entre 7900 y 5800 años AP. Al comienzo de la zona y hasta aproximadamente 7000 años AP., se observa un incremento de *Araucaria* que alcanza un 20%, *Nothofagus* tipo *antarctica/dombeyi*, que representa un 40%, y se registra polen de *Prumnopitys andina* (5%); *Berberis* y *Ephedra* registran valores del 10% en el estrato del matorral, y en el componente herbáceo disminuyen Poaceae (5%), Asteraceae (<5%) y Amaryllidaceae (5%). Decece el porcentaje de Cyperaceae. Los porcentajes de los indicadores acuáticos disminuyen drásticamente en relación a la zona anterior, manteniéndose en un rango promedio del 5%. Esto indica que las condiciones de frío y humedad dieron paso a condiciones de mayor sequedad con un gradiente térmico siempre frío. A partir de 7000 años AP., se evidencia un nuevo cambio ambiental hacia condiciones de mayor humedad. Aumentan los porcentajes de taxa acuáticos tipo *Lemna* (20%), *Isoetes* (10%), y se mantiene *Myriophyllum* con registros porcentuales del 5%. Incrementa el polen de Cyperaceae hasta un 15% y aumentan las Poaceae (40%). Se mantiene el registro de *Berberis* y *Ephedra* (10%). El bosque alcanza su mejor representación en el perfil, con 30% de *Araucaria*, 65% de *Nothofagus* tipo *antarctica/dombeyi*, y con trazas de *Nothofagus* tipo *obliqua*, *Prumnopitys andina* y *Austrocedrus chilensis* (<5%). Las condiciones ambientales sugieren un ambiente más templado que las zonas precedentes, lo que favorecería el desarrollo de una comunidad boscosa asociada a ambientes palustres. El sedimento es mayoritariamente una mezcla de arenas y turba, asociada a finos estratos de limo, lo que indica un buen desarrollo de suelo y óptimas condiciones de sitio para el desarrollo de la masa boscosa. Hacia el techo de la zona, el sedimento registra la presencia de ceniza volcánica. El registro de partículas de carbón en el sedimento es menor a 10000.

Zona GIII: Entre 265 cm y 230 cm, y entre 5800 y 5000 años AP. El sedimento de esta zona se caracteriza por abundante material volcánico; hacia la base, este material se entremezcla con turba y hacia el techo forma un estrato puro de ceniza volcánica, con una potencia de aproximadamente 40 cm. Esto indica la presencia de un evento catastrófico de perturbación del tipo volcánica, que se ve reflejado en la disminución de los porcentajes polínicos de la mayoría de los taxa arbóreos y de matorral; *Araucaria* decece del 10% a

menos del 1%, *Nothofagus* tipo *antarctica/dombeyi* decrece del 40% a un 15%, *Nothofagus* tipo *obliqua* registra menos del 1%, *Austrocedrus chilensis* menos del 5% y *Prumnopitys andina* registra aproximadamente un 1%. *Berberis* registra 10% y en el componente herbáceo, las Cyperaceae incrementan a 25%, las Poaceae alcanzan, en el desarrollo de la zona, hasta un 60%, disminuyendo en el área de ecotono polínico con la zona sobreyacente, a 40%. El componente de elementos acuáticos se mantiene, en promedio, alrededor del 20%. La disminución del bosque y el incremento de las hierbas, asociados a la litología, indican que tras la acción volcánica, se produce el repoblamiento de habitat, siendo las hierbas las especies más oportunistas. El ambiente de esta zona se sugiere frío y húmedo.

Zona GIV: Entre 220 cm y 10 cm y entre 5500 y 500 años AP. Esta amplia zona polínica se caracteriza, en una primera fase, por la restauración del ecosistema boscoso, dominado por *Nothofagus* y la disminución de los elementos acuáticos. De base a techo y hasta 2500 años AP., *Nothofagus* tipo *antarctica/dombeyi* alcanza en el registro, valores de hasta 70%; el resto de los elementos del bosque, *Araucaria*, *Austrocedrus*, *Prumnopitys* y *Nothofagus* tipo *obliqua*, no superan el 5%. El matorral está representado por *Berberis* (10%) y *Ephedra* (5%). El componente herbáceo registra menos del 5% de Monocotyledoneae y de Urticaceae y entre 40 y 50% de Poaceae, quienes dominan el estrato bajo de la vegetación. Los taxa acuáticos decrecen en diversidad, registrándose sólo la presencia de *Myriophyllum*, con menos del 5%. Las Cyperaceae alcanzan el 25% de representatividad en esta zona del registro. El sedimento es fundamentalmente una mezcla de turba con ceniza volcánica. En una segunda etapa, a partir de 2500 años AP., y hasta el techo de la zona polínica, se evidencia un nuevo cambio litológico y de vegetación. Producto de una nueva perturbación, de tipo volcánica, el sedimento evidencia gran cantidad de cenizas, formando un estrato puro de 20 cm de potencia el cual hacia el techo de la zona forma un sustrato pumicítico mezclado con limo y turba. De base a techo, *Nothofagus* tipo *antarctica/dombeyi* decrece de 70 a 10%, *Araucaria* fluctúa entre un 5 y un 10%, Cupressaceae y Podocarpaceae registran menos del 5% y *Nothofagus* tipo *obliqua* desaparece del registro. En el componente no arbóreo las monocotiledóneas y Apiaceae alcanzan un 5%, *Valeriana* y Asteraceae menos del 5%, Urticaceae, menos del 10%; se registran trazas de *Acaena* y *Rumex* con menos del 5%, Cyperaceae registra menos del 5%

y las Poaceae incrementan su representatividad en el diagrama desde un 25% hasta un 60% dominando el espectro polínico de la zona. No se registra polen de taxa acuáticos. Después de 1500 años AP., pareciera que el ecosistema comienza a caracterizarse como de tipo estepa, con presencia masiva del elemento herbáceo, principalmente Poaceae y la abertura del componente boscoso. El ambiente se sugiere frío y menos húmedo que en la zona precedente del perfil.

Zona GV: Entre 10 cm y 0 cm, y entre 500 años AP., y el Actual. Un sedimento turboso, entremezclado con abundante ceniza volcánica, caracteriza esta zona, en donde se observa marcadamente la disminución del elemento arbóreo; *Nothofagus* tipo *antarctica/dombeyi*, con un registro del 15% y *Araucaria*, con menos del 5%, constituyen la representación del bosque. El matorral está representado sólo por *Berberis* (<5%) y el componente herbáceo se encuentra representado por Poaceae (15%) y por la presencia de indicadores antropogénicos, tales como polen tipo *Acaena* (5%) y *Rumex* (5%); Cyperaceae registra menos del 5% y no se registran indicadores acuáticos. El registro de carbón en esta zona es significativamente alto en relación a las zonas precedentes, con 40000 partículas contadas. El ecosistema es de tipo pastizal, con presencia reducida del elemento arbóreo, aunque éste se manifiesta ecotonalmente o como elemento de carácter extra local. Probablemente haya existido uso del fuego. El ambiente se sugiere frío y más seco que el resto de las zonas del perfil.

Discusión de los resultados

De acuerdo a la información entregada por el perfil “Galletué”, la historia del bosque andino de *Araucaria* y *Nothofagus* en la cuenca del Alto Valle del río Biobío, abarca más de 8000 años ¹⁴C, extendiéndose a través del Holoceno Temprano, Medio y Tardío.

Antes de 7900 años AP., el ecosistema se caracteriza por una transición del elemento vegetacional desde condiciones frías y relativamente húmedas, con desarrollo de pastos y bosque del tipo *Nothofagus dombeyi*, a condiciones marcadamente húmedas, con presencia de laguna y la abertura del bosque de *Nothofagus*, con presencia de *Araucaria*.

Climáticamente, esta fase podría corresponderse con la fase del óptimo climático del Holoceno Temprano.

Entre 7900 y 5800 años AP., se suceden distintos gradientes de humedad que originan, como resultado del decrecimiento de ésta, la disminución del espejo de agua de la laguna de Galletué al final del Holoceno temprano, lo que desarrolla un bosque de condiciones más méxicas, en donde el gradiente de humedad corresponde a las demandas de estrés hídrico estival de *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus dombeyi*, permitiendo la coexistencia del bosque de *Araucaria* y de *Nothofagus* del tipo *antarctica/dombeyi* y *obliqua*. A partir de 7000 años AP., y hasta aproximadamente 6600 años AP., el bosque de *Araucaria* y *Nothofagus* del tipo *antarctica/dombeyi*, alcanza en promedio una representación polínica porcentual del 50% y al menos una vez, llega al 70% siendo éste su máxima expresión en el perfil polínico; esto sugiere que el gradiente térmico e hídrico del período favorece el desarrollo de un bosque muy semejante al que actualmente se observa en las exposiciones más húmedas del sector de Alto Biobío, y en el sector occidental de la cordillera de las Raíces (ver Anexo 1, grupo polínico A).

Las condiciones ambientales de este período, se corresponden con el aumento de precipitaciones citado para la región norte de Patagonia (Schäbitz 1989), con un período de fuerte tendencia fría, iniciado a comienzos de 6000 años A. P., en la zona argentina de distribución norte del bosque deciduo subantártico (Markgraf 1987), y con la primera fase del registro polínico de la zona M2-I, del perfil “Miraflores 2” (Rondanelli 2000), el cual indica que entre 7500 y 6500 años AP., se desarrolla ampliamente el bosque de *Nothofagus* y *Araucaria*, con porcentajes del 70% y 10% respectivamente, muy semejante a lo registrado en este perfil para igual período. De igual manera, para ambos registros polínicos se registra la presencia de un ambiente lacustre durante este tiempo.

En “Galletué” la presencia de este cuerpo de agua comienza a evidenciarse durante este período en tanto que “Miraflores 2” alcanza recién su máxima expresión lacustre hacia el 4000 AP. En relación a la flora presente en estos cuerpos límnicos “Miraflores 2” evidencia un porcentaje más alto de taxa acuáticos (> 400%) que lo registrado por “Galletué” (ca.

200%); sin embargo, a este respecto es importante considerar el rol que cumple la tasa de sedimentación en ambos ecosistemas: “Miraflores 2” abarca por cada centímetro de sedimento depositado ca. de 31,5 años en tanto que “Galletué” por cada centímetro depositado abarca 5,8 años. Una tasa de sedimentación más lenta favorece el desarrollo de las comunidades acuáticas. La duración en el tiempo de los cuerpos de agua en el ecosistema de Alto Biobío, más que obedecer a una situación climática, respondería a la variación de las condiciones hidrológicas locales del ecosistema. A partir de 6600 años AP., decrecen los porcentajes de la mayoría de los taxa acuáticos.

Entre 5800 y 5000 años AP., se registra evidencia de acción volcánica, tras lo cual el bosque se diversifica y abre, desarrollándose un importante dominio del estrato herbáceo y en donde las Poaceae alcanzan una gran representatividad en el ecosistema, producto de su mayor competitividad frente a eventos de perturbación (Ugarte 1993, Veblen *et al.* 1995).

A partir de 5000 años AP., disminuye drásticamente el componente acuático y el ecosistema se caracteriza por una diversidad de taxa, asociados mayoritariamente a condiciones de menor humedad que los períodos precedentes; en el estrato herbáceo decrecen las Poaceae y el estrato boscoso está dominado por *Nothofagus* tipo *dombeyi*, con menor participación de *Araucaria*, *Austrocedrus* y *Prumnopitys*, probablemente debido a que estas coníferas resienten un marcado gradiente térmico de frío (Villagrán *et al.* 1995), asociado con disminución de las precipitaciones (Rodríguez & Quezada 1995). A 2500 años AP., se registra evidencia de acción volcánica en el sedimento y con ello un cambio en la composición y diversidad de la comunidad vegetal. Las Poaceae dominan definitivamente el estrato herbáceo, decrece el componente boscoso, y los taxa acuáticos desaparecen del registro. La acción volcánica ocurrida a 2500 años AP., es también registrada, para igual período radiocarbónico, en el perfil “Miraflores 1” (Rondanelli 1993) y “Miraflores 2” (Rondanelli 2000). Estos tres registros polínicos evidencian un marcado cambio en la configuración vegetal y litológica del ecosistema, a partir de esta perturbación; el sedimento comienza a ser típicamente de ceniza volcánica, mezclado con estratos de turba y/o limo en diferentes proporciones, y la vegetación boscosa da paso al desarrollo de la vegetación de estepa andina.

Aproximadamente entre 1500 y 1000 años AP., comienza el establecimiento de la estepa, con un registro masivo de Poaceae, con abundancias superiores al 60% y bosque de tipo abierto, de *Nothofagus* y *Araucaria*. Estos resultados son correlacionables con los registros de la región argentina de Cerro Domuyo, en Neuquén (Schäbitz 1989).

A partir de 500 años AP., y hasta el Actual, el registro palinológico indica un ecosistema frío, de tendencia seca, con dominio de la estepa en desmedro de la vegetación arbórea; los indicadores polínicos muestran un estrato herbáceo pobremente representado, con porcentajes bajos de abundancia, y un componente boscoso disminuido, probablemente de carácter ecotonal con la estepa, o bien de tipo alóctono. El incremento del número de partículas de carbón, en esta zona del perfil, hace pensar en el uso del fuego en el ecosistema, hecho ampliamente recurrente en los últimos 300 años de historia para la región (Heusser *et al.* 1988, Villalobos 1989, Veblen *et al.* 1995, Lara *et al.* 1995, Donoso & Lara 1995).

Análisis palinológico del perfil “San Pedro”

(corresponde a la publicación: *Análisis palinológico del perfil “San Pedro”, valle de Lonquimay, Andes de Chile centro-sur, durante el Holoceno tardío.* Revista Paleontológica Argentina, *Ameghiniana*, en prensa, 2001a).

El “cluster” análisis del perfil “San Pedro” permite diferenciar dos zonas y dos subzonas en el diagrama de polen (Fig. 4).

ZONA SP I : Entre 120 cm y 50 cm, y entre 2500 y 1000 años AP. El contenido polínico sugiere un ecosistema dominado por el componente herbáceo, el cual incluye taxa acuáticos y presenta una diversidad específica con una gran proporción de polen de Poaceae de < 40 μ que alcanza un 60%, decreciendo hacia el techo de la misma, a valores de 30%; este decrecimiento es inverso al registrado para el mismo tipo polínico, pero de mayores



Figura 4. Diagrama de polen del perfil San Pedro, valle de Lonquimay.

dimensiones ($> 40 \mu$), que incrementa sus porcentajes desde un 5% en la base, a un 20% en el techo de la zona. Esta tendencia también se ve reflejada en el comportamiento de *Plantago*, que no se registra en la base de la zona, pero que alcanza en el techo de la misma, valores aproximados al 5%. El componente acuático está representado por el tipo *Lemna*, que incrementa sus porcentajes desde $<$ del 5% a un 80%. *Isoetes* también se registra para la zona, con valores entre 5 y 10%. Otros indicadores de polen herbáceo son Asteraceae (entre 5 y 10%), Apiaceae ($<$ 5%) y Cyperaceae (10%).

El componente matorral-arbustivo está representado por *Berberis* y *Ephedra*, con porcentajes que no superan el 5%. El componente arbóreo está representado por *Nothofagus* tipo *antarctica / dombeyi* que fluctúa entre un 30% en la base de la zona, y un 20%, hacia el techo de la misma. Se registra polen de *Prumnopitys andina* en la base del registro, con un porcentaje menor al 5%. No hay registro de polen de *Araucaria*. El sedimento corresponde mayoritariamente a turba con ceniza volcánica; hacia el techo de la zona se observa un estrato pumicítico con una potencia de aproximadamente 10 cm, limitado por capas de limo. No se registran partículas de carbón en el sedimento. La zona sugiere un ecosistema de pastizal altoandino frío, semi-húmedo, con presencia de vegas y de un componente boscoso escaso, constituido por *Nothofagus*.

ZONA SP II : En relación al contenido polínico y al análisis de cluster CONISS, esta zona se ha dividido en dos subzonas:

SUBZONA SP II-1 : Entre 50 cm y 8 cm, y entre 1000 y 200 años AP. Se caracteriza por el aumento de la diversidad específica en el componente arbóreo, aunque los porcentajes de los taxa son bajos. *Nothofagus* tipo *antarctica / dombeyi* incrementa sus valores de 20 a 40%; aparece en el registro polen de *Araucaria*, que incrementa sus valores desde 5 a 10%. Hacia el techo de la subzona aparecen Cupressaceae (5%) y Lauraceae ($<$ 5%). El matorral arbustivo continúa representado por polen de *Berberis* y *Ephedra*, alcanzando un porcentaje aproximado a 10%. El componente herbáceo registra polen de Apiaceae (10%), Asteraceae tipo Liguliflorae (20%) y tipo Tubuliflorae (10%). El porcentaje polínico de Cyperaceae alcanza en el techo de la subzona un 20%. Poaceae ($<$ 40 μ) fluctúa entre un 5 y un 35%,

en tanto que las Poaceae > 40 μ disminuyen desde 20 a 10%. *Plantago* y *Rumex* presentan porcentajes del orden del 5%. Los taxa indicadores de ambiente acuático decrecen drásticamente en relación a la zona anterior; *Lemna* con porcentajes menores al 5% e *Isoetes* con porcentajes del 1%. El sedimento en esta fase presenta un estrato con ceniza volcánica de una potencia aproximada de 15 cm, limitado inferiormente por una capa de limo y subyacente a capas de turba. Hacia la parte superior de la subzona, los sedimentos son una mezcla de ceniza volcánica y turba. Se registran partículas de carbón en el sedimento. La información palinológica de la subzona sugiere un ambiente de pastizal altoandino, menos húmedo y menos frío que la zona anterior y con presencia de elementos del bosque de *Nothofagus* y *Araucaria*.

SUBZONA SP II-2 : Entre 8cm y 0 cm, y entre 200 años AP., y la época actual. Se caracteriza por la disminución del elemento boscoso; *Nothofagus* tipo *antarctica* / *dombeyi* se mantiene con porcentajes bajos, cercanos al 15%, y *Araucaria araucana* decrece a menos del 5%. En el componente de matorral, *Berberis* y *Ephedra* decrecen a menos del 5%. El componente acuático de tipo palustre domina esta subzona, registrándose un aumento de Cyperaceae, que alcanza el 50%. Se registra polen de Asteraceae (10%) y de Poaceae; sin embargo, estas últimas alcanzan en esta subzona, los porcentajes más bajos en el perfil (< 5%). Del mismo orden de magnitud son los porcentajes registrados para *Rumex*, *Plantago* y *Acaena*. El registro de *Lemna* alcanza valores menores al 5%. El sedimento está constituido por turba y ceniza volcánica. Se registra un bajo porcentaje de partículas de carbón. Se sugiere un ambiente de estepa, frío y semi-seco, con presencia de vegas de altura y menor importancia del componente arbóreo.

Discusión de los resultados

Los resultados del análisis palinológico del perfil “San Pedro”, informan de la historia vegetacional del ecosistema andino del valle de Lonquimay, durante el Holoceno tardío. Los 2500 años ^{14}C de historia, muestran que en este sector andino de Chile centro-sur, en la región oriental del cordón montañoso que une al volcán Lonquimay con el valle del mismo nombre, al oeste de la subcuenca de Alto BíoBío, se ha desarrollado una vegetación

típicamente herbácea que forma parte tanto de la estepa andina, como de la formación de vegas de altura, y en donde el desarrollo de una masa boscosa se encuentra ausente.

Entre 2500 y 1000 años AP., se desarrolló una comunidad caracterizada por un predominio de Poaceae, un incremento paulatino de los taxa acuáticos y un componente arbóreo reducido y representado sólo por *Nothofagus*. Esta situación se corresponde, para igual período, con los resultados de los perfiles “Miraflores 1” (Rondanelli 1993) y “Miraflores 2” (Rondanelli 2000), realizados en Alto Biobío (figura 1), en donde se registra, luego de una erupción, un incremento de los taxa xéricos y una disminución en los porcentajes de polen arbóreo. Esta erupción volcánica habría tenido lugar entre 2600 y 2500 años AP. y habría modificado la composición específica de las comunidades del ecosistema. La presencia de Poaceae, *Ephedra* y *Nothofagus*, sería el resultado de la competencia por habitats disponibles tras esta perturbación catastrófica (Rondanelli 2000).

La presencia de taxa acuáticos, que alcanza su máxima expresión hacia los 1000 años AP., estaría reflejando una tendencia hacia un ambiente de características más moderadas, probablemente con mayor humedad y temperaturas menos frías. Esta mediterraneidad del ecosistema se ve apoyada además, por la presencia de polen de *Prumnopitys andina*, indicador de condiciones estivales secas (Heusser 1991) y que asociado con polen de *Nothofagus*, constituyen en otros registros holocénicos andinos, bosques abiertos con sotobosque de Poaceae y Asteraceae (Heusser 1984). Esta tendencia favorecería la llegada de taxa arbóreos al sector entre 1000 y 200 años AP., y daría paso paulatinamente al establecimiento de la vegetación de estepa andina bajo condiciones climáticas más cercanas a las actuales (Schäbitz 1989; Markgraf 1991). La aparición de polen de *Araucaria araucana* indicaría que las condiciones ambientales fueron algo más templadas y con una estacionalidad que incluye un verano seco; en estas condiciones ambientales, *Araucaria* ve favorecidos sus procesos de dispersión (Montaldo 1974; Donoso 1993).

En este período, el componente herbáceo se diversifica e incluye taxa indicadores de antropización, como *Plantago* y *Rumex*, que junto a Asteraceae y Poaceae estarían sugiriendo la presencia del hombre en el ecosistema. Esta situación se ve apoyada por la

presencia de dos clases de tamaño en los granos de polen de Poaceae, que separan a los pastos comunes de aquellos asociados a la transhumancia (Beug 1963); en el registro del perfil “San Pedro”, ambos tipos polínicos, son inversamente proporcionales, dominado aquellos asociados a la actividad humana en los períodos en donde, de acuerdo a la vegetación determinada, las condiciones del ambiente son menos drásticas. En este período y apoyando la hipótesis anterior, se registran partículas de carbón en el sedimento, que si bien se presentan en bajos porcentajes, podrían sugerir el uso de fuego.

Hacia 200 años AP., se suman al registro polínico, taxa que señalan nuevas características en el ecosistema. Aparece polen de Cupressaceae (*Austrocedrus chilensis*) que indica un ambiente de tendencia más bien xérico y frío. La presencia de taxa acuáticos y/o palustres, indican una alternancia entre períodos húmedos y secos, relacionados localmente con la formación de lagunas episódicas y su posterior evaporación (Schäbitz 1999); la presencia de polen de *Austrocedrus chilensis* en el ecosistema es interpretada como la llegada alóctona del taxón, proveniente de los bosques mixtos de *A. chilensis* y bosque de *Nothofagus* del sector este de Los Andes que forman unidades ecotonales con la estepa patagónica (Markgraf 1991).

A partir de 200 años AP y hasta la actualidad, el registro polínico del perfil “San Pedro” indica la presencia de un estrato herbáceo, de tipo palustre, en donde dominan las Cyperaceae, acompañadas de los taxa asociados a actividad humana anteriormente señalados y en donde se agrega polen de *Acaena*; las Poaceae siguen presentes en el ecosistema, con ambas clases de granos. Estos resultados pueden ser correlacionados con los estudios de lluvia polínica actual, realizados en esta región (Páez *et al.* 1997), que han determinado unidades polínicas representativas de la vegetación y clima actual, cuyas composiciones específicas guardan estrecha relación con los taxa determinados en esta zona del perfil. De igual manera, estos taxa se relacionan con los patrones de organización de la vegetación actual determinados para la región de Alto Biobío (Ugarte 1993), que incluyen el tipo fisionómico-estructural de pastizal de altura, con comunidades de *Festuca-Acaena-Baccharis-Rumex* como la unidad vegetacional principal que caracteriza los sectores más abiertos y expuestos, y que sustenta la actividad de pastoreo del sector. Los

indicadores de taxa arbóreas están pobremente representados; probablemente este decrecimiento se deba a que durante este período se produce el impacto más destructivo del ecosistema boscoso por parte del colono europeo (Heusser *et al.* 1988, Villalobos 1989, Markgraf 1991, Mardones *et al.* 1993, Rondanelli 1993, 2000). La hipótesis anterior parece estar avalada por la mayor concentración de partículas de carbón en el perfil.

DISCUSION GENERAL DE LOS RESULTADOS

A 8500 años AP., la vegetación de Alto Biobío estaba constituida por un bosque de tipo abierto, con *Nothofagus* y *Araucaria*. La proporción de estas taxa reflejada en los diagramas polínicos de “Miraflores 2” y “Galletué” nos indica valores de entre 55 y 60%, en el caso de *Nothofagus* y de entre 15 a 20%, en el caso de *Araucaria*. Si comparamos estos valores con los datos de lluvia polínica actual, registrados para la misma área (Rondanelli, inédito; ver Anexo 1), observamos que los valores de registro polínico son muy aproximados a lo que actualmente ocurre en los bosques abiertos de *Nothofagus* y *Araucaria* en la región de Alto Biobío, entre las lagunas de Galletué e Icalma. Heusser *et al.* (1988) también señalan que porcentajes del 60% de *Nothofagus*, implicaría la presencia de un bosque de este taxón en el ecosistema. Esta conformación boscosa estaría favorecida probablemente por condiciones ambientales no tan frías y de carácter más bien xérico. Estos datos se correlacionan también con los registros de Markgraf (1987), para Vaca Lauquén, en donde el bosque de *Nothofagus* se habría visto favorecido por temperaturas más cálidas que lo registrado en 10000 años AP., lo que habría implicado un aumento del límite altitudinal arbóreo para la región norte de Neuquén, en Argentina. Entre 7900 y 7500 años AP., Galletué manifiesta la presencia de taxa acuáticos que indicarían que habría existido un aumento de las precipitaciones, probablemente ocasionando una expansión del espejo de agua de la laguna de Galletué. Las temperaturas de tendencia cálida, que se habrían registrado para esa época, ocasionaron una mayor tasa de evaporación y por lo tanto, aumentos episódicos del cuerpo de agua. Esta condición ambiental, favorecedora de la formación de bosques asociados a ambientes lacustres, se proyecta por un tiempo aproximado de 1000 años.

Hacia el 6600 AP., se registra perturbación del tipo volcánica, evidenciada en los perfiles, a través del sedimento, con potencias amplias de ceniza volcánica y tefra y de las partículas de carbón registradas en estos estratos. Posterior a este evento catastrófico, los diagramas polínicos indican la recolonización del habitat, que de acuerdo a los porcentajes registrados de ciertos taxa, corroboran las premisas establecidas por la ecología vegetal para el comportamiento de las especies actuales frente a este tipo de perturbaciones; es así como *Nothofagus*, considerado como gran oportunista frente a habitats disponibles (Veblen *et al.* 1980), recupera rápidamente sus porcentajes de representación polínica; también *Ephedra* ve favorecida su expansión areal con la depositación de material volcánico, lo que le confiere el carácter de pionero frente a otras especies (Heusser *et al.* 1988). *Araucaria*, sin embargo, parece ser más lenta en la competencia por este tipo de habitat, pero no por ello menos eficiente; su comportamiento como estrategia de un equilibrio dinámico entre períodos de estasis y perturbación (Veblen 1982, Heusser *et al.* 1988, Ugarte 1993), le asegura su participación en el componente vegetacional, tal como evidencian los resultados observados en los perfiles estudiados.

A partir de este evento de perturbación, y sobre la base de los taxa polínicos registrados, entre 6600 y 4500 años AP., se observa un aparente enfriamiento del ambiente, asociado con un aumento de las condiciones de humedad. El bosque de *Nothofagus* y *Araucaria* se abre a un componente herbáceo que llega a tener una representación polínica porcentual del 50% de Poaceae; *Nothofagus* decrece, en promedio, a un 35% y *Araucaria* fluctúa entre 5 y 10%. Las temperaturas más frías debilitan las formaciones cerradas de *Nothofagus* (Heusser *et al.* 1988), permitiendo que éstas se abran al componente de sotobosque y herbáceo y permitiendo a su vez, la formación de ambientes palustres debido a la disminución de la tasa de evaporación; producto de esto, los cuerpos de agua lénticos formados o potenciados por las precipitaciones, se mantienen en el tiempo y favorecen la expansión de los pastos y el establecimiento de plantas acuáticas. Este incremento de humedad se correlaciona con lo postulado por Garleff & Stingl (1984) para el norte de Patagonia y por Schäbitz (1989) para el norte de Neuquén, quienes reconocen a través de la

sedimentología glacial y la palinología, respectivamente, un incremento de los niveles de humedad en estas regiones, a partir de los 7000 años AP.

Markgraf (1987), para el intervalo 6000-4500 años, indica que habría existido un incremento en las temperaturas frías, pero éstas habrían estado asociadas a un ambiente de sequedad. Su criterio se basa en las diferencias proporcionales registradas a nivel de las especies del género *Nothofagus*, las cuales alcanzan su límite distribucional norte, sólo en los últimos 4500 años, y representadas principalmente por *N. pumilio*. En los estudios de Markgraf (1983, 1987), no existe una acabada discusión sobre el incremento experimentado por las Poaceae durante este tiempo y la discusión fundamental se basa en la composición específica diferencial que presentan los stands de *Nothofagus*; sin embargo y de acuerdo al criterio general de varios autores, hoy en día se acepta la imposibilidad de la diferenciación específica de los *Nothofagus* a nivel palinológico, pudiendo separarse sólo dos grupos: el tipo *antarctica/dombeyi* y el tipo *obliqua*, criterio éste, utilizado en el presente estudio.

De acuerdo a esto, los diagramas de Alto Biobío muestran la presencia de ambos parataxa durante este período, asociados a *Araucaria* y en proporciones tales que comparados con los datos de lluvia polínica actual, indican una transición entre bosque abierto de *Nothofagus* con *Araucaria* y la estepa (extremo superior grupo A, más grupo C, en diagrama de lluvia polínica actual. Ver Anexo 1).

En relación a los porcentajes de Poaceae registrados para este período, los datos de lluvia polínica actual de Páez *et al.* (1997), para el valle de Alto Biobío, indican que proporciones entre 40 y 60% de Poaceae se registran en las unidades vegetacionales Alto Andina y Estepa de escoria volcánica (subgrupo B2), y en matrorrales de Acaena y Rhamnaceae (subgrupo B3), ecosistemas que reciben, hoy en día, un promedio anual de 1300 mm de agua (Mardones *et al.* 1993). En trabajos posteriores, Markgraf *et al.* (1992) indican que el período comprendido entre 6000 a 4000 años AP., en latitudes medias del sur de Sudamérica, habría sido seco pero con presencia de monzones de verano, los cuales aportarían los gradientes de humedad necesarios para restringir los períodos de estrés de verano y permitir la existencia de, por ejemplo, los bosques de *Nothofagus dombeyi* y

Nothofagus obliqua. Si bien la señal paleoambiental es poco clara en relación a los gradientes de humedad para el período en cuestión, se concuerda hasta el momento en que la sequedad aparente estuvo alternada con períodos más húmedos, restringiéndose la sequedad absoluta para ecosistemas al norte de los 35°S y las precipitaciones torrenciales a la altura de la latitud 50°S.

Entre 4500 y 4100 años AP., los diagramas de Alto Biobío indican a nivel sedimentológico una nueva etapa de actividad volcánica. Los sedimentos, de tipo turba, presentan en este período una gran cantidad de ceniza volcánica, aunque no llegan a constituir una tefra densa. Se registra igualmente, la presencia de partículas de carbón que estarían asociadas a la actividad de fuego, derivada de la acción volcánica. Posterior a esta etapa, los diagramas indican una tendencia hacia la conformación de un ecosistema boscoso dominado principalmente por *Nothofagus* y de un estrato herbáceo con dominio de Poaceae. Esta situación, de acuerdo a lo discutido anteriormente, se homologa bien con el tipo de respuesta ecológica de ciertas especies vegetales, de carácter agresivo y pionero, como los *Nothofagus* y las Poaceae, frente a perturbaciones del tipo catastróficas (Veblen et al. 1995). Si bien *Nothofagus* alcanza porcentajes del 70% y las Poaceae llegan al 50%, *Araucaria araucana* no supera nunca el 10%; esto podría implicar la ausencia del taxón y que su registro fuera la consecuencia de un aporte extra local al elenco polínico; o bien, la presencia más menguada de la especie dentro de la composición boscosa, vale decir, menor número de individuos de *Araucaria* por unidad de superficie. Si comparamos estos resultados con los datos de lluvia polínica actual, observamos que la relación más estrecha se presenta con las comunidades que actualmente forman parte del bosque de *Nothofagus dombeyi* y *Araucaria araucana* del sector altoandino con escoria volcánica (subgrupo B2 de Páez et al. (1997) y Grupo D2 de Rondanelli, inédito); es decir, este sería el comportamiento típico de *Araucaria* cuando ésta forma parte de la composición de un bosque dominado por *Nothofagus* del tipo *N. dombeyi*, pero no el comportamiento de la especie cuando ella domina el estrato arbóreo del dosel, en donde los registros polínicos pueden indicar hasta un 45% de representatividad (Heusser et al. 1988, Rondanelli inédito). Esto está relacionado probablemente con la alta densidad del grano de polen de *Araucaria*

(Heusser 1971, Markgraf & D'Antoni 1978) que dificulta su transporte por viento a grandes distancias.

Entre 4000 y 3600 años AP., se registra la máxima concentración de taxa acuáticos para el sistema del valle de Miraflores. Este incremento de la vegetación lacustre va aparejado con la presencia de un bosque de *Nothofagus* (más del 70%), pastizal de Poaceae (50%) y vegetación palustre de Cyperaceae (25-30%), lo cual nos sugiere un ambiente frío y húmedo. En Galletué no se evidencia la formación de un gran cuerpo de agua o extensión del espejo lacustre como hacia el 7900 AP., sin embargo, el registro de taxa acuáticos y los porcentajes de éstos indican un ambiente, al menos, de tipo palustre.

Entre 3600 y 3000 años AP., decrece la cubierta vegetal y disminuye categóricamente el componente porcentual de los taxa acuáticos. El bosque queda representado nuevamente, casi en forma exclusiva, por *Nothofagus* (40%); el resto de los taxa arbóreos registran porcentajes menores al 5% ; el ambiente lacustre, anterior a este período, daría paso a un ambiente palustre disminuído, evidenciado por el decrecimiento de los taxa acuáticos. El componente herbáceo está dominado por Poaceae. Se sugiere un cambio hacia condiciones de mayor sequedad que en los períodos precedentes. Esto se corresponde con lo citado por Heusser et al. (1988) para Río Malleo y Paso del Arco, en Neuquén, quienes señalan que durante el período anterior a 3000 años AP., y a consecuencia de la disminución de las precipitaciones para el milenio 4000 – 3000 años (Heusser & Streeter 1980), se habría favorecido el desarrollado de una estepa de tipo seca, caracterizada por un gran aumento de Apiaceae y *Ephedra*. Markgraf (1987) indica, para este período, la disminución en la tasa de evaporación ambiental, lo que habría acentuado el estrés hídrico de verano, ocasionando el decrecimiento de las poblaciones de *Nothofagus*.

Información palinológica que indica también un período más bien seco hasta 3000 años A. P., se encuentra disponible para otras latitudes dentro de Chile central; Villagrán y Varela (1990) señalan que hasta 3000 años AP., se habría desarrollado una vegetación poco diversa de matorral semiárido en las costas de Quintero y que a partir de este tiempo se habría incrementado el bosque y la vegetación acuática asociados a un aumento en las

condiciones de humedad. D'Antoni (1983) y Markgraf (1983), para la región del Monte, en Argentina, también concuerdan en señalar que la información palinológica para el período anterior a 3000 años A. P., y hasta esta fecha, como límite, indica condiciones de sequedad, para pasar posteriormente a un incremento en los niveles de humedad que favorecería la apertura de la vegetación del Monte a vegetación marcadamente Altoandina.

La transición entre el tercer y segundo milenio, parece haber marcado una ecotonía ambiental bastante extensa en las regiones centrales de Chile y Argentina, entre condiciones de mayor sequedad, previo a 3000 años AP., y condiciones de mayor humedad a partir de esta fecha. En la región de Alto Biobío y valle de Lonquimay, este incremento en los niveles de humedad, reflejado en el registro palinológico, indicaría el inicio del establecimiento de una composición vegetal muy parecida a la actual. Estos resultados coinciden con lo postulado por Villagrán (1993), a partir de la información palinológica, y por Marchant (1997), a partir de la información obtenida de sus estudios de foraminíferos a lo largo de la costa pacífica de Chile central y sur, quienes relacionan este cambio climático con la atenuación en la intensidad y recurrencia de los paleoeventos tipo El Niño, registrados para Sudamérica a partir de 4000 años AP., lo que determina el establecimiento de un patrón climático, relacionado con las precipitaciones, semejante al que opera actualmente.

Entre 3000 y 2500 años AP., los registros polínicos de Alto Biobío, coincidentes con la discusión anterior, respecto de incrementos de humedad registrados posteriormente a 3000 años, indican un aumento en los porcentajes de representación de árboles, matorral y hierbas, asociados todos a un ambiente palustre, caracterizado principalmente por un amplio dominio de Cyperaceae. A 2500 años AP., se registra en todos los perfiles analizados en este estudio, una nueva perturbación catastrófica del tipo volcánica. El sedimento depositado en este período de tiempo, corresponde a grandes cantidades de cenizas, que conforman un estrato pumicítico de una potencia promedio de 20 centímetros; los perfiles indican paralelamente, la presencia de partículas de carbón. En el caso del perfil San Pedro, en el valle de Lonquimay, esta potencia de pumicitas marca el límite entre la zona superior del perfil, fértil al análisis palinológico, y la zona inferior, estéril. Estos

resultados son coincidentes con los resultados del análisis palinológico de los perfiles analizados por Rondanelli (1993, 2000, 2001a, b) en Alto Biobío, en donde se registró también una potencia pumicítica aproximada de 20 centímetros de espesor para el período 2500 años AP.; sin embargo, esta datación fue establecida por correlación de las tasas de sedimentación. Al repetirse en este estudio la presencia de este estrato de ceniza volcánica, se dató este sedimento a través del método de AMS y el resultado indicó un valor de 2610 ± 40 años AP. (ver Tabla 1), con lo cual se corrobora la información previa. Este evento catastrófico pudiera ser también correlacionable con la información aportada por Heusser *et al* (1988) en su perfil de Río Malleo, donde registra una tefra significativa en espesor, datada en 2865 años AP.; sin embargo, no es posible concluir ninguna semejanza hasta que no se tenga un análisis sedimentológico comparativo entre estos sedimentos de origen volcánico. Por el momento, y debido a la magnitud de la sedimentación de este estrato, la cual es registrada contemporáneamente para el valle de Lonquimay, valle de Alto Biobío y Neuquén, en Argentina, se puede señalar que sería posiblemente el evento catastrófico natural más significativo del Holoceno tardío para la región.

Entre 2500 y 1000 años AP., se observa en los perfiles de Alto Biobío y Lonquimay un decrecimiento significativo del componente vegetacional arbóreo, en relación al período precedente. El polen indicador de bosque de *Nothofagus* decrece a un 30% (Galletué registra descensos de hasta 10%), y la presencia de *Araucaria araucana*, registrada sólo en los perfiles de Alto Biobío, no supera el 10%. Si comparamos esta información con la información actual disponible a través de los estudios de lluvia polínica anteriormente señalados, observamos que una conformación porcentual de estas características, sólo se manifiesta en las comunidades ecotonales de estepa altoandina y bosque impactado de *Araucaria* y *Nothofagus pumilio*, de exposición oeste (ver Anexo 1, zonas A y C), lo que nos sugiere que en este período el bosque se habría encontrado relegado a las alturas de los ecosistemas cordilleranos del sector y a pisos vegetacionales altitudinales más bajos, en relación a los que actualmente ocupa, debido a un enfriamiento ambiental y disminución de las precipitaciones. De esta manera, el componente boscoso no habría formado parte de las llanuras de Alto Biobío durante este período. La presencia de estos taxa arbóreos en los perfiles obedecería al aporte alóctono, de tipo regional, que entregan estas masas boscosas.

Refuerza esta idea, la ausencia estricta de polen de *Araucaria* en el perfil San Pedro, prospectado en el bajo valle de Lonquimay. Allí, la presencia del taxón no es registrada sino a partir de 1000 años AP., y siempre con valores muy bajos (<5%), coincidiendo con la idea de un aporte alóctono al sistema. La disminución del componente boscoso se registra también en los perfiles argentinos de Río Malleo y Paso del Arco (Heusser *et al.* 1988), en donde *Nothofagus* alcanza, en promedio, un 25% de representatividad, y *Araucaria* menos del 5%; estos valores sólo pueden indicar aportes extra-regionales del bosque.

Con estos resultados, se puede inferir que las zonas más probables hacia donde el bosque de *Nothofagus* y *Araucaria* se habría retirado, serían las laderas occidentales, de exposición oeste, contrapuestas al valle de Lonquimay, desde donde habría comenzado el proceso de recolonización, en un sentido oeste-este.

Las Poaceae, por su parte, presentan un incremento característico en las etapas inmediatamente posteriores a la perturbación volcánica, como respuesta a la colonización de habitat y si bien sus porcentajes, en relación a este evento catastrófico, decrecen en las fases siguientes, éstos van siempre en aumento a medida que se avanza en el tiempo. Hacia el año 1000 AP., con el bosque disminuido presencialmente en el ecosistema, el porcentaje de cobertura polínica de las Poaceae alcanza un 60%, coincidiendo, para igual período, con los valores para esta familia registrados por Heusser *et al.* (1988), Markgraf (1983, 1987) y Rondanelli (1993, 2000, 2001a, b).

Por su parte, el componente acuático se encuentra disminuido de los registros polínicos de Alto Biobío, con presencia esporádica de taxa, principalmente *Isoetes*, esporas muy relacionadas con la formación de lagunas episódicas; sin embargo, en el registro de San Pedro, estos taxa, en los que se incluye a *Lemna*, dominan fuertemente este periodo, indicando probablemente, la presencia de lluvias de verano que incrementarían los gradientes anuales de humedad para la zona del valle de Lonquimay.

Esta composición vegetal descrita ha servido para postular que aproximadamente a partir del año 1000 AP., se empezaron a dar las condiciones climáticas para el establecimiento definitivo de la estepa andina (Schäbitz 1989), la que habría empezado a manifestarse, como comunidad vegetal característica del ambiente altoandino de latitudes medias, posterior a los 3000 años A. P. (Villagrán & Varela 1990, Markgraf *et al.* 1992, Villagrán *et al.* 1995, Villagrán 2001).

Entre 1000 y 500 años AP., el ecosistema de Alto Biobío se presenta como un bosque abierto de *Nothofagus* y *Araucaria* asociado a estepa andina. Los incrementos polínicos mínimos observados de los taxa arbóreos, así como la presencia de polen de Cupressaceae y Podocarpaceae, indicarían un clima frío con aumento en los niveles de humedad, lo que habría facilitado el ascenso de los pisos altitudinales arbóreos y la presencia de un bosque abierto, tipo parque, en el ecosistema. Esto se ve reforzado por la aparición de polen de *Araucaria* en el registro de San Pedro, en el valle de Lonquimay, con porcentajes muy bajos, que indicarían un origen alóctono del taxón, pero a su vez, implicaría la mayor cercanía de la especie al ecosistema (Rondanelli 2001a). Este cambio hacia condiciones de mayor mediterraneidad, es registrado también por Heusser *et al.* (1988), quien establece a partir de 1400 años AP., la presencia de un bosque de *Nothofagus* del tipo parque, asociado a la estepa andina; hacia el 500 AP., la estepa domina ampliamente el ecosistema. Estos autores indican además que el área de *Araucaria* sería muy reducido. Markgraf (1987) en relación a los datos palinológicos de Vaca Lauquén, señala que a 1000 años AP., el bosque de *Nothofagus* estaba en plena expansión, después de haber permanecido remitido a pisos vegetacionales altitudinales más bajos durante el cuarto y tercer milenio antes del presente.

A partir de 500 años AP., y hasta nuestros días, el ecosistema vegetal de Alto Biobío y Lonquimay habría sufrido el mayor impacto catastrófico, no natural, asociado a la presencia y actividad humana. Este rango de tiempo llevado a años calendario abarca los cinco últimos siglos de historia, y en el caso de Chile, esta actividad antrópica se remonta desde fines del siglo XVI. Entre 500 y 200 años AP. (entre 1500 – 1800 d. c.), los espectros polínicos indican una tendencia hacia el decrecimiento de los taxa arbóreos, principalmente de *Nothofagus* (20 a 30%), *Araucaria* mantiene sus porcentajes bajos de representatividad,

y en el componente no arbóreo se registra un aumento en los porcentajes de Poaceae; existe evidencia de uso de fuego, a través de partículas de carbón presentes en el sedimento; sin embargo, no se detecta depositación de material pumicítico puro. Existe dominio de la estepa por sobre el componente boscoso. A partir de 200 años AP., los diagramas muestran un cambio brusco en los porcentajes de abundancia de los taxa; el componente arbóreo decrece categóricamente casi hasta desaparecer del registro, manteniéndose sólo el tipo polínico *Nothofagus antarctica /dombeyi* (15%) como único representante del bosque. Las Poaceae decrecen a niveles proporcionales de entre 20 y 30%, incrementan dramáticamente los tipos polínicos de Apiaceae y Asteraceae, con porcentajes de hasta 40%, aparecen en el registro indicadores polínicos asociados clásicamente a intervención humana, como *Acaena* y *Rumex*, y los niveles de carbón particulado registrados en este tramo histórico, alcanzan también sus porcentajes más altos. El componente acuático está representado por un alto porcentaje de Cyperaceae.

El ambiente, de acuerdo a la información palinológica observada, parece sugerir en primera instancia un ambiente más bien seco, pero la presencia dominante del componente palustre y la información climática, principalmente respecto de precipitaciones (Prohaska 1976, Di Castri & Hajek 1976, Mardones *et al.* 1993), registrada en la actualidad para los ecosistemas en estudio, nos hacen pensar más bien en una sequedad de tipo edáfica (Rondanelli 1993, 2000), en donde el sedimento, mayoritariamente de turba arenosa, con ceniza volcánica, participa activamente de los procesos de percolación, favoreciendo la velocidad de infiltración del agua precipitada, la que forma napas freáticas altas, que son las que constituyen en definitiva, la reserva hídrica de las comunidades vegetales de estos ecosistemas.

Por otra parte, es imposible no considerar la actividad antrópica que se ha registrado en estos sectores desde mediados del siglo XVII (Villalobos 1989) y que a partir de 1800 se ha transformado no sólo en el establecimiento de comunidades rurales, sino también en un centro de gran actividad forestal relacionada principalmente con la explotación de *Araucaria araucana* y *Nothofagus dombeyi*. Con el advenimiento de la sedentarización del pueblo Pehuenche, tradicionalmente transhumante, la actividad de ganadería y pastoreo se

incrementó significativamente. La construcción de pueblos, caminos y recientemente, el mejoramiento de los accesos a través de los pasos internacionales entre Chile y Argentina, han ocasionado una presión de uso en el ecosistema, que ha sido resentido principalmente por el componente vegetacional. La corta, tala y quema del bosque y pastizales, con fines de despeje de terrenos, son actividades que pueden ser observadas directamente hoy en día. Es posible inferir entonces, que este tipo de actividades puede perfectamente ser la causa del detrimento del componente boscoso en favor de la expansión del componente herbáceo, sin que medie para ello la condición climática (Veblen & Lorenz 1987, Heusser *et al.* 1988, Villalobos 1989, Heusser 1994, Veblen *et al.* 1995, Donoso & Lara 1995).

En resumen, la similitud y la diferencia en la conformación de las comunidades vegetacionales del valle de Lonquimay y del valle de Alto Biobío, hasta 500 años AP., debieran ser relacionadas directamente con los incrementos efectivos de la humedad, registrados a partir del Holoceno medio, en un amplio margen territorial, de carácter regional y que es correlacionable con aquellos postulados por Heusser & Streeter (1980), Heusser (1983, 1998), Garleff & Stingl (1984), Garleff *et al.* (1991), Schäbitz (1989), Villagrán & Varela (1990), y Markgraf *et al.* (1992). La estacionalidad marcada de la región (Heusser 1991, Markgraf 1991), caracteriza los últimos 500 años de historia holocénica tardía y, en conjunto con la participación del elemento antrópico, establece una señal paleoambiental mixta, que da origen a diferentes tipos de comunidades vegetacionales que se presentan simultáneamente en los ecosistemas trasandinos, a esta latitud y altitud.

CONCLUSION

La dinámica de estos bosques, interpretada a la luz del antecedente histórico (palinológico) y del comportamiento ecológico, permite sustentar la proposición de un modelo dinámico de equilibrio inestable, en que participan tanto los procesos autogénicos como alogénicos. Estos procesos, de carácter recurrentes a través de 8500 años, habrían sido muy variables durante el Holoceno tardío de acuerdo al patrón climático dominante y al efecto de perturbación antrópica que le caracteriza y que en última instancia, definen la estructura actual de estos bosques andinos.

UN MODELO PALEOECOLOGICO, BASADO EN EL ANALISIS DE POLEN, PARA LA HISTORIA HOLOCENICA DE LAS COMUNIDADES VEGETACIONALES ANDINAS, ASOCIADAS AL BOSQUE DE *Araucaria araucana*, EN CHILE CENTRO-SUR:

I. Entre 8500 y 8000 años A. P. (Fig. 5)

Bosque abierto de *Nothofagus* y *Araucaria*.

Condición climática propuesta: cálido-seco.

II. Entre 7900 y 7000 años A. P. (Fig. 6)

Bosque de *Nothofagus* y *Araucaria* asociado a ambiente lacustre.

Condición climática propuesta: cálido-húmedo.

III. Entre 7000 y 4500 años A. P. (Fig. 7)

Bosque cerrado de *Nothofagus* y *Araucaria* asociado a ambiente lacustre.

Condición climática propuesta: frío-húmedo.

A 6600 años A. P., se registra acción volcánica.

IV. Entre 4500 y 3600 años A. P. (Fig. 8)

Bosque de *Nothofagus*. Retirada del bosque de *Araucaria*. Incremento del pastizal y formación de pantanos.

Condición climática propuesta: frío-menos húmedo, más seco.

A 4200 años A. P., se registra acción volcánica.

V. Entre 3600 y 3000 años A. P. (Fig. 9)

Bosque abierto de *Nothofagus*. Reducción ambiente palustre. Incremento del pastizal de Poaceae.

Condición climática propuesta: frío-seco.

VI. Entre 3000 y 1000 años A. P. (Fig. 10)

Establecimiento de una vegetación semejante a la actual:

Bosque abierto de *Nothofagus*. Re-ingreso del bosque de *Araucaria*. Formación de lagunas episódicas. Dominio de Poaceae.

Condición climática propuesta: frío-húmedo.

A 2500 años A. P., se registra acción volcánica.

VII. Entre 1000 y 500 años A. P. (Fig. 11)

Establecimiento definitivo de la Estepa andina.

Bosque de *Nothofagus*, tipo parque, con *Araucaria araucana*. Para el valle de Lonquimay, *Araucaria* es un aporte extra-local al sistema.

Condición climática propuesta: frío-húmedo, con marcada mediterraneidad.

VIII. Entre 500 años A. P., y el Actual. (Fig. 12)

Señal paleoambiental mezclada. Operan factores antrópicos (agroforestería y fuego) asociados a la condición climática. Indicadores polínicos de ambiente xérico, asociados a indicadores polínicos de influencia antrópica.

Máxima perturbación del ecosistema.

Condición climática propuesta: frío-húmedo, con sequedad de tipo edáfica.





Figura 5. Modelo paleoecológico. Fase I: entre 8.500 y 8.000 años A. P.

Bosque abierto de *Nothofagus* y *Araucaria*. Clima propuesto: cálido-seco.

: *Nothofagus*

: *Araucaria araucana*.

: probable origen del bosque.



Figura 6. Modelo paleoecológico. Fase II: entre 7900 y 7000 años A. P.

Bosque de *Nothofagus* y *Araucaria* asociado a ambiente lacustre. Clima propuesto: cálido-húmedo.

: *Nothofagus*

: *Araucaria araucana*.

: ambiente lacustre.



Figura 7. Modelo paleoecológico. Fase III: entre 7000 y 4500 años A. P.

Bosque cerrado de *Nothofagus* y *Araucaria* asociado a ambiente lacustre. Clima propuesto: frío-húmedo. A 6600 años A. P., se registra acción volcánica.

: *Nothofagus*

: *Araucaria araucana*

: ambiente lacustre de mayor desarrollo.



Figura 8. Modelo paleoecológico. Fase IV: entre 4500 y 3600 años A. P.

Bosque abierto de *Nothofagus*. Retirada del bosque de *Araucaria*. Incremento del pastizal y formación de pantanos. Clima propuesto: frío-menos húmedo, más seco.

A 4200 años A. P., se registra acción volcánica.

: *Nothofagus*

: *Araucaria araucana*

: formación de pantanos.

: probable dirección de descenso del bosque de *A. araucana*



Figura 9. Modelo paleoecológico. Fase V: entre 3600 y 3000 años A. P.

Bosque abierto de *Nothofagus*. Reducción ambiente palustre. Incremento del pastizal andina (estepa). Clima propuesto: frío-seco.

: *Nothofagus*

: *Araucaria araucana*

: ambiente palustre.

: estepa andina

: probable dirección de descenso del bosque de *A. araucana*



Figura 10. Modelo paleoecológico. Fase VI: entre 3000 y 1000 años A. P.

Establecimiento de una vegetación semejante a la actual:

Bosque abierto de *Nothofagus*. Re-ingreso del bosque de *Araucaria*. Formación de lagunas episódicas. Dominio pastizal de Poaceae. Clima propuesto: frío-húmedo.

A 2500 años A. P., se registra acción volcánica.

: *Nothofagus*

: *Araucaria araucana*

: estepa andina

: ambiente lacustre, con formación de lagunas episódicas.

: probable direccionalidad del re-ingreso de *A. araucana*



Figura 11. Modelo paleoecológico. Fase VII: entre 1000 y 500 años A. P.

Establecimiento de la estepa andina:

Bosque de *Nothofagus*, tipo parque, con *Araucaria araucana* en Alto Bío-Bío.

En el valle de Lonquimay, *Araucaria* es un aporte extra local al sistema.

Clima propuesto: frío-húmedo, con mediterraneidad marcada.

: *Nothofagus*

: *Araucaria araucana*

: estepa andina

: ambiente lacustre / palustre



Figura 12. Modelo paleoecológico. Fase VIII: entre 500 años A. P. y el Actual.

Señal paleoambiental mezclada:

Ambiente xérico asociado a perturbación antrópica.

Clima propuesto: frío-húmedo, con sequedad de tipo edáfica.

: *Nothofagus*

: *Araucaria araucana*

: estepa andina

: lagunas de Galletué e Icalma

: influencia antrópica (agroforestería y uso de fuego).

RESUMEN

A través del análisis palinológico, se interpreta la paleoecología de las comunidades vegetacionales andinas de Chile centro-sur, durante el Holoceno. La historia vegetacional del bosque de *Nothofagus* y *Araucaria araucana* en el ecosistema del Alto valle del río Biobío y valle de Lonquimay, recorre 8500 años de constantes cambios en los regímenes de temperatura y de precipitaciones, de perturbaciones catastróficas cíclicas, del tipo volcánico, e incluye las consecuencias, aparentemente dramáticas, de la acción del hombre en este ecosistema.

El análisis palinológico, complementado con el análisis sedimentológico, las dataciones radiocarbónicas y los estudios de vegetación, que incluyen resultados del comportamiento fitosociológico y de lluvia de polen, permite elaborar un modelo paleoecológico para la historia holocénica de estas comunidades vegetacionales andinas.

La situación de bosque abierto de *Nothofagus* y *Araucaria*, favorecido por una condición climática cálida y seca, da paso al desarrollo de este bosque asociado a ambiente lacustre, producto del aumento de las precipitaciones, entre 8500 y 7000 años antes del Presente (AP).

Entre 7000 y 4500 años AP., el bosque alcanza su máxima expresión como masa arbórea, constituyendo una comunidad cerrada de *Nothofagus* y *Araucaria* que se ve favorecida por las condiciones de humedad, las que a su vez, permiten la amplitud del espejo de agua de las lagunas del sector. A 6600 años AP., se registra acción volcánica en el ecosistema de Alto Biobío.

Entre 4500 y 3600 años AP., las condiciones de humedad dan paso a gradientes ambientales secos, los que asociados a temperaturas bajas, determinan la retirada del bosque de *Araucaria* del sector de Alto Biobío, hacia pisos altitudinales más bajos;

disminuye la cobertura del bosque de *Nothofagus*, se forman pantanos y aumenta la proporción de pastos en el ecosistema. A 4200 años AP., se registra en el sedimento una nueva perturbación catastrófica, del tipo volcánica.

Entre 3600 y 3000 años AP., el bosque de *Nothofagus* se abre, permitiendo la entrada del componente herbáceo, dominado principalmente por Poaceae; un clima frío y seco determina la reducción del ambiente palustre.

A partir de 3000 años AP., los registros polínicos de Alto Biobío muestran el comienzo del establecimiento de una vegetación muy semejante a la actual. Al bosque de *Nothofagus* se agrega la re-incorporación de *Araucaria*, sin que ésta, llegue a constituir una masa boscosa como hacia fines del Holoceno temprano. Existe un predominio de Poaceae. Un aumento en las condiciones de humedad favorece la formación de lagunas episódicas.

A 2500 años AP., se registra una tercera perturbación de tipo volcánico, que debido a la magnitud observada en la sedimentación de la tefra, así como en el tamaño del área que ésta habría afectado, es considerada el evento catastrófico natural más significativo del Holoceno tardío.

Entre 1000 y 500 años AP., se establece definitivamente la estepa andina en los ecosistemas estudiados. El bosque de *Nothofagus* y *Araucaria*, de tipo parque, caracteriza el valle de Alto Biobío, mientras que el bajo valle de Lonquimay, con dominio absoluto de Poaceae y Cyperaceae, sólo recibe aportes extra locales de los taxa arbóreos. Se propone una condición climática fría y húmeda, con mediterraneidad marcada.

Entre 500 años AP., y el Actual, se observa una señal paleoambiental mezclada, en donde operan factores antrópicos asociados a la condición climática. Este período de tiempo es considerado como el de máxima perturbación en los ecosistemas.

SUMMARY

Through palynological analysis, the palaeoecology of the Andean vegetation communities of middle-south Chile during the Holocene, is interpreted. The vegetational history of the *Nothofagus* and *Araucania araucana* forest in the ecosystem of the High Valley of the Biobío river and Valley of Lonquimay cover 8500 years of constant changes in the system of temperature and precipitation, of recurrent catastrophic volcanic disturbances and it includes the consequences, seemingly dramatic, of the anthropic effect in this ecosystem.

The palynological analysis supported by the sedimentology, the radiocarbonic datations and the studies of vegetation, that include results of the phytosociological behavior and the modern pollen rain, allows to make a palaeoecology model for the holocenic history of these Andean vegetation communities.

Open forest of *Nothofagus* and *Araucaria*, favored by warm and dry climatic conditions, support the development of this forest along with a lacustrine environment, consequence of the increase in precipitations, between 8500 and 7000 years ^{14}C before present (BP).

Between 7000 and 4500 years ^{14}C BP., this forest reaches its maximum expansion like arboreal canopy and it's established like a closed community of *Nothofagus* and *Araucaria*. This situation is favored by the humid conditions, those that in turn, they allow the increase of the water table of the peat-bogs. At 6600 years ^{14}C BP., occurs volcanic disturbance in the High Valley of the Biobío river ecosystem.

Between 4500 and 3600 years ^{14}C BP., the low humid conditions open the way to dry environmental gradients. This change, associated with low temperatures, determines the drop of the *Araucaria* forest from the High Valley of the Biobío river towards lower altitudinal floors. Likewise, the covering of the *Nothofagus* forest is diminished. It's develop swamps formation and the proportion of grasses in the ecosystem is increased. At 4200 years ^{14}C BP., another volcanic disturbance happened.

Between 3600 and 3000 years ^{14}C BP., the *Nothofagus* forest opens up, allowing the admission of herbaceous components dominated by grasses. A cold and dry climate determines the reduction of the marshy environment.

Starting from 3000 years ^{14}C BP., the polinic data of the high valley of the Biobío river ecosystem shows the beginning of the establishment of a vegetation very similar to present-day. The *Nothofagus* and *Araucaria* forest is not constituting a close forest like during the end of the early Holocene. The grasses dominated the herbaceous stratum. An increase of moisture favors the episodic peat-bogs formation.

At 2500 years ^{14}C BP., a third volcanic disturbance is registered; due to the magnitude observed in the sedimentation of the tephra, as well as the area size that this disturbance would have affected, this volcanic action is considered the most significant natural catastrophic event in the late Holocene.

Between 1000 and 500 years ^{14}C BP., the Andean steppe settles down definitively in this ecosystems. The *Nothofagus* and *Araucaria* forest, park like communities, characterizes the high valley of the Biobío river, while the lowland valley of Lonquimay, with absolute domain of Poaceae and Cyperaceae, receives only extra-local contributions of the arboreal taxa. A cold and humidity climate, but like mediterranean condition, is proposed.

Among 500 years ^{14}C BP., and present-day, a mixed palaeoenvironmental signal, where anthropics factors operate associated to the climatic condition, is observed. This period is considered like the result of maximum disturbances in this Andean ecosystems.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

ACEITUNO, A. 1996. La banda de convergencia del Atlántico Sur y su influencia sobre la precipitación en el sector SE de Brasil. Resúmenes Taller Internacional del Instituto Interamericano para la investigación de Cambio Global (IAI). Canela, Brasil. Pp. 6.

ANDERSSON, L. 1996. An ontological dilemma: epistemology and methodology of historical biogeography. *J. Biogeogr.* 23: 269-277.

ARMESTO, J. J., P. LEON-LOBOS & M. KALIN ARROYO. 1995. Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: una isla biogeográfica. En: *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Armesto, Villagrán y Kalin Arroyo Edits. Monografía Ed. Universitaria, Santiago de Chile. Pp. 23-28.

ARROYO, M. K., L. CAVIERES, A. PEÑALOZA, M. RIVEROS & A. M. FAGGI. 1995. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En: *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Armesto, Villagrán y Kalin Arroyo Edits. Monografía Ed. Universitaria, Santiago de Chile. Pp. 71-99.

AUER, V. 1958. The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part II. The history of the flora and vegetation. *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, Ser. A. 50: 1-239.

AXELROD, D. I., M. K. ARROYO & P. H. RAVEN. 1991. Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena Hist. Nat.* 64: 413-446.

BEUG, H. J. 1963. *Leitfaden der Pollenbestimmung*. Lieferung 1. Stuttgart.

BIANCHI, M. M. & H. L. D'ANTONI. 1986. Depositación del polen actual en los alrededores de Sierra de Los Padres (Pcia. De Buenos Aires). Contrib. IV Congr. Argent. Paleontol. Bioestratig. (Apéndice de las Actas), Mendoza. Pp. 16-27.

BIRKS, H. J. & H. H. BIRKS. 1980. Quaternary Paleoecology. E. Arnold Edit. Botany School, University of Cambridge. 289 pp.

CABRERA, A. L. & A. WILLINK. 1973. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos (OEA). Monografía 13. Serie Biológica.

D'ANTONI, H. L. 1983. Pollen Analysis of Gruta del Indio. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula. J. Rabassa Edit. 1: 83-104.

D'ANTONI, H. L. & F. SCHÄBITZ. 1990. Pollen analysis for the generation of environmental hypothesis. Grana 29: 295-300.

DENTON, G. H. 1993. Chronology of late Pleistocene Glaciation near Llanquihue between Puerto Varas and Puerto Octay. En: Villagrán Edit. The Quaternary of the Lake District of Southern Chile. Field Guide, Santiago de Chile. Pp. 53-64.

DI CASTRI, F. & E. R. HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile. Ed. P. Universidad Católica de Chile, Santiago de Chile.

DONAT, A. 1933. Sind *Drosera uniflora* und *Pinguicula antarctica* bizentrische Typen?. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 2: 67-77.

DONOSO, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. Ecología Forestal. Ed. Universitaria, Santiago de Chile.

DONOSO, C. & A. LARA. 1995. Utilización de los bosques nativos en Chile: pasado, presente y futuro. En: Armesto, Villagrán & Arroyo Edits. Ecología de los bosques nativos de Chile. Ed. Universitaria, Santiago de Chile. Pp. 363-384.

FAEGRI, K. & J. IVERSEN. 1975. Textbook of Pollen analysis. Munksgaard. 195 pp.

FEYERABEND, P. 1975. Tratado contra el Método. Ed. Tecnos, Madrid.

GARLEFF, K., F. SCHÄBITZ, H. STINGL & H. VEIT. 1991. Jungquartäre Landschaftsentwicklung und klimageschichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas. Bamberger Geogr. Schriften 11: 359-394.

GARLEFF, K. & H. STINGL. 1984. Neue Befunde zur jungquartären Vergletscherung in Cuyo und Patagonien. Berliner Geogr. Abh. 36: 105-112.

GRIMM, E. 1987. Coniss: A fortran 77 Program for stratigraphically constrained Cluster analysis by the method of incremental sum of squares. Computers Geosci. (1): 13-35.

HEUSSER, C. J. 1966. Polar hemispheric correlation: palynological evidence from Chile and the Pacific Northwest of America. In: Sawyer Edit. World Climate from 8000 to 0 B. C. Proceedings International Symposium World Climate, Royal Meterological Society, London: 124-142.

HEUSSER, C. J. 1971. Pollen and Spores of Chile. Modern Types of the Pteridophyta, Gymnospermae and Angiospermae. Univ. Arizona Press, Tucson, Arizona.

HEUSSER, C. J. 1974. Vegetation and Climate of the southern Chilean lake district during and since the last interglaciation. Quat. Res. 4: 290-315.

HEUSSER, C. J. 1976. Palynology and depositional environment of the Río Ignao nonglacial deposit, Province of Valdivia, Chile. Quat. Res. 6: 273-279.

HEUSSER, C. J. 1983. Quaternary pollen record from Laguna Tagua-Tagua, Chile. *Science* 219: 1429-1432.

HEUSSER, C. J. 1984. Late-glacial climate of the Lake District of Chile. *Quat. Res.* 22: 77-90.

HEUSSER, C. J. 1989a. Climate and chronology of Antarctica and adjacent South America over the past 30.000 yr. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 76: 31-37.

HEUSSER, C. J. 1989b. Late Quaternary Vegetation and Climate of Southern Tierra del Fuego. *Quat. Res.* 31: 396-406.

HEUSSER, C. J. 1989c. Southern westerlies during the last glacial maximum. *Quat. Res.* 31: 423-425.

HEUSSER, C. J. 1990. Ice age vegetation and climate of subtropical Chile. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 80: 107-127.

HEUSSER, C. J. 1991. Biogeographic evidence for late Pleistocene climate of Chile. *Bamberger Geogr. Schriften* 11: 257-270.

HEUSSER, C. J. 1994. Paleoindians and fire during the late Quaternary in southern South America. *Revista Chilena Hist. Nat.* 67: 435-443.

HEUSSER, C. J. 1998. Deglacial paleoclimate of the American sector of the Southern Ocean: Late Glacial-Holocene records from the latitude of Canal Beagle (55°S), Argentine Tierra del Fuego. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 141: 277-301.

HEUSSER, C. J. & R. F. FLINT. 1977. Quaternary glaciations and environments of northern Isla Chiloé, Chile. *Geology* 5: 305-308.

HEUSSER, C. J. & J. RABASSA. 1987. Cold climatic episode of Younger Dryas age in Tierra del Fuego. *Nature* 328: 609-611.

HEUSSER, C. J., J. RABASSA, A. BRANDANI & R. STUCKENRATH. 1988. Late-Holocene vegetation of the andean Araucaria region, Province of Neuquén, Argentina. *Mountain Res. Developm.* 8: 53-63.

HEUSSER, C. J. & S. S. STREETER. 1980. A temperature and precipitation record of the past 16.000 years in southern Chile. *Science* 210: 1345-1347.

HEUSSER, C. J., S. S. STREETER & M. STUIVER. 1981. Temperature and precipitation record in southern Chile extended to ca. 43.000 yr ago. *Nature* 294: 65-67.

HINOJOSA, L. F. & C. VILLAGRAN. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena Hist. Nat.* 70: 225-239.

HOLLIN, J. T. & D. H. SCHILLING. 1981. Late Wisconsin-Weichselian mountain glaciers and small ice caps. In: Denton & Hughes Edits. *The Last great ice sheets*. Wiley, New York.

HUECK, K. 1978. Los bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. Soc. Alemana de Cooper. Téc. Ltda. Gtz, Eschborn. 476 pp.

JENNY, B., M. J. RONDANELLI, B. VALERO-GARCIA, S. J. BURNS, H. VEIT & M. GEYH. 2001. Moisture changes in Central Chile for the last 46.000 years: The Laguna de Tagua Tagua sediment and pollen record (34°30'S). (en prensa) *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*

KLUGE, A. G. 1988. Parsimony in biogeography: a quantitative method and a Greater Antillean example. *Syst. Zool.* 37: 315-328.

KUHN, T. S. 1962. *La Estructura de las Revoluciones Científicas*. Fondo de Cultura Económica, México (1986)

LAKATOS, I. 1970. *Historia de la ciencia y sus reconstrucciones racionales*. Tecnos Ed. Madrid (1993).

LARA, A., C. DONOSO & J. C. ARAVENA. 1995. La conservación del bosque nativo de Chile: Problemas y desafíos. En: Armesto, Villagrán y Arroyo Edits. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Ed. Universitaria, Santiago de Chile. Pp 335-362.

LEQUESNE, C., C. VILLAGRAN & 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 Hist. Nat.* 72: 31-47.

McQUEEN, D. R. 1976. The ecology of *Nothofagus* and associated vegetation in South America. *Tuatara* 22: 38-68.

MARCHANT, M. 1997. *Rezente und Spätquartäre Sedimentation planktischer Foraminiferen im Perú-Chile Strom*. Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen. Nr.105, Bremen. 115 S.

MARDONES, M. 1991. Geomorfología del curso superior de la Hoya del Bío-bío. *Revista Geogr. Chile, Terra Australis* 34: 69-76.

MARDONES, M., E. UGARTE, M. J. RONDANELLI, A. RODRÍGUEZ & J. C. BARRIENTOS. 1993. *Planificación ecológica en el sector de Icalma-Liucura (IX Región): Proposición de un método*. Parra y Faranda Edits. Serie Monografía Científica 6. Ed. Universidad de Concepción, Chile.

MARKGRAF, V. 1983. Late and postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subantarctic, temperate and arid environments in Argentina. *Palynology* 7: 43-70.

MARKGRAF, V. 1987. Paleoenvironmental changes at the northern limit of the subantarctic *Nothofagus* forest, Lat 37°S, Argentina. *Quat. Res.* 28: 119-129.

MARKGRAF, V. 1989. Reply to C. J. Heusser's "Southern Westerlies during the Last Glacial Maximum". *Quat. Res.* 31: 426-432.

MARKGRAF, V. 1991. Late Pleistocene environmental and climatic evolution in southern South America. *Bamberger Geogr. Schriften* 11: 271-281.

MARKGRAF, V. 1993. Paleoenvironments and paleoclimates in Tierra del Fuego and southernmost Patagonia, South America. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 102: 53-68.

MARKGRAF, V. & H. L. D'ANTONI. 1978. *Pollen Flora of Argentina*. Univ. Arizona Press, Tucson.

MARKGRAF, V., J. R. DODSON, A. P. KERSHAW, M. S. McGLONE & N. NICHOLLS. 1992. Evolution of late Pleistocene and Holocene climates in the circum-South Pacific land areas. *Climate Dynamics* 6: 193-211.

MONTALDO, P. 1974. La bio-ecología de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch. *Boletín del Instituto Forestal Latinoamericano de Investigación y Capacitación*. Venezuela 46/48.

MORENO, P. I. 1997. Vegetation and climate near Lago Llanquihue in the Chilean Lake District between 20.200 and 9500 ¹⁴C yr BP. *J. Quatern. Sci.* (6): 485-500.

MORENO, P. I., G. L. JACOBSON, T. V. LOWELL, & G. H. DENTON. 2001. Interhemispheric climate links revealed from a late-glacial cool episode in southern Chile. *Nature* 409: 804-808.

NAGEL, E. 1979. *The structure of science. Problems in the logic of scientific explanation.* Hackett Publishing Company, Indianapolis.

OBERDORFER, E. 1960. Pflanzensoziologische Studien in Chile. Ein Vergleich mit Europa. *Flora et Vegetatio Mundi* 2: 1-208.

PAEZ, M. M., C. VILLAGRAN, S. STUTZ, F. HINOJOSA & R. VILLA. 1997. Vegetation and pollen dispersal in the subtropical-temperate climatic transition of Chile and Argentina. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 96: 169-181.

POPPER, K. 1934. *Logik der Forschung.* Ed. Julius Springer, Viena (1935).

PRENTICE, I. C. 1985. Forest-composition calibration of pollen data. In: Berglund, B. E. Edit. *Handbook of Palaeoecology and Palaeohydrology.* Chap. 9. Wiley, New York.

PROHASKA, F. 1976. The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. In: W. Echerdtfeger Edit. *Climates of Central and South America* 12. Elsevier, Amsterdam. Pp. 13-112.

RODRIGUEZ, R. & M. QUEZADA. 1995. Gymnospermae (excepto Ephedraceae). En: Marticorena y Rodríguez Edits. *Flora de Chile. Pteridophyta – Gymnospermae* 1. Ed. Universidad de Concepción. Pp. 310-337.

ROIG, F. 1973. El cuadro fitosociológico en el estudio de la vegetación. *Deserta* 4: 45-67.

RONDANELLI, M. J. 1992. Historia vegetal del Holoceno tardío en la subcuenca del ecosistema andino Alto Valle del Bío-bío, Provincia de Lonquimay, Chile. Estudio Paleocológico basado en el análisis de Polen. Tesis Magister en Ciencias, mención Botánica. Universidad de Concepción, Chile.

RONDANELLI, M. J. 1993. Historia del paisaje vegetal desde el Holoceno tardío al Actual, en Alto Bío-bío, Chile. En: Parra y Faranda Edits. Planificación ecológica en el sector Icalma-Liucura (IX Región) Chile: Proposición de un método. Serie Monografía Científica 6. Ed. Universidad de Concepción, Chile. Pp. 57-63.

RONDANELLI, M. J. 2000. Historia vegetacional del bosque andino de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, en la cuenca del Alto Valle del río Bío-bío, Provincia de Lonquimay, Chile centro-sur, durante el Holoceno. Análisis palinológico del perfil Miraflores 2. Zbl. Geol. Paläont. Teil I (1999). Heft 7/8: 1041-1051.

RONDANELLI, M. J. 2001a. Análisis palinológico del perfil "San Pedro", valle de Lonquimay, Andes de Chile centro-sur, durante el Holoceno tardío. (en prensa) Revista Paleontol. Argentina, Ameghiniana.

RONDANELLI, M. J. 2001b. Historia vegetacional del bosque andino de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, en la cuenca del Alto Valle del río Bío-bío, Provincia de Lonquimay, Chile centro-sur, durante el Holoceno II: Análisis palinológico del perfil Galletué. (enviado a: Revista Chilena Hist. Nat.).

SANDOVAL, R. 1977. Plano geológico de la región de Alto Bío-bío, escala 1:50.000. Memoria de Título para Geología, Universidad de Chile, Santiago de Chile.

SCHÄBITZ, F. 1989. Untersuchungen zum aktuellen Pollenniederschlag und zur holozänen Klima-und Vegetationsentwicklung in den Anden Nord-Neuquéns, Argentinien. Bamberger Geogr. Schriften 8. Bamberg.

SCHÄBITZ, F. 1999. Paläoökologische Untersuchungen an geschlossenen Hohlformen in den Trockengebieten Patagoniens. Bamberger Geogr. Schriften 17. Bamberg.

SCHMITHÜSEN, J. 1956. Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. Bonner Geogr. Abh. 17: 1-86.

SEBERG, O. 1986. A critique of the theory and methods of panbiogeography. Syst. Zool. 27: 159-188.

STINGL, H. & K. GARLEFF. 1985. Spätglaziale und holozäne Gletscher_und Klimaschwankungen in den argentinischen Anden. Zbl. Geol. Paläont. Teil I (1984) 11/12: 1667-1677.

STOCKMARR, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. Pollen et Spores 13 (4): 615-621.

STRAHL, J. 1998. Palynological Study of Borehole Cb 297 in the Valle Central of Cochabamba, Bolivia. Boletín del Servicio Nacional de Geología y Minería (SERGEOMIN) 14. La Paz.

UGARTE, E. A. 1993. Vegetación actual en Alto Bío Bío. En: Parra y Faranda Edits. Planificación ecológica en el sector Icalma-Liucura (IX Región). Proposición de un método. Serie Monografía Científica 6. Ed. Universidad de Concepción. Pp. 47-57.

VAN HUSEN, C. 1967. Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen. Freib. Geogr. Hefte 4: 1-113.

VEBLEN, T. T. 1982. Regeneration patterns in Araucaria araucana forests in Chile. J. Biogeogr. 9: 11-20.

VEBLEN, T. T. & F. M. SCHLEGEL. 1982. Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* 4 (2): 73-115.

VEBLEN, T. T., F. M. SCHLEGEL & R. B. ESCOBAR. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes. *J. Ecol.* 68: 1-31.

VEBLEN, T. T. & D. C. LORENZ. 1987. Post-fire stands development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in northern Patagonia. *Vegetatio* 71: 113-126.

VEBLEN, T. T., T. KITZBERGER, B. BURNS & A. REBERTUS. 1995. Perturbaciones y dinámica de regeneración en bosques andinos del sur de Chile y Argentina. En: Armesto, Villagrán y Arroyo Edits. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Ed. Universitaria, Santiago de Chile. Pp. 169-198.

VEIT, H. & K. GARLEFF. 1995. Evolución del paisaje cuaternario y los suelos en Chile central-sur. En : Armesto, Villagrán y Arroyo Edits. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Ed. Universitaria, Santiago de Chile. Pp. 29-50

VILLA-MARTINEZ, R. & C. VILLAGRAN. 1997. Historia de la vegetación de los bosques pantanosos de la costa de Chile central durante el Holoceno medio y tardío. *Revista Chilena Hist. Nat.* 70: 391-401.

VILLAGRAN, C. 1980. Vegetationsgechichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen in Vicente Pérez Rosales Nationalpark (Chile). *Dissertationes Botanicae* 54: 1-165.

VILLAGRAN, C. 1985. Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. *Revista Chilena Hist. Nat.* 58: 57-69.

VILLAGRAN, C. 1988a. Late Quaternary Vegetation of Southern Isla Grande de Chiloé, Chile. *Quat. Res.* 29: 294-306.

VILLAGRAN, C. 1988b. Expansion of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene. Palynological evidence from northern Isla de Chiloé, Chile. *Quat. Res.* 30: 304-314.

VILLAGRAN, C. 1990a. Glacial climates and their effects on the history of vegetation of Chile. A synthesis based on palynological evidence from Isla de Chiloé. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 65:17-24.

VILLAGRAN, C. 1990b. Glacial, Late Glacial and Postglacial climate and vegetation of the Isla Grande de Chiloé, southern Chile (41° - 44°S). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8: 1-15.

VILLAGRAN, C. 1991a. Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y postglacial. *Revista Chilena Hist. Nat.* 64: 447-460.

VILLAGRAN, C. 1991b. Desarrollo de tundras magallánicas durante la transición glacial-postglacial en la Cordillera de la Costa de Chile, Chiloé: Evidencias de un evento equivalente al “Younger Dryas”? *Bamberger Geogr. Schriften* 11: 245-256.

VILLAGRAN, C. 1993. Una interpretación climática del registro palinológico del último ciclo Glacial-Postglacial en Sudamérica. *Bull. Inst. fr. études andines* 22 (1): 243-258.

VILLAGRAN, C. 1996. Potencial de los indicadores paleoambientales en la evaluación del impacto del cambio climático en los ecosistemas del cono sur de Sudamérica. Primer Taller del Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI). Informe mecanografiado, no publicado. 10 pp.

VILLAGRAN, C. 2001. Cordilleras, Oestes y Diagonal Arida: Los ejes de la biogeografía chilena. Resúmen Actas Simposio sobre Cambios Vegetacionales del Cuaternario. XII Reunion anual de Botánica, La Serena.

VILLAGRAN, C. & J. J. ARMESTO. 1980. Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte Chico y la zona central con el bosque del sur de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*. 37: 87-101.

VILLAGRAN, C. & J. J. ARMESTO. 1993. Full and late glacial paleoenvironmental scenarios for the west coast of southern South America. In: Mooney, Fuentes y Kronberg Edits. *Earth Systems Responses to Global Changes. Contrasts between North and South America*. Academic Press, New York. Pp. 195-207.

VILLAGRAN, C., J. J. ARMESTO & R. LEIVA. 1986. Recolonización postglacial de Chiloé insular: evidencias basadas en la distribución geográfica y los modelos de dispersión de la flora. *Revista Chilena Hist. Nat.* 59: 19-39.

VILLAGRAN, C. & L. F. HINOJOSA. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena Hist. Nat.* 70: 241-267.

VILLAGRAN, C., C. LEQUESNE, J. C. ARAVENA, H. JIMENEZ & L. F. HINOJOSA. 1998. El rol de los cambios de clima del Cuaternario en la distribución actual de la vegetación de Chile central-sur. *Bamberger Geogr. Schriften* 15: 227-242.

VILLAGRAN, C., P. I. MORENO & R. VILLA-MARTINEZ. 1995. Antecedentes palinológicos acerca de la historia cuaternaria de los bosques chilenos. En: Armesto, Villagrán y Arroyo Edits. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Ed. Universitaria, Santiago de Chile. Pp. 51-70.

VILLAGRAN, C. & J. VARELA. 1990. Palynological evidence for increased aridity of the central chilean coast during the Holocene. *Quat. Res.* 34: 198-207.

VILLAGRAN, C., J. VARELA, H. FUENZALIDA, H. VEIT, J. J. ARMESTO, J. C. ARAVENA & L. HEDIN. 1993. Antecedentes geomorfológicos y vegetacionales para el análisis del Cuaternario de la Región de Los Lagos de Chile. En: Villagrán Edit. El Cuaternario de la Región de Los Lagos del sur de Chile. Ed. Universidad de Chile, Santiago de Chile. Pp. 1-50.

VILLALOBOS, S. 1989. Los pehuenches en la vida fronteriza. Ed. P. Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile.

